



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

ANÁLISIS CUANTITATIVO DE LA ACTIVIDAD ELECTROENCEFALOGRÁFICA ASOCIADA A LA PERCEPCIÓN CONSCIENTE DE ESTÍMULOS SOMATOSENSORIALES DURANTE EL SUEÑO Y LA VIGILIA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

LICENCIADO EN PSICOLOGÍA

PRESENTA

JONATHAN ELIEZER GALLEGO RUDOLF

DIRECTORA: DRA. MARÍA ASUNCIÓN DEL CARMELO CORSI CABRERA

REVISORA: DRA. KARINA SIMÓN ARCEO

JURADO: DRA. IRMA YOLANDA DEL RÍO PORTILLA

DRA. OLGA ARACELI ROJAS RAMOS

DR. RODOLFO SOLÍS VIVANCO



Ciudad Universitaria, CDMX

Febrero, 2017



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.

La presente investigación se llevó a cabo en el Laboratorio de Sueño de la Facultad de Psicología de la UNAM a cargo de la Dra. María Corsi Cabrera.

Recibí una beca como Ayudante de Investigador Nacional Nivel III por parte del CONACYT, expediente 13097.

A mis padres:

María Patricia Rudolf Navarro

Aarón Gallego Tarrab

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, por permitirme ser parte de esta maravillosa institución y cursar una carrera bajo la tutela de profesionales de la más alta calidad.

A la Dra. Corsi, por recibirme en su laboratorio y compartirme su conocimiento y su cariño a lo largo de todo este tiempo. Una inspiración como científica y como persona.

A la Dra. Yola, por permitirme participar y aprender de sus proyectos. Además, por su valiosa contribución en la obtención de los datos de este trabajo y por las enseñanzas que me ha brindado.

A la Dra. Olga, por su apoyo incondicional a lo largo de toda la carrera. Por darme la oportunidad de trabajar con ella y conocer otra perspectiva de la ciencia.

A mis sinodales, la Dra. Karina Simón y el Dr. Rodolfo Solís, por su atenta revisión de este trabajo y sus valiosas aportaciones y sugerencias.

A mis compañeros de Laboratorio, por los conocimientos y consejos que me ha compartido cada uno de ustedes durante esta etapa, además de su amistad.

A mis compañeros y amigos de la Licenciatura, por proveerme de apoyo y compañía en este largo trayecto.

A mis abuelos, Lucila, Clara y Adolfo, y a mi hermana Natalia, por el infinito cariño y apoyo que me han ofrecido siempre y por motivarme a alcanzar este logro.

A mis padres, Patricia y Aarón, por dedicar sus vidas a buscar lo mejor para nosotros. Por haber construido este camino para que yo pudiera recorrerlo. Porque la educación y los valores que me han inculcado perdurarán durante toda mi vida.

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	4
Estudio de la percepción consciente	4
Estudios de la percepción somatosensorial durante la vigilia	7
Estudios de la percepción somatosensorial contrastando estados funcionales	11
Justificación	14
Objetivo general	15
Objetivos específicos	15
Hipótesis	16
Materiales y métodos	16
Participantes	16
Procedimiento	17
Diseño experimental	17
Protocolos de estimulación	19
Determinación del umbral sensorial	19
Tarea de detección en vigilia	20

Registro de la actividad eléctrica cerebral de vigilia y sueño	21
Protocolos de estimulación en vigilia y sueño	22
Análisis de la señal EEG	24
Análisis estadísticos	25
Resultados	26
Tarea de detección durante vigilia	26
Percepción de estímulos durante vigilia y sueño	27
Reporte de ensoñaciones previas al despertar experimental	29
Polisomnografía	29
Análisis del EEG	30
Correlación intrahemisférica	30
Correlación interhemisférica	37
Potencia absoluta	40
Discusión	42
Alcances y limitaciones	49
Conclusión	51
Referencias	52

Resumen

La neurociencia cognitiva actual sugiere que la percepción consciente de estímulos sensoriales resulta de la activación coordinada de redes neurales distribuidas. Algunos estudios han aprovechado los cambios en el estado de consciencia que acompañan al sueño para estudiar los sustratos neurales de la percepción consciente de estímulos somatosensoriales. El objetivo del presente trabajo fue analizar los cambios en el acoplamiento temporal y la potencia absoluta de la actividad electroencefalográfica asociados a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales, contrastando los estados de vigilia y sueño. Se registró la actividad eléctrica cerebral de 8 sujetos, quienes recibieron trenes de estimulación somatosensorial (pulsos eléctricos) de diferente intensidad en la mano derecha durante la vigilia, las etapas 2 y 4 del sueño no MOR y el sueño MOR. Durante la vigilia, la estimulación supraumbral fue percibida conscientemente y se vio acompañada de un incremento significativo del acoplamiento temporal en la banda de Beta rápido, en una red integrada por las derivaciones Frontales, Centrales, Parietales y Temporo-Parietales del hemisferio izquierdo. Durante las etapas 2, 4 y MOR del sueño no se observó dicho incremento de la correlación cuando la estimulación no fue percibida y hubo una segregación de la red identificada para la vigilia. En el caso de la potencia absoluta se observó una tendencia similar, sin embargo, no se encontraron diferencias significativas. Estos resultados apoyan la idea de que el incremento en el acoplamiento temporal de bandas rápidas entre regiones Frontales y Parieto-Temporales está asociado a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales. El incremento en la conectividad de esta red podría estar relacionado con mecanismos atencionales que favorecen la percepción consciente de los estímulos durante la vigilia. Por su parte, los cambios en la actividad cerebral durante el sueño parecen intervenir con la integridad de este sistema, lo cual podría guardar relación con la atenuación de la consciencia de estímulos externos.

Palabras clave: **EEG, percepción consciente, vigilia, sueño, acoplamiento temporal, potencia absoluta.**

Introducción

El estudio de la consciencia desde la neurociencia cognitiva actual puede ser dividido en dos vertientes: la búsqueda de los mecanismos neurales que permiten la consciencia de eventos específicos (ej. estímulos sensoriales) y el estudio los sustratos neurales que proveen la capacidad de ser consciente en términos generales. El estudio de los contenidos específicos de la consciencia se ha basado en el desarrollo de paradigmas experimentales que permiten contrastar la actividad cerebral cuando un estímulo particular es percibido y cuando no. Por su parte, el estudio de los correlatos neurales de la consciencia —en general— se fundamenta en contrastar la actividad cerebral entre diferentes estados de consciencia, ya sea normales o patológicos (Koch, Massimini, Boly & Tononi, 2016).

El acoplamiento temporal (o sincronía) de la actividad eléctrica cerebral ha sido identificado como un mecanismo que permite integrar información entre áreas cerebrales anatómicamente distantes (Engel & Singer, 2001; Singer, 2006, 2013), lo cual a su vez ha sido postulado como uno de los requisitos para el procesamiento consciente de información (Dehaene & Changeux, 2011; Dehaene, Charles, King & Marti, 2014; Koch et al., 2016; Tononi & Koch, 2008)

El sueño es un estado fisiológico que se caracteriza por cambios en la actividad eléctrica cerebral y en el organismo en general. Estudios previos han demostrado que las diferentes fases de sueño se distinguen entre ellas y de la vigilia por cambios en la potencia absoluta (Armitage, 1995; Corsi-Cabrera, Guevara, del Río-Portilla, Arce & Villanueva-Hernández, 2000) y el acoplamiento temporal (Corsi-Cabrera, Muñoz-Torres, del Río-Portilla & Guevara, 2006) de la actividad electroencefalográfica (EEG), en las diferentes bandas de frecuencia.

Durante el sueño hay una pérdida generalizada de la consciencia del medio externo, debido a que el procesamiento de información a nivel central es diferente en comparación con la vigilia (Bremer, 1961; Evans, 2003; Goff, Allison, Shapiro & Rosner, 1966).

Algunos estudios han tratado de estudiar la atenuación de consciencia que caracteriza al sueño a través de comparar los cambios en la actividad eléctrica cerebral en respuesta a la estimulación somatosensorial durante el sueño con las respuestas registrada durante la vigilia. Estos trabajos se han basado en describir las diferencias que existen en los potenciales evocados por la estimulación durante vigilia y sueño (Colrain & Campbell, 2007; Nakano, Tsuji, Matsunaga & Murai, 1995; Oniz, Inanc, Bezircioglu, Tetik & Ozgoren, 2012).

Pocos trabajos han evaluado los cambios en el acoplamiento temporal y la potencia absoluta de la actividad electroencefalográfica asociados al procesamiento de información somatosensorial durante el sueño y su relación con la percepción subjetiva (Cottone, Adamo & Squires, 2004; Sato, Fukuoka, Minamitani & Honda, 2007). Este tipo de análisis se basa en describir la actividad cerebral en los dominios de tiempo y frecuencia, lo cual permite obtener información tanto de la actividad espontánea que predomina en cada estado como de las perturbaciones asociadas a la presentación de estímulos.

El objetivo del presente proyecto fue estudiar los cambios en el acoplamiento temporal y la potencia absoluta de la actividad electroencefalográfica asociados a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales, contrastando los estados de vigilia y sueño. En este trabajo se describe el efecto de la estimulación somatosensorial sub y supraumbrales sobre la percepción subjetiva durante la vigilia, las etapas 2 y 4 del sueño no MOR y durante el sueño MOR. Posteriormente, se analizan los cambios en la actividad eléctrica cerebral asociados a la presentación de los estímulos y se discute la posible relación entre dichos cambios y la percepción consciente durante el sueño y la vigilia.

Antecedentes

Estudio de la percepción consciente

El entendimiento de cómo la arquitectura de redes neuronales da origen a la experiencia consciente representa una de las grandes incógnitas sin resolver en la neurociencia moderna. Una de las mayores dificultades para estudiar la percepción consciente de estímulos externos e internos es que ésta es una cualidad propia del sujeto que la experimenta, lo cual convierte a la consciencia en un fenómeno difícil de cuantificar. Por ende, muchas veces se ha optado por definir al procesamiento consciente como aquel que puede ser reportado como una experiencia subjetiva (Dehaene & Changeux, 2011).

El desarrollo de técnicas de neuroimagen y electrofisiología ha fomentado la consolidación de nuevos enfoques para el estudio de los procesos cognitivos que implican el manejo consciente de la información. Buena parte de estos enfoques se centran en estudiar la dinámica de la actividad generada por redes neuronales, ya sea a nivel de poblaciones de células o a nivel de estructuras cerebrales (Sporns, 2011). La neurociencia cognitiva conceptualiza a la consciencia como un fenómeno emergente de la interacción coordinada de módulos (áreas corticales) que procesan diferentes tipos de información (Dehaene & Changeux, 2011).

La investigación cuantitativa de la percepción consciente de estímulos sensoriales se remonta a mediados del siglo XIX, con los estudios pioneros de la psicofísica. Los experimentos psicofísicos consistían en manipular la magnitud de estímulos de diferentes modalidades sensoriales para conocer el impacto que esto tenía en la percepción subjetiva. A partir de estos trabajos surgió el concepto de umbral sensorial, el cual se refiere al punto a partir del cual la magnitud de un estímulo es suficiente para que éste pueda ser percibido de manera consciente; revisado en Kantowitz, Roediger & Elmes (2001).

Actualmente, se ha desarrollado una gran variedad de paradigmas experimentales para estudiar los cambios en la actividad cerebral asociados a la percepción consciente de estímulos sensoriales durante la vigilia. (Dehaene &

Changeux, 2011). En el caso de las modalidades visual y auditiva se utilizan protocolos de enmascaramiento, (Breitmeyer & Ogmen, 2010) rivalidad binocular (Engel, Fries, König, Brecht & Singer, 1999) o binaural (Brancucci & Tommasi, 2011) entre otros. En el caso de la modalidad somatosensorial, la mayoría de los estudios se basan en presentar estímulos cercanos al umbral y contrastar la actividad cerebral entre los ensayos percibidos y los no percibidos.

Los umbrales sensoriales difieren para cada modalidad sensorial y existe una gran variabilidad entre individuos. Actualmente se conoce con gran detalle la anatomía de los sistemas sensoriales del ser humano, así como las propiedades biofísicas de las células que los componen. En el caso del sistema somatosensorial, la información acerca de los estímulos táctiles es captada por distintos tipos de receptores localizados en la piel y es llevada al sistema nervioso central a través de los nervios periféricos. La información asciende por la médula espinal y después pasa por el bulbo raquídeo, el puente y el mesencéfalo antes de llegar a los núcleos ventral posterolateral y ventral posteromedial del tálamo, en donde se hace un relevo antes de enviar la información a la corteza somatosensorial. Una vez que la información es analizada por la corteza somatosensorial primaria, es enviada a otras cortezas (somatosensorial secundaria, áreas de asociación heteromodales) para un análisis más detallado; revisado en Kandel, Schwartz & Jessell (2000).

El estado funcional del cerebro es un factor determinante para los umbrales sensoriales. Durante la vigilia, la corteza cerebral se encuentra activada gracias a la inervación que proveen los sistemas neuromoduladores del tallo cerebral, los cuales integran el sistema reticular activador ascendente. Este sistema, junto con otros núcleos del mesencéfalo y el tálamo (inespecíficos), componen lo que se conoce como el sistema inespecífico, el cual es responsable de mantener la vigilancia y el estado de alerta. Por su parte, el sistema específico está integrado por los sistemas sensoriales. Durante la vigilia, el flujo de información sensorial del tálamo a la corteza se ve facilitado por el sistema inespecífico, lo cual permite que la información proveniente de la periferia sea procesada por la corteza y que una

persona pueda ser consciente de los estímulos que le rodean (Hobson & Pace-Schott, 2002; Kandel et al., 2000; Paré & Llinás, 1995).

El sueño es un estado fisiológico reversible que se caracteriza por una disminución o ausencia de consciencia del medio externo. Durante el sueño, la activación proveniente del sistema inespecífico disminuye progresivamente debido a la reducción de la actividad de las neuronas noradrenérgicas, serotoninérgicas y colinérgicas del tallo cerebral. Esto, a su vez, afecta a los sistemas específicos, impidiendo que la información sensorial sea procesada igual que en la vigilia.

El sueño no es un proceso homogéneo, sino que puede ser subdividido en diferentes etapas (Rechtschaffen & Kales, 1968). Cada etapa se caracteriza por un tipo de actividad eléctrica cerebral particular y cuenta con mecanismos fisiológicos propios. Las etapas 1, 2, 3 y 4 comprenden el sueño no MOR, siendo las últimas dos las que poseen mayor proporción de ondas lentas. Por su parte, el sueño MOR o sueño paradójico se considera de forma independiente, ya que posee características que lo distinguen de las otras fases de sueño y lo hacen más similar a la vigilia.

De manera general, durante el sueño hay una atenuación generalizada de la consciencia del medio externo. La reactividad ante estímulos externos varía entre las diferentes etapas de sueño. Se requieren estímulos de mayor intensidad para inducir un despertar de la fase 4 del sueño no MOR o del sueño MOR, en comparación de cuando se induce en las fases 1 y 2 (Hobson & Pace-Schott, 2002; Rechtschaffen, Hauri & Zeitlin, 1966).

Sin embargo, algunos trabajos sugieren que incluso durante el sueño el cerebro tiene la capacidad de seguir monitoreando el medio externo, y que es capaz de procesar estímulos altamente significativos (Oniz et al., 2012; Portas et al., 2000).

En un estudio con registro simultáneo de EEG y Resonancia Magnética funcional (RMf) (Portas et al., 2000), se comparó la actividad cerebral ante estímulos auditivos durante la vigilia y el sueño no MOR. Se encontró que los estímulos

auditivos se asociaron con activación bilateral de la corteza auditiva, el tálamo y el núcleo caudado en ambos estados. Sin embargo, durante el sueño hubo una menor activación de la corteza Parietal izquierda y las cortezas prefrontal y cingulada anterior de forma bilateral, en comparación con la vigilia. Adicionalmente, se encontró que durante el sueño los estímulos significativos (nombre de la persona) son capaces de inducir una mayor activación la amígdala y la corteza prefrontal en comparación con los estímulos neutros (tonos puros). Esto sugiere que durante el sueño sigue habiendo cierto grado de procesamiento de la información sobre eventos externos, incluso aunque no haya consciencia de estos.

Estudio de la percepción consciente de estímulos somatosensoriales durante la vigilia

Los estudios electrofisiológicos y de neuroimagen durante la vigilia en humanos, han encontrado de manera consistente que la percepción consciente de estímulos de diferentes modalidades sensoriales requiere de la participación de áreas secundarias y de asociación, principalmente localizadas en los lóbulos Frontales y Parietales (Dehaene & Changeux, 2011). Los ensayos en los que los estímulos son percibidos conscientemente se distinguen por un incremento en la conectividad funcional en esta red Fronto-Parietal, acompañado de la activación de las áreas sensoriales correspondientes a cada modalidad (Dehaene & Changeux, 2011; Dehaene, Changeux, Naccache, Sackur & Sergent, 2006; Sergent & Dehaene, 2004). A continuación, se revisará evidencia proveniente de estudios sobre la percepción consciente de estímulos somatosensoriales durante vigilia.

Boly et al. (2007) realizaron un estudio con humanos utilizando RMf y encontraron una relación positiva entre la actividad de la red que comprende el tálamo medial y la red lateral Fronto-Parietal previa a la presentación de un estímulo táctil y la percepción consciente de estímulos de baja intensidad. La

actividad de esta red ha sido relacionada previamente con el monitoreo del medio externo y refleja la influencia de la actividad basal en la percepción consciente de los estímulos (Dehaene et al., 2006). Por su parte, cuando se encontraba activa la red que comprende a la corteza posterior del cíngulo, el precuneo y la corteza Temporo-Parietal, una red que ha sido asociada a procesos autorreferenciales, se observó una correlación negativa con los reportes subjetivos de haber percibido los estímulos.

En el trabajo de Weisz et al. (2014), se analizó la actividad eléctrica cerebral previa a la presentación de estímulos somatosensoriales cercanos al umbral, utilizando medidas basadas en el análisis de redes (*graph theory*). Los autores reportaron una menor potencia de ritmo Alfa en la actividad previa a los ensayos en los que los estímulos fueron percibidos conscientemente. Además, con los análisis de tiempo-frecuencia, se observó que la percepción consciente de la estimulación se asociaba con aumentos de la conectividad funcional entre regiones Frontales y Parietales y regiones sensoriales en el rango de 17 Hz. Por último, para esta misma frecuencia, se encontró que en los ensayos donde la estimulación se percibió conscientemente hubo un incremento en el grado de conectividad local (*clustering*) en áreas secundarias de procesamiento somatosensorial, localizadas en los lóbulos Parietales.

En apoyo a los estudios en humanos recién mencionados en esta sección, los estudios con modelos animales han demostrado la presencia de cambios en la actividad unitaria de neuronas de estas mismas regiones asociados a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales. Por ejemplo, de Lafuente & Romo (2005, 2006) realizaron registros unitarios en la corteza de monos y encontraron que la respuesta eléctrica ante la estimulación somatosensorial en regiones primarias era idéntica cuando el mono había percibido el estímulo y cuando no, tras los primeros 180 milisegundos. Sin embargo, se encontró que después de los 180 milisegundos la actividad se expandió hacia la corteza Parietal y la corteza Frontal medial únicamente en los ensayos en los que el mono daba la respuesta conductual asociada a haber percibido el estímulo.

El análisis de la actividad eléctrica cerebral registrada con EEG, magnetoencefalografía (MEG) y registros intracraneales ha demostrado que la estimulación del nervio mediano genera cambios en los potenciales registrados en regiones implicadas en el procesamiento somatosensorial (Fukuda et al., 2008; Fukuda, Juhász, Hoechstetter, Sood & Asano, 2010; Palva, Linkenkaer-Hansen, Näätänen & Palva, 2005).

En los estudios de Fukuda et al. (2008; 2010), se registró la actividad electrocorticográfica inducida por la estimulación del nervio mediano en diez pacientes jóvenes que padecían epilepsia resistente a fármacos. Se encontró que la estimulación somatosensorial provocó un incremento de la actividad Gamma en la corteza somatosensorial alrededor de 25 milisegundos después de la estimulación. A los 42 milisegundos incrementó la actividad en la frecuencia de Beta. A los 97 milisegundos hubo un aumento de Alfa. Posteriormente observó una atenuación de la actividad Beta, seguida de la atenuación de la actividad Alfa a los 146 y 221 milisegundos, respectivamente. Este y otros trabajos sugieren que el incremento de actividad Gamma y la subsiguiente supresión de las oscilaciones Alfa y Beta se relacionan con la consciencia de los estímulos externos y la atención dirigida a estímulos táctiles (Bauer, Oostenveld, Peeters & Fries, 2006; Fan et al., 2007; Fukuda et al., 2008, 2010; Palva et al., 2005).

En un estudio previo, Nikouline et al. (2000) realizaron registros magnetoencefalográficos para conocer la respuesta cortical asociada a la estimulación somatosensorial. En este trabajo se encontró que la estimulación del nervio mediano indujo una desincronización del ritmo Mu (8 – 13 Hz) en las regiones sensoriales de ambos hemisferios. Este efecto fue más marcado en el hemisferio contralateral a la mano que fue estimulada. Sin embargo, en este estudio no se reportaron diferencias en las bandas de Beta y Gamma.

Además de los trabajos que han estudiado las perturbaciones espectrales asociadas a la presentación de estímulos, otros trabajos se han centrado en evaluar los cambios en el acoplamiento temporal de la actividad eléctrica cerebral.

El acoplamiento temporal en diferentes bandas de frecuencia permite la activación coordinada de ensamblajes neuronales distribuidas, lo cual parece ser necesario para la representación consciente de estímulos sensoriales (Aru, Bachmann, Singer, & Melloni, 2012; Singer, 2006, 2013). Se ha descrito que el acoplamiento temporal en la banda de Gamma permite mejorar la conectividad local, mientras que el ritmo Beta posee propiedades que se ajustan mejor a la conectividad a distancias mayores (Kopell, Ermentrout, Whittington & Traub, 2000).

La sincronía de fase a nivel neuronal parece ser un factor importante para la percepción de estímulos somatosensoriales. En un estudio reciente, se demostró que al utilizar estimulación optogenética en ratones para inducir acoplamiento temporal de oscilaciones rápidas en la banda de Gamma 25 milisegundos después de la presentación de un estímulo mecánico, hubo un incremento en la detección de estímulos de baja saliencia (Siegle, Pritchett & Moore, 2014).

En un estudio utilizando MEG con humanos, se encontró un aumento en el acoplamiento temporal de la banda de Gamma en la corteza somatosensorial primaria entre 150 y 300 milisegundos después de la presentación de estímulos somatosensoriales, cuando estos fueron percibidos conscientemente (Meador, Ray, Echaz, Loring & Vachtsevanos, 2002).

Por otro lado, se ha encontrado que la percepción consciente de estímulos somatosensoriales también se relaciona con el incremento del acoplamiento temporal en la banda de la Beta entre áreas cerebrales distantes (Gallace & Spence, 2008).

En conjunto, los estudios llevados a cabo durante la vigilia han evidenciado que la activación de las cortezas somatosensoriales primaria y secundaria y el incremento en la conectividad funcional entre regiones Frontales y Parietales parecen ser necesarios para la percepción consciente de estímulos somatosensoriales.

Estudios de la percepción consciente de estímulos somatosensoriales contrastando estados funcionales

Otra de las formas de investigar sobre la percepción consciente de estímulos es estudiar cómo responde el cerebro ante un mismo estímulo en diferentes estados funcionales, ya sea en condiciones normales o patológicas (Aru et al., 2012; Koch et al., 2016). Los estudios con pacientes con alteraciones de la consciencia y el estado de vigilancia han permitido conocer algunos de los mecanismos cerebrales relacionados al procesamiento sensorial consciente (Blume, Del Giudice, Wislowska, Lechinger & Schabus, 2015).

Las lesiones de los sistemas de activación del sistema nervioso pueden provocar trastornos del estado de vigilancia y consciencia (Blume et al., 2015). Los pacientes en estado de coma muestran una ausencia de reactividad al medio externo que se acompaña de un predominio de actividad lenta en el EEG, similar a lo que se observa de forma normal en la etapa 4 del sueño no MOR.

Algunos trabajos han estudiado los cambios en el flujo sanguíneo y la actividad metabólica en cerebros de pacientes en estado vegetativo y su relación con la percepción de estímulos somatosensoriales (Laureys, Antoine et al., 2002; Laureys, Faymonville et al., 2002). Estos estudios reportaron que los pacientes en estado vegetativo presentan un decremento en la actividad metabólica cerebral, siendo las cortezas de asociación Frontales y Temporo-Parietales las regiones más afectadas. Ante la estimulación somatosensorial, se encontró que los pacientes en estado vegetativo muestran una activación similar a los controles en la corteza somatosensorial primaria. Sin embargo, la activación de las cortezas secundarias y de asociación observada en participantes normales está ausente en los pacientes. Además, en el caso de los pacientes se encontró que existe una desconexión funcional entre las áreas somatosensoriales primarias y las cortezas Frontales y Parietales de alto orden que han sido consideradas como elementos necesarios para la percepción consciente.

El sueño puede ser utilizado como una variable para contrastar la actividad cerebral cuando no hay consciencia ante la presentación del mismo estímulo que durante la vigilia sí es percibido conscientemente (Koch et al., 2016). Debido a las evidentes dificultades para trabajar con estímulos visuales durante el sueño, las dos modalidades sensoriales más estudiadas en este terreno han sido la táctil y la auditiva. Por la relevancia para este proyecto, únicamente nos centraremos en la primera.

Los estudios electrofisiológicos se han enfocado principalmente en caracterizar las diferencias que existen en los potenciales que evoca la estimulación somatosensorial durante el sueño y la vigilia. Los potenciales evocados consisten en promediar los segmentos de señal obtenida con EEG o MEG para trazar los cambios de voltaje asociados en tiempo y fase a un estímulo particular. Los componentes de dicho potencial pueden ser asociados a procesos de atención, percepción y memoria dependiendo de su amplitud y latencia; revisado en Silva-Pereyra, (2011). Sin embargo, este procedimiento implica perder gran cantidad de información de la actividad cerebral espontánea, la cual precisamente es la que distingue a los estados de vigilia y sueño.

Varios estudios han comparado los potenciales somatosensoriales evocados durante el sueño y la vigilia (Harsh, Voss, Hull, Schrepfer & Badia, 1994; Nakano et al., 1995; Ogilvie, Simons, Kuderian, MacDonald & Rustenburg, 1991; Oniz et al., 2012). A partir de estos trabajos, se ha sugerido que los componentes tardíos del potencial son los que podrían guardar relación con el procesamiento consciente de la información.

Nakano et al. (1995), encontraron latencias prolongadas y amplitud disminuida para los componentes N16, N20 y P20 de los potenciales somatosensoriales evocados durante el sueño no MOR, en comparación con la vigilia. Por otro lado, estos autores reportaron que no hubo diferencias significativas en la morfología de los potenciales evocados durante la vigilia y el sueño MOR. La disminución de la amplitud de los potenciales evocados durante el sueño lento podría guardar relación con la atenuación de la consciencia de estímulos externos. Sin embargo,

la ausencia de diferencias en los potenciales evocados durante el sueño MOR en comparación con la vigilia cuestiona dicha relación, ya que durante el sueño MOR también hay una ausencia de consciencia del medio externo.

En un estudio reciente, Oniz et al. (2012) compararon la morfología de los potenciales evocados por la estimulación somatosensorial durante la vigilia y el sueño no MOR. Encontraron que los componentes N100, P200, N300, P450, N550, P900 y las deflexiones negativas tardías se podían observar durante el sueño ligero (etapas 1 y 2) y durante el sueño profundo (etapas 3 y 4) del sueño no MOR. También se reportó que los componentes N300, P900 y las deflexiones negativas tardías eran más pronunciados durante el sueño profundo. Los autores interpretan sus hallazgos como evidencia de que incluso durante el sueño profundo, el cerebro sigue monitoreando el medio externo, aunque la manera en que se procesa la información es diferente en comparación con la vigilia.

En el trabajo de Colrain & Campbell (2007), se realiza una revisión acerca de los potenciales somatosensoriales evocados durante el sueño. Los autores resaltan la existencia de componentes que únicamente aparecen durante el sueño: los complejos K y sus componentes asociados (N350 y N550). La aparición de estas ondas durante el sueño ligero ha sido relacionada con el momento en el cual los estímulos dejan de ser percibidos conscientemente (Harsh et al., 1994; Ogilvie et al., 1991). Los autores hipotetizan que estas ondas podrían jugar un papel activo en el mantenimiento del sueño después de su inicio ya que se observan principalmente en las etapas 1 y 2 del sueño no MOR.

Muy pocos trabajos han utilizado el análisis de la actividad electroencefalográfica en el dominio de la frecuencia para comparar los efectos de la estimulación somatosensorial durante el sueño. Sato et al. (2007), realizaron análisis de potencia para conocer los efectos de la estimulación somatosensorial sobre la actividad cerebral durante la etapa 2 de sueño. Estos autores encontraron que la estimulación generaba un incremento de la potencia en la banda de frecuencia correspondiente a los husos de sueño. Este trabajo apoya la noción previa acerca del papel de los husos de sueño en la modulación de la reactividad

hacia a estímulos externos, señalando que podrían tener un factor protector para el mantenimiento del sueño (Cote, Epps & Campbell, 2000; Steriade, McCormick & Sejnowski, 1993).

Por su parte, Cottone et al. (2004) aplicaron estímulos somatosensoriales que clasificaron como frecuentes e infrecuentes durante el sueño no MOR, y evaluaron la potencia de bandas lentas en regiones somatosensoriales. Encontraron que los estímulos infrecuentes generaban un aumento de la potencia absoluta de Delta en regiones asociadas con el procesamiento somatosensorial, en comparación con los frecuentes y la condición sin estimulación. Este incremento en la potencia de las oscilaciones lentas podría deberse a un incremento en la incidencia de complejos K inducidos por la estimulación. Sin embargo, la relación de este hallazgo con los cambios en la percepción consciente de la estimulación durante el sueño no es clara.

Los cambios en la actividad espontánea durante el sueño afectan la manera en la que se procesa la información externa. Sin embargo, al día de hoy aún no se conoce con exactitud cómo es que estos cambios en las oscilaciones cerebrales explican la marcada atenuación de la percepción consciente de la estimulación somatosensorial durante el sueño.

Justificación

Diferentes paradigmas experimentales han encontrado que durante la vigilia, la percepción consciente de estímulos de diferentes modalidades requiere de incrementos en la sincronía de bandas rápidas, tanto a nivel local como entre regiones corticales distantes (Dehaene & Changeux, 2011; Gaillard et al., 2009; Gallace & Spence, 2008). El sueño es un estado fisiológico caracterizado por cambios en la actividad eléctrica cerebral que se acompañan de una marcada atenuación de la consciencia del medio externo. Los estados de vigilia y sueño pueden ser utilizados para contrastar la actividad cerebral cuando la experiencia de ser consciente está presente o ausente (Baars, 1988; Dehaene, Charles, King

& Marti, 2014; Koch et al., 2016). El análisis del acoplamiento temporal de la actividad eléctrica cerebral puede brindar información sobre la conectividad funcional de áreas cerebrales, lo cual es congruente con la conceptualización de la consciencia como un fenómeno que resulta de la activación distribuida de redes neurales (Dehaene & Changeux, 2011; Tononi, Boly, Massimini & Koch, 2016; Tononi & Koch, 2008). El presente proyecto analizó los cambios en el acoplamiento temporal y la potencia absoluta de la actividad EEG asociados a la presentación de estímulos somatosensoriales sub y supraumbrales durante la vigilia y las etapas 2, 4 y MOR del sueño, haciendo una comparación intra e inter-estado, con la finalidad de conocer la relación entre los cambios en la actividad cerebral dentro de cada estado y la percepción consciente de estímulos somatosensoriales.

Objetivo

Analizar los cambios en el acoplamiento temporal y la potencia absoluta de la actividad electroencefalográfica asociados a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales, contrastando los estados de vigilia y sueño.

Objetivos específicos

Analizar la relación que existe entre la magnitud de la estimulación somatosensorial y la percepción consciente de estímulos táctiles durante la vigilia y las etapas 2, 4 y MOR del sueño.

Analizar los cambios en el acoplamiento temporal y la potencia absoluta de la actividad EEG asociados a la estimulación somatosensorial por debajo y por encima del umbral sensorial durante la vigilia y las etapas 2, 4 y MOR del sueño.

Analizar la relación entre los cambios en la actividad eléctrica cerebral asociados a la estimulación durante vigilia y sueño y la percepción consciente de los estímulos somatosensoriales.

Hipótesis

Durante la vigilia, los sujetos reportarán percibir la estimulación supraumbral, mientras que la estimulación subumbral no.

Durante las fases 2, 4 y MOR del sueño, los sujetos reportarán no haber percibido la estimulación somatosensorial, independientemente de la magnitud de los estímulos.

Durante la vigilia, la estimulación somatosensorial por encima del umbral incrementará el acoplamiento temporal de la banda de Beta entre regiones Frontales y Parietales en comparación con la condición sin estimulación.

Durante la vigilia, la estimulación somatosensorial por debajo del umbral sensorial no incrementará el acoplamiento temporal de la banda de Beta entre regiones Frontales y Parietales.

Durante la vigilia, la estimulación somatosensorial supraumbral incrementará la potencia absoluta de la banda de Beta, mientras que la estimulación subumbral no.

Durante las fases 2, 4 y MOR del sueño, la estimulación somatosensorial (tanto sub como supraumbral) no incrementará el acoplamiento temporal de la banda de Beta entre regiones Frontales y Parietales.

Durante las fases 2, 4 y MOR del sueño, la estimulación somatosensorial (tanto sub como supraumbral) no incrementará la potencia absoluta de la banda de Beta en regiones Frontales y Parietales.

Materiales y métodos

Participantes

Para la presente investigación, se analizó la actividad electroencefalográfica de 8 voluntarios diestros de sexo masculino, de entre 22 y 28 años, que fueron

reclutados de la comunidad universitaria. Para seleccionar a los participantes que pertenecieron a la muestra, se les aplicó una entrevista breve para conocer su edad, grado de escolaridad, lateralidad y otros datos generales. Como parte de los criterios de exclusión, durante la entrevista se indagó sobre la presencia del diagnóstico de algún trastorno neurológico o psiquiátrico, así como el consumo de medicamentos o drogas psicoactivas (excepto alcohol y tabaco). Posterior a este filtro, se pidió a los participantes responder un cuestionario general de hábitos de sueño. Únicamente se incluyó en la muestra a aquellos participantes que no mostraban síntomas asociados a un trastorno de sueño y tenían hábitos de sueño regulares, en términos del promedio de horas y calidad subjetiva. Una vez seleccionados los participantes, se les solicitó firmar un consentimiento informado en el cual se especificaron las actividades a realizar durante el experimento, incluyendo los protocolos de estimulación y los despertares experimentales. Los participantes fueron citados individualmente para asistir a las noches de habituación y de registro. El protocolo experimental fue sometido a la evaluación del Comité de Ética de la Facultad de Medicina de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Procedimiento

Diseño experimental

Para el presente estudio, los participantes pasaron tres noches consecutivas (primera noche de habituación, seguida de dos noches de registro) en una cámara faradizada y sonoamortiguada en el Laboratorio de Sueño de la Facultad de Psicología de la UNAM

Para la noche de habituación únicamente se colocaron los electrodos de registro y de estimulación a los participantes y se les dejó dormir en el laboratorio. Durante la segunda y tercera noche, se realizaron los protocolos experimentales y los registros electroencefalográficos durante vigilia y sueño. Para las noches de registro, los participantes fueron citados individualmente alrededor de las 8:30 pm.

Al llegar, el participante respondía un cuestionario breve sobre las condiciones de llegada (a qué hora durmió y cuanto tiempo, qué comió, si ingirió alcohol o cafeína en las últimas 24 horas, etc.). En seguida, se le colocaban al participante los electrodos de estimulación y los electrodos para realizar los registros de la actividad EEG, electrooculográfica (EOG) y electromiográfica (EMG) y se le llevaba a la cámara de registro. Habiendo conectado los electrodos al polígrafo, se llevaba a cabo la **Determinación del umbral sensorial** (descrito más adelante). Una vez calibrada la magnitud para la estimulación sub y supraumbrales, se procedía con la **Tarea de detección de estímulos** en vigilia (detallada más adelante). Posteriormente se realizaban el **Registro y los protocolos de estimulación en vigilia** (explicados más adelante). Una vez concluidos los registros de vigilia, alrededor de las 11pm, se dejaba al participante en la cámara para dar inicio al **Registro continuo de sueño** (8 horas aproximadamente). Los **Protocolos de estimulación durante sueño** se detallan más adelante. En el caso de la estimulación durante sueño, en la primera noche se llevó a cabo la estimulación en la etapa 2, mientras que en la segunda se aplicó la estimulación durante la etapa 4 y durante el sueño MOR, esto con la finalidad de prevenir un efecto de privación de sueño por un número excesivo de despertares.

Al concluir el registro continuo de sueño, se le retiraban los electrodos al participante y se le ofrecía un desayuno. Finalmente, antes de retirarse, se le pedía al participante contestar un breve cuestionario sobre la calidad de la noche de sueño. La **Figura 1** muestra el esquema general de las fases del diseño experimental.

Figura 1. Diseño experimental.

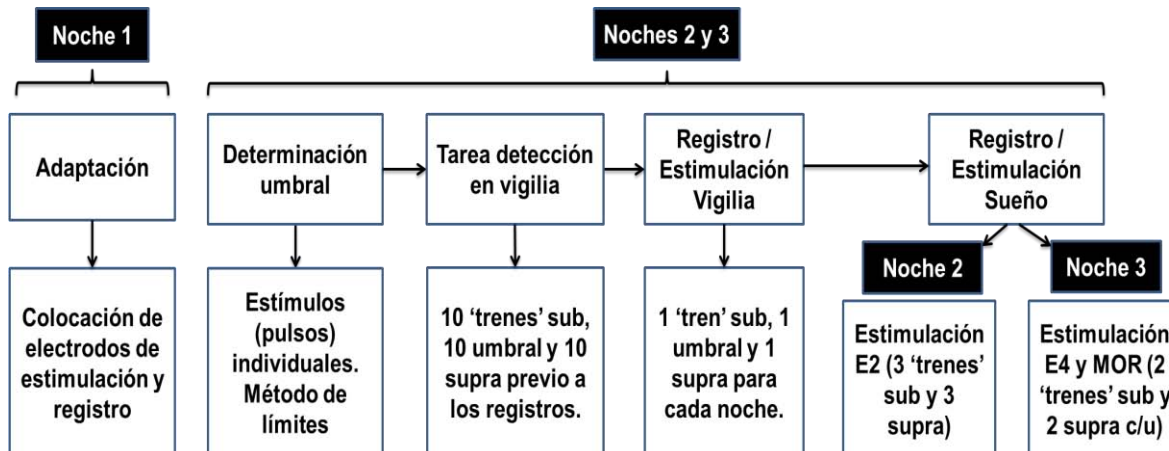


Figura 1. Todos los participantes pasaron una noche en el laboratorio para habituarse a las condiciones experimentales. Durante la segunda y tercer noche se llevaron a cabo la determinación del umbral, la tarea de detección en vigilia, los protocolos de estimulación en vigilia y sueño y los registros electroencefalográficos. Sub, estímulos subumbrales; Supra, estímulos supraumbrales; E2, etapa 2; E4, etapa 4; MOR, etapa MOR.

Protocolos de estimulación

Para realizar los experimentos de estimulación somatosensorial del nervio mediano, se utilizó un generador de pulsos eléctricos GRASS S8800 (modelo SIU7; Warwick, RI, USA). Los electrodos de estimulación fueron colocados en las falanges del dedo índice de la mano dominante con una distancia entre los electrodos de 2.5 cm siendo el electrodo positivo el distal y el negativo el proximal.

Determinación del umbral sensorial

Para fijar la magnitud de los estímulos, se calculó el umbral sensorial para cada participante en cada una de las noches de registro utilizando el método psicofísico de límites; revisado en (Kantowitz et al., 2001). Utilizando este procedimiento, se administraron estímulos individuales en series de orden ascendente y descendente hasta encontrar el punto en el cual el sujeto reportaba percibir, o

dejar de percibir el estímulo, respectivamente (umbral). Una vez estimado el umbral sensorial, se determinó la magnitud para los estímulos sub y supraumbrales para cada sujeto, (50% y 150% con respecto a su umbral) (**Tabla 1**). No hubo diferencias significativas entre los umbrales calculados para la primer y segunda noche de registro ($W = -15$; $z = -.35$; $p = .72$).

Tabla 1. Magnitud de estímulos somatosensoriales para cada sujeto.

Sujeto	Noche 1			Noche 2		
	Sub	Umbral	Supra	Sub	Umbral	Supra
1	2.1	4.2	6.32	2.2	4.4	6.6
2	1.95	3.95	5.92	1.6	3.1	4.6
3	2.07	4.15	6.22	2.05	4.1	6.16
4	2.6	5.1	7.6	3.34	6.7	10.1
5	2.29	4.58	6.8	2.18	4.36	6.54
6	2.8	5.6	8.4	2.5	4.9	7.4
7	2.8	5.6	8.5	3.16	6.3	9.45
8	2.2	4.3	6.6	1.57	3	4.44
Media	2.35	4.69	7.05	2.33	4.61	6.91
Desv. Est.	0.34	0.66	1.00	0.65	1.34	2.04

Se muestran los umbrales sensoriales (miliamperios) estimados para cada sujeto en cada noche de registro. Asimismo, se muestra la media y desviación estándar del grupo. Sub, estímulos subumbrales; Supra, estímulos supraumbrales; Desv. Est., desviación estándar.

Tarea de detección en vigilia

Una vez calibrada la intensidad de los estímulos, se le administraron al participante 30 trenes (20 estímulos de 200 milisegundos, frecuencia 0.55Hz, intervalo entre estímulos 2 segundos del inicio del estímulo al siguiente) de estimulación somatosensorial (10 subumbral, 10 umbral, 10 supraumbral) divididos en tres bloques de 10 trenes separados por intervalos de 30 segundos,

administrados de manera contrabalanceada. Durante estos ensayos se le preguntó a los participantes si habían percibido los estímulos, con la finalidad de corroborar que reportaran de manera consistente percibir los trenes de magnitud supraumbral y no percibir los trenes de magnitud subumbral. Debido a la falta de consistencia de los resultados obtenidos con los estímulos de magnitud umbral y al efecto de privación que podría provocar un elevado número de despertares experimentales en el caso de la estimulación durante sueño, únicamente se aplicaron trenes de magnitud sub y supraumbral para obtener los datos para el análisis de vigilia y sueño.

Registro de la actividad eléctrica cerebral de vigilia y sueño

Para registrar la actividad EEG durante vigilia y sueño se colocaron electrodos de superficie correspondientes a las derivaciones F3, F4, FC3, FC4, C3, C4, T5, T6, P3, P4, CP5 y CP6 siguiendo la nomenclatura del Sistema Internacional de colocación de electrodos (Jasper, 1958); **(Figura 2)**. Los electrodos FC3, FC4, CP5 y CP6 que corresponden a la nomenclatura del sistema 10-10 (American Clinical Neurophysiology Society, 1994) se adicionaron a las derivaciones del Sistema 10 – 20 debido a la relevancia de las regiones subyacentes en el procesamiento de información sensoriomotora. Los electrodos fueron dispuestos en un montaje monopolar (referidos al auricular ipsilateral), y las impedancias se mantuvieron por debajo de los 10 kilo-ohms. Adicionalmente, se colocaron electrodos para el registro de la actividad electromiográfica (registro bipolar, electrodos colocados simétricamente en los músculos del mentón) y electrooculográfica (registro monopolar, referidos a A1).

Figura 2. Posición de los electrodos para el registro EEG.

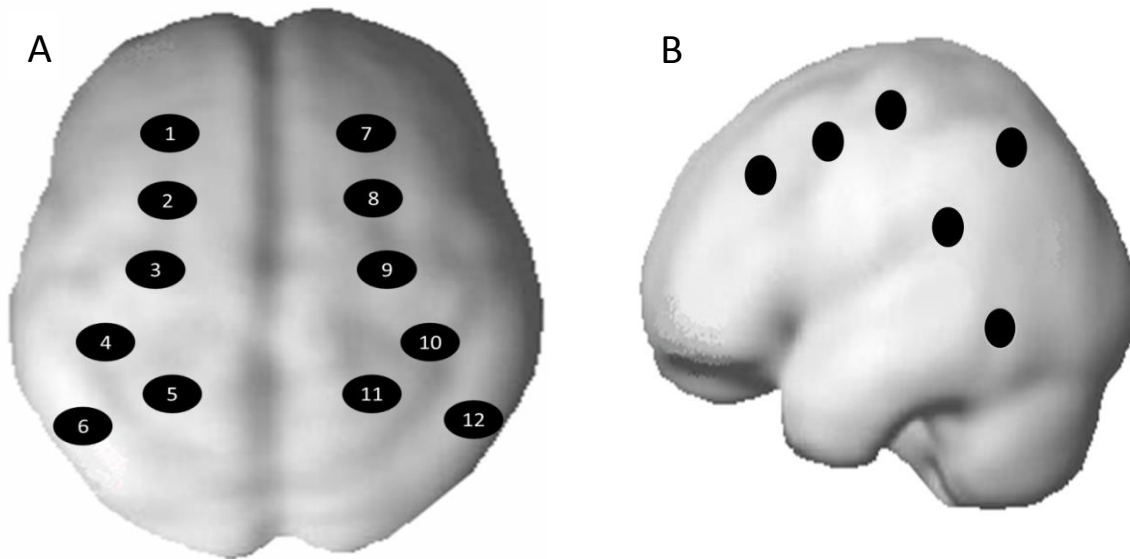


Figura 2. Posición de los electrodos activos colocados para el registro de la actividad electroencefalográfica. A, vista dorsal, B, vista lateral. Nomenclatura en A: F3 (1), FC3 (2), C3 (3), CP5 (4), P3 (5), T5 (6), F4 (7), FC4 (8), C4 (9), CP6 (10), P4 (11), T6 (12).

Antes de dar inicio a los registros, se llevó a cabo la calibración de los canales. Las señales fueron amplificadas y registradas utilizando un polígrafo GRASS 8-20E con filtros programados de 1 – 70 Hz para los canales del EEG, de 10 – 70 Hz para la actividad electromiográfica y de 0.3 – 15 Hz para el EOG. La señal fue digitalizada con una frecuencia de muestreo de 256 Hz utilizando un convertidor analógico digital Advantech PCL812 y utilizando el software CAPTUSEN (Guevara, Ramos-Loyo, Hernández-González, Madera-Carrillo & Corsi-Cabrera, 2000) para almacenar los datos obtenidos.

Protocolos de estimulación en vigilia y sueño

Para obtener los datos para el análisis, se registró la actividad EEG y se administraron trenes de estimulación (con las mismas características que en la

tarea de detección) de magnitud sub y supraumbral durante vigilia y las etapas 2, 4 y MOR del sueño.

Posterior a la tarea de detección, se llevaron a cabo los registros durante vigilia. Para ello, se pedía al participante mantenerse sentado, con los ojos cerrados y tratar de moverse lo menos posible. Se registró la actividad cerebral en tres condiciones: Vigilia sin estimulación (V Sin), vigilia con estimulación subumbral (V Sub) y vigilia con estimulación supraumbral (V Supra). El registro de las tres condiciones se realizó en ambas noches de registro.

Al finalizar los protocolos de estimulación durante vigilia, se dejaba al participante en la cámara para dar inicio al registro continuo de sueño por 8 horas. Durante la primera noche de registro se llevaron a cabo los ensayos de estimulación en la etapa 2 del sueño no MOR (3 sub y 3 supra) y durante la segunda noche de registro se realizaron los ensayos de estimulación en la etapa 4 del sueño no MOR y la fase de sueño MOR (2 sub y 2 supra para cada etapa). Los trenes de estimulación se aplicaron durante el primer, tercer y quinto ciclo de sueño en el caso de la etapa 2 y durante el primer y tercer ciclo de sueño en el caso de la etapa 4 y el sueño MOR. Se administró un tren de magnitud Sub y un tren de magnitud Supra en cada uno de los ciclos de sueño indicados. Para identificar el momento para aplicar la estimulación en cada etapa, la actividad cerebral era monitoreada en línea. La aplicación de la estimulación era regulada por el investigador y los pulsos fueron registrados en un canal adicional en el polígrafo. Después de aplicar el tren de estimulación, el investigador registró si éste había inducido un despertar conductual. Si no era el caso, el investigador entraba a la cámara y despertaba al participante llamándole por su nombre. Inmediatamente al despertar, se le preguntaba al participante si había percibido la estimulación, si recordaba haber estado soñando algo y si la estimulación, en caso de ser percibida, se incorporaba como un elemento de la ensoñación. Una vez recopilada esta información del participante, se le dejaba dormir nuevamente.

Análisis de la señal EEG

Los registros de sueño fueron clasificados fuera de línea en épocas de 30 segundos, utilizando los criterios estándar (Rechtschaffen & Kales, 1968). Posteriormente, se graficaron los hipnogramas de sueño y se calcularon el tiempo total de sueño, la proporción de cada etapa y el índice de eficiencia de sueño de cada participante para cada noche, con la finalidad de verificar que los participantes tuvieran valores dentro de la norma durante las noches de registro.

Para el análisis cuantitativo de la señal EEG durante vigilia y sueño, se cortaron los segmentos que contenían los trenes de estimulación correspondientes a la vigilia y las etapas 2, 4 y MOR del sueño. Como se mencionó anteriormente, durante la vigilia se llevó a cabo el registro de la actividad espontánea con ojos cerrados para contar con una condición sin estimulación. En el caso de los registros de sueño, se cortó la misma cantidad de segmentos correspondientes a cada ensayo de estimulación 30 segundos previo al inicio de cada ensayo de estimulación (corroborando que fuera la misma etapa), para contar con una línea base de la actividad cerebral espontánea durante el sueño (Sin estimulación).

Posteriormente, se seleccionaron los segmentos libres de artefactos en ventanas de dos segundos y se realizó la transformada de Fourier utilizando el programa POTENCOR (Guevara, Ramos, Hernández-González, Zarabozo & Corsi-Cabrera, 2003). Dado que la actividad rápida ha sido asociada a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales (Dehaene & Changeux, 2011; Gallace & Spence, 2008), se analizaron las bandas de Beta lento (13.5 – 19 Hz), Beta rápido (19.5 – 25.5 Hz) y Gamma (31 – 50 Hz). Se obtuvieron los valores de correlación intra e interhemisférica de todos los posibles pares de electrodos, y la potencia absoluta de cada electrodo para los segmentos con y sin estimulación correspondientes a cada estado. Este programa realiza la transformada de Fourier y posteriormente determina el espectro de correlación cruzada en el dominio del tiempo calculando el coeficiente producto-momento de Pearson utilizando los valores de voltaje de cada canal, después de haber filtrado las señales para frecuencias de interés. Los valores de potencia absoluta fueron

transformados a logaritmos (Gasser, Bächer & Möcks, 1982) y los valores de correlación cruzada fueron transformados a puntajes Z de Fisher (John et al., 1980) para aproximarlos a una distribución normal previo a las comparaciones estadísticas.

Análisis estadísticos

Previo a los análisis estadísticos, se llevó a cabo una selección aleatoria de 22 segmentos para cada sujeto en cada una de las condiciones, con la finalidad de reducir la variabilidad del número de segmentos. Posteriormente, tanto los valores de potencia absoluta como los valores de correlación fueron promediados por sujeto, para cada condición. Para las pruebas post hoc se utilizó la prueba de Tukey. El nivel de significancia para todas las comparaciones se fijó en 0.05.

Correlación intrahemisférica

Para reducir el número de variables e identificar redes funcionales sincrónicas durante la vigilia, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP) utilizando los valores de correlación intrahemisférica transformados a puntajes Z de Fisher de los 30 posibles pares de electrodos, para cada banda de interés.

Para conocer el efecto de la estimulación somatosensorial sobre el acoplamiento temporal de la actividad cerebral durante la vigilia, se realizaron ANOVA's de medidas repetidas (AMR) de un factor para comparar los componentes identificados durante la vigilia entre las condiciones sin estimulación (V Sin), con estimulación subumbral (V Sub) y con estimulación supraumbral (V Supra).

Para conocer los efectos de la estimulación somatosensorial sobre el acoplamiento temporal de la actividad cerebral durante el sueño, se tomaron como base las redes identificadas para la vigilia que mostraron diferencias entre las condiciones de estimulación. Posteriormente, se utilizaron AMR de un factor para comparar las tres condiciones de estimulación (Sin, Sub, Supra) para cada etapa

(E2, E4, MOR). De igual manera, se realizaron ACP de cada etapa para comparar las redes formadas durante sueño con las redes identificadas durante la vigilia.

Correlación interhemisférica

Para los análisis de correlación interhemisférica, se utilizaron AMR de una vía para comparar las condiciones de estimulación para cada etapa, tomando los valores transformados a puntajes Z de Fisher para cada par de electrodos (F3-F4, FC3-FC4, C3-C4, T5-T6, P3-P4, CP5-CP6) en cada banda de interés.

Potencia absoluta

Para los análisis de la potencia absoluta, se compararon los valores transformados a logaritmos de las derivaciones de las redes de vigilia identificadas con el ACP que mostraron diferencias entre las condiciones de estimulación. Al igual que en el caso de los análisis de correlación, se realizaron AMR de un factor para comparar las tres condiciones de estimulación para cada etapa.

Resultados

Tarea de detección durante vigilia

Para la tarea de detección de estímulos durante vigilia, se aplicó un total de 30 trenes de magnitud subumbral, umbral y supraumbral a cada participante, en cada noche. La **tabla 2** muestra la proporción de ensayos en los que los participantes reportaron percibir los estímulos, en función de la magnitud de los mismos. En congruencia con lo que se esperaba a partir de la aplicación de pulsos individuales, los resultados mostraron que los participantes reportaron de manera consistente percibir todos los trenes de magnitud supraumbral, mientras que ningún sujeto percibió los trenes de magnitud subumbral en ninguno de los

ensayos. Los ensayos de magnitud umbral durante vigilia no fueron considerados para el análisis del EEG (**Tabla 2**).

Tabla 2. Tarea de detección de estímulos durante vigilia.

Sujeto	Noche 1			Noche 2		
	Sub	Umbral	Supra	Sub	Umbral	Supra
1	0/10	10/10	10/10	0/10	9/10	10/10
2	0/10	10/10	10/10	0/10	10/10	10/10
3	0/10	10/10	10/10	0/10	9/10	10/10
4	0/10	10/10	10/10	0/10	10/10	10/10
5	0/10	7/10	10/10	0/10	10/10	10/10
6	0/10	3/10	10/10	0/10	10/10	10/10
7	0/10	4/10	10/10	0/10	10/10	10/10
8	0/10	10/10	10/10	0/10	10/10	10/10
Total	0/80	64/80	80/80	0/80	78/80	80/80

Tabla 2. Número de ensayos percibidos en la tarea de detección de estímulos durante la vigilia. Se muestra el número de ensayos percibidos por cada sujeto en cada noche de registro, dividiendo los trenes de estimulación en función de la magnitud de los estímulos. Sub, subumbral; Supra, supraumbral.

Percepción de estímulos durante vigilia y sueño

En la **tabla 3** se muestra el porcentaje de ensayos percibidos por los participantes para cada uno de los estados evaluados. Siguiendo en línea con las hipótesis planteadas, se comprobó que los trenes de magnitud subumbral no fueron percibidos por ningún participante, tanto para la vigilia como para cada etapa de sueño. En contraste, la estimulación supraumbral fue percibida en todos los ensayos durante la vigilia. En el caso de los ensayos de estimulación supraumbral durante sueño, se encontró que tras ser despertados hubo algunos participantes que reportaron haber percibido los estímulos. En el caso de la etapa 2 el participante 2 reportó haber percibido los estímulos en los tres ensayos que se le aplicaron. Sin embargo, como se muestra más adelante, dicho participante tuvo

dificultades para conciliar el sueño y tuvo un decremento de sueño lento (etapas 3 y 4) y sueño MOR en ambas noches de registro, debido a que pasó despierto una alta proporción del tiempo de registro (**Tabla 4**). Otros 2 de los participantes de la muestra (3 y 5) reportaron percibir la estimulación supraumbral tras ser despertados de la etapa 2 en uno de los tres ensayos que le aplicaron a cada uno. En el caso de los ensayos de estimulación supraumbral durante de etapa 4 de sueño, ninguno de los sujetos reportó haber percibido los estímulos. Para la etapa de sueño MOR sólo un participante (5) reportó haber percibido uno de los trenes de estimulación. Debido a que el número de ensayos percibidos resultó ser demasiado pequeño como para hacer una comparación estadística, se optó por no tomar en cuenta dichos ensayos para el análisis.

Tabla 3. Número de ensayos percibidos por cada sujeto.

Sujeto	Condición							
	V Sub	V Supra	E2 Sub	E2 Supra	E4 Sub	E4 Supra	MOR Sub	MOR Supra
1	0/2	2/2	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/2
2	0/2	2/2	0/3	3/3	0/2	0/2	0/2	0/2
3	0/2	2/2	0/3	1/3	0/2	0/2	0/2	0/2
4	0/2	2/2	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/2
5	0/2	2/2	0/3	1/3	0/2	0/2	0/2	1/2
6	0/2	2/2	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/2
7	0/2	2/2	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/2
8	0/2	2/2	0/3	0/3	0/2	0/2	0/2	0/2
Total	0/16	16/16	0/24	5/24	0/16	0/16	0/16	1/16

Tabla 3. Número de ensayos de estimulación de magnitud sub y supraumbral percibidos durante vigilia y sueño. Sub, estímulos subumbrales; Supra, estímulos supraumbrales; V, vigilia; E2, etapa 2; E4, etapa 4; MOR, etapa MOR.

Reporte de ensoñaciones previas al despertar experimental

Como se mencionó previamente, posterior al despertar experimental se le preguntó a los sujetos si recordaban estar soñando algo y en caso de que reportaran percibir la estimulación, si ésta había sido incluida en el contenido de la ensoñación. En conjunto, los participantes reportaron haber experimentado ensoñaciones en el 36 % de las ocasiones que fueron despertados de la etapa 2, en el 20 % de las ocasiones que fueron despertados de la etapa 4 y en el 57 % de las veces que fueron despertados del sueño MOR. En ningún ensayo se reportó haber incluido la estimulación en el contenido de la ensoñación.

Polisomnografía

En la **tabla 4** se muestran los datos referentes a la arquitectura de sueño de cada participante. Se presenta el tiempo total de sueño, el índice de eficiencia de sueño (tiempo total de sueño / tiempo total en la cama) y los porcentajes de cada etapa, para cada noche. Los resultados muestran que los despertares experimentales posteriores a los ensayos de estimulación no tuvieron un impacto significativo sobre la arquitectura del sueño de ninguno de los sujetos. El participante 4 tuvo un índice de eficiencia de 0.79 en la primera noche de registro. Sólo el participante 2 tuvo un índice de eficiencia de sueño menor a 0.8 en ambas noches de registro, sin embargo, esto no fue provocado por la estimulación sino más bien debido a que sufrió dificultad para conciliar el sueño y repetidos despertares espontáneos.

Tabla 4. Medidas polisomnográficas para cada sujeto, en cada noche de registro.

Sujeto	Noche	TC (min)	TTS (min)	Eficiencia	% V	% E1	% E2	% E3 Y E4	% MOR
1	1	395.5	369	0.93	6.41	7.18	40.43	25.4	20.53
	2	425.5	408.5	0.96	3.4	7.62	41.54	20.53	24.64
2	1	444.5	348.5	0.78	22.04	12.74	37.54	15.94	11.71
	2	480.5	287.5	0.60	40.89	12.03	35.46	2.87	8.73
3	1	479	460	0.96	3.85	8.34	50.82	18.81	18.18
	2	480.5	467	0.97	2.11	3.38	60.1	12.16	22.22
4	1	355.5	281	0.79	18.72	13.04	41.13	11.05	16.02
	2	486	467.5	0.96	3.21	6.63	56.01	9.75	24.37
5	1	483.5	445	0.92	8	11.89	39.78	19.88	20.42
	2	428.5	408	0.95	4.29	6.43	43.56	18.01	27.68
6	1	467.5	439	0.94	5.42	9.73	43.58	15.36	25.88
	2	476.5	424.5	0.89	10.14	11.43	44.12	14.01	20.28
7	1	453	431.5	0.95	4.36	6.49	48.82	10.96	29.33
	2	475	468	0.99	0.95	5.21	55.31	11.37	27.12
8	1	463.5	444.5	0.96	3.06	3.27	44.48	19.22	29.94
	2	483	475.5	0.98	1.34	4.77	43.61	20.76	28.45
Media	-	454.84	414.06	0.91	8.64	8.14	45.39	15.38	22.22
D. S.	-	37.10	61.91	0.10	10.46	3.30	6.98	5.57	6.24

Tabla 4. Arquitectura de sueño de cada participante durante la primera y segunda de registro. TC, tiempo en la cama; TTS, tiempo total de sueño; Eficiencia, eficiencia de sueño, TTS/TC; V, vigilia; E1, etapa 1; E2, etapa 2; E3 y E4, etapas 3 y 4; MOR etapa sueño MOR; D.S, desviación estándar.

Análisis del EEG

Correlación intrahemisférica

Vigilia

Como se mencionó previamente, se realizó un Análisis de Componentes Principales para identificar redes funcionales durante la vigilia y se compararon las condiciones de estimulación para cada banda de interés. Únicamente el componente 1 para la banda de Beta rápido (peso = 8.43; 28.13% de varianza explicada) arrojó diferencias significativas entre las condiciones Sin, Sub y Supra

($F(2,14) = 4.30$; $p = 0.03$); (**Tabla 5**). Este componente (*Red de vigilia*) estuvo integrado por la correlación entre las derivaciones Frontales, Centrales, Parietales y Temporales izquierdas (F3-FC3, F3-C3, F3-T5, F3-P3, F3-CP5, FC3-C3, FC3-T5, FC3-P3, FC3-CP5, C3-T5, C3-P3, C3-CP5) (**Figura 3**). El análisis post-hoc mostró que la correlación entre las derivaciones de dicho componente incrementó significativamente en la condición V Supra, en comparación con la condición V Sin (**Figura 4**).

Tabla 5. Efecto de la estimulación sobre la correlación de los componentes identificados durante la vigilia.

Vigilia	Beta 1				Beta 2				Gamma			
	GL=2, 14				GL=2, 14				GL=2, 14			
Comp.	Peso	% Var.	F	p	Peso	% Var.	F	p	Peso	% Var.	F	p
1	6.34	21.16	0.79	0.52	8.43	28.13	4.3	0.03	4.98	16.63	1.26	0.31
2	5.25	17.52	0.45	0.65	5.07	16.93	0.75	0.5	5.42	18.09	0.23	0.79
3	4.51	15.05	0.15	0.86	4.52	15.07	0.45	0.65	3.31	11.04	0.86	0.55
4	4.89	16.31	0.73	0.5	3.42	11.42	0.71	0.51	3.76	12.56	0.31	0.74
5	3.58	11.94	0.76	0.5	3.21	10.72	0.73	0.5	3.36	11.22	0.15	0.86
6	2.77	9.25	1	0.6	2.69	9	1.26	0.31	6.47	21.57	0.005	0.99
Total	-	91.24	-	-	-	91.27	-	-	-	91.11	-	-

Análisis estadístico del efecto de las condiciones de estimulación (Sin, Sub y Supra) sobre los valores de correlación de cada componente identificado durante la vigilia (V). Se muestra el peso y el porcentaje de varianza para cada componente en cada banda. A un costado, se muestran los valores de F y p obtenidos con los AMR de una vía realizados para cada componente, en cada una de las bandas de interés. La última fila muestra el porcentaje de varianza total explicado por el ACP para cada banda. Comp., Componente; GL, Grados de libertad; % Var., porcentaje de varianza explicada; Beta 1, Beta lento; Beta 2, Beta rápido.

Figura 3. Red de vigilia.

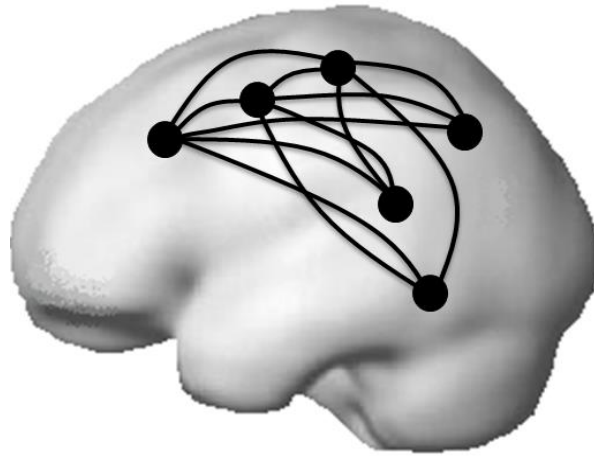


Figura 3. Pares de derivaciones que integran el componente 1 de vigilia (peso = 8.43; 28.13% de Varianza explicada) para la banda de Beta rápido (*Red de vigilia*). Los pares de electrodos representados en la figura corresponden a las derivaciones: F3-FC3, F3-C3, F3-T5, F3-P3, F3-CP5, FC3-C3, FC3-T5, FC3-P3, FC3-CP5, C3-T5, C3-P3, C3-CP5.

Figura 4. Efecto de la estimulación sobre la Red de vigilia.

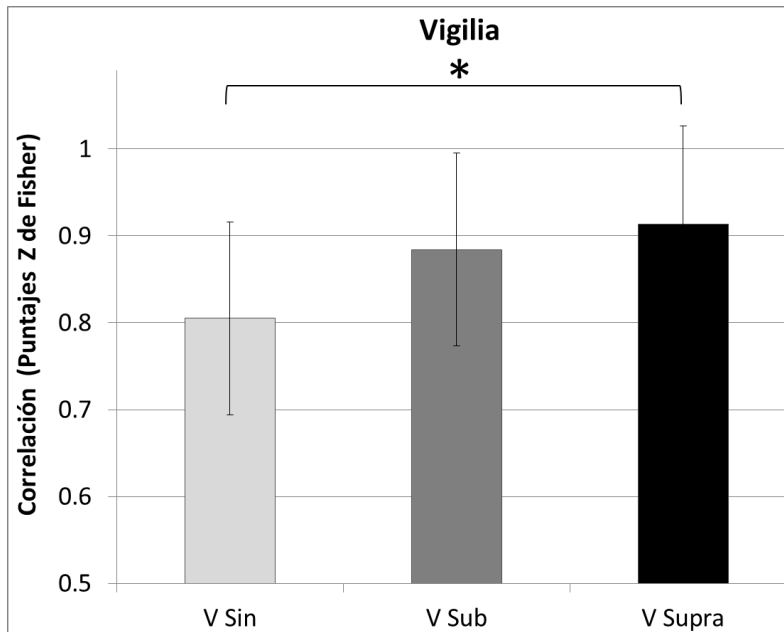


Figura 4. Se muestra la media y el error estándar de la correlación (puntajes Z de Fisher) de los pares de derivaciones del componente 1 de vigilia para la banda de Beta rápido. La barra horizontal señala diferencias significativas entre V Sin y V Supra ($F(2,14) = 4.30$; $p = 0.03$; post-hoc Tukey 5%. V Sin, vigilia sin estímulo; V Sub, vigilia con estimulación subumbral; V Supra, vigilia con estimulación supraumbral.

Al comparar los valores de correlación para cada uno de los pares de electrodos que conformaron la *Red de vigilia*, se encontró que en todos los pares de electrodos hubo incremento de la correlación en la condición de estimulación V Supra en comparación con la condición V Sin. Los pares de electrodos F3-P3 ($F(2, 14) = 8.42$; $p = 0.004$), F3-CP5 ($F(2, 14) = 8.27$; $p = 0.004$), FC3-P3 ($F(2, 14) = 5.50$; $p = 0.01$) y FC3-CP5 ($F(2, 14) = 4.97$; $p = 0.02$) alcanzaron la significancia estadística (**Figura 5**).

Figura 5. Efecto de la estimulación sobre los pares de electrodos de la Red de vigilia.

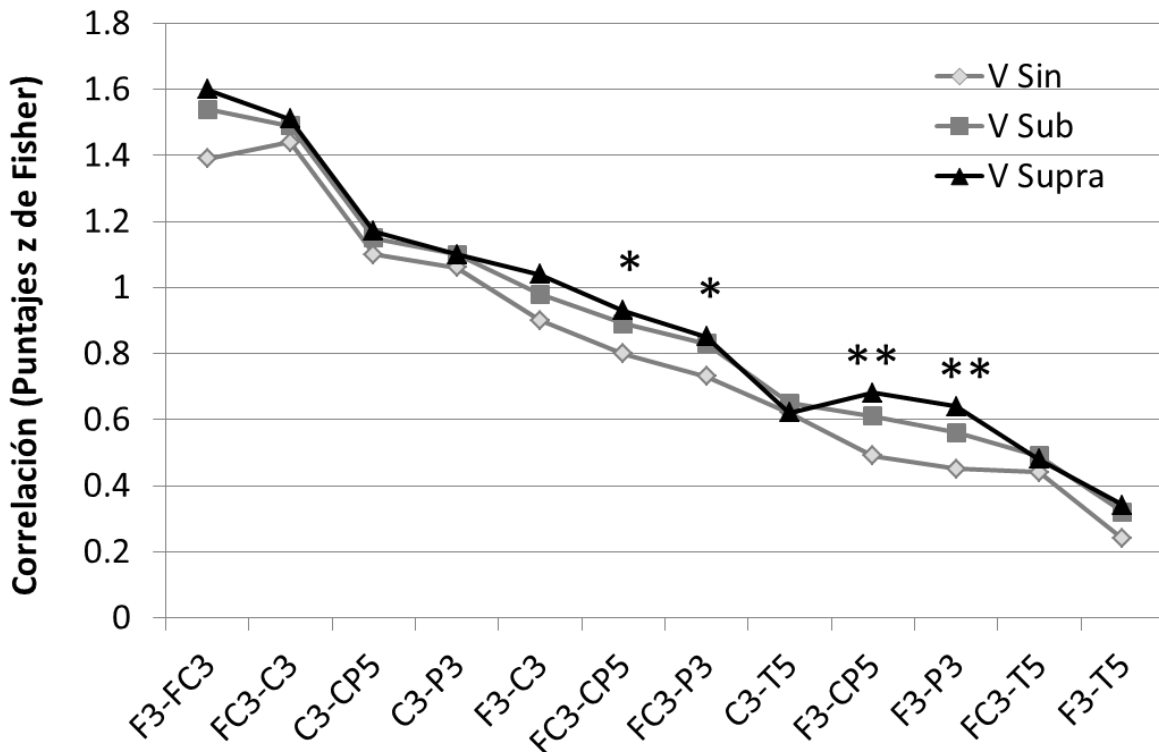


Figura 5. Correlación de cada uno de los pares de electrodos que integraron la *Red de vigilia*, durante las condiciones Sin, Sub y Supra de vigilia. Los pares fueron ordenados en función de la distancia entre los electrodos. Los asteriscos indican diferencias significativas entre V Sin y V Supra (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$). V Sin, vigilia sin estímulo; V Sub, vigilia con estimulación subumbral; V Supra, vigilia con estimulación supraumbral.

Sueño

Como se mencionó previamente, para los análisis de sueño únicamente se incluyeron los ensayos en los cuales la estimulación somatosensorial no fue percibida por los sujetos. Para analizar los cambios en la correlación intrahemisférica en las bandas de interés asociados a la estimulación somatosensorial durante el sueño, se realizaron ACP para cada etapa, al igual que en el caso de la vigilia. Posteriormente, se realizaron AMR de una vía con cada componente para comparar las condiciones de estimulación en cada etapa. **La tabla 6** muestra los resultados de las comparaciones realizadas. Para las etapas 2 y 4 no se encontraron diferencias significativas entre las condiciones de estimulación. En el caso del sueño MOR, únicamente el componente 3 de la banda de Beta lento ($F(2, 14) = 4.46$; $p = 0.03$) alcanzó la significancia estadística al comparar la condiciones de estimulación. El análisis post-hoc mostró que la correlación disminuyó en la condición Supra, en comparación con la condición Sub. Sin embargo dicho componente fue el de menor peso (2.18) y porcentaje varianza explicada (7.27%), ya que únicamente incluyó la correlación de un par de derivaciones (P3-P5).

Tabla 6. Efecto de la estimulación sobre la correlación de los componentes principales identificados durante cada etapa de sueño.

Etapa 2	Beta 1				Beta 2				Gamma			
	GL=2, 14				GL=2, 14				GL=2, 14			
Comp.	Peso	% Var.	F	p	Peso	% Var.	F	p	Peso	% Var.	F	p
1	6.96	23.22	0.45	0.65	5.51	18.38	0.07	0.93	9.6	32	0.27	0.76
2	5.6	18.69	1.98	0.17	8.31	27.73	1.98	0.17	8.18	27.28	0.12	0.89
3	3.1	10.35	0.9	0.56	5.65	16.89	0.79	0.52	4.15	13.86	0.34	0.71
4	4.46	13.49	0.78	0.78	4.16	13.88	0.34	0.72	3.54	11.83	0.68	0.52
5	6.18	20.62	2.22	0.14	3.38	11.28	0.44	0.65	2.3	7.67	0.03	0.96
6	2.26	7.55	0.98	0.59	1.91	6.38	0.98	0.59	-	-	-	-
Total	-	93.92	-	-	-	94.52	-	-	-	92.63	-	-

Etapa 4	Beta 1				Beta 2				Gamma			
	GL=2, 14				GL=2, 14				GL=2, 14			
Comp.	Peso	% Var.	F	p	Peso	% Var.	F	p	Peso	% Var.	F	p
1	6.58	21.96	0.24	0.79	6.57	21.92	1.2	0.33	7.42	24.75	1.99	0.17
2	7.11	23.71	0.75	0.5	5.56	18.56	1.83	0.19	6.89	23	1.64	0.22
3	4.37	14.59	0.5	0.62	4.33	14.45	0.1	0.9	5.07	16.91	1.39	0.28
4	3.37	11.25	0.37	0.69	3.67	12.25	0.37	0.69	2.34	7.81	0.26	0.77
5	3.69	12.33	0.13	0.88	3.12	10.41	0.3	0.74	3.19	10.65	0.28	0.76
6	2.09	6.99	0.35	0.71	3.61	12.05	1.74	0.21	2.33	7.78	1.17	0.34
Total	-	90.82	-	-	-	89.65	-	-	-	90.9	-	-

MOR	Beta 1				Beta 2				Gamma			
	GL=2, 14				GL=2, 14				GL=2, 14			
Comp.	Peso	% Var.	F	p	Peso	% Var.	F	p	Peso	% Var.	F	p
1	7.55	25.19	0.6	0.56	5.53	18.43	0.94	0.58	6.14	20.5	0.13	0.87
2	4.07	13.58	1.21	0.32	4.96	16.55	0.11	0.89	6.23	20.79	0.15	0.86
3	2.18	7.27	4.46	0.03	3.12	10.43	0.07	0.92	4.78	15.95	0.04	0.95
4	4.46	14.89	0.4	0.68	3.98	13.28	1.05	0.37	4.84	16.14	0.7	0.51
5	3.87	12.91	0.88	0.56	2.63	8.78	0.3	0.74	2.48	8.29	0.47	0.63
6	2.65	8.84	0.38	0.69	5.13	17.12	0.01	0.99	3.54	11.82	0.02	0.97
7	3.37	11.25	0.07	0.92	3.25	10.85	0.34	0.72	-	-	-	-
Total	-	93.94	-	-	-	95.45	-	-	-	93.49	-	-

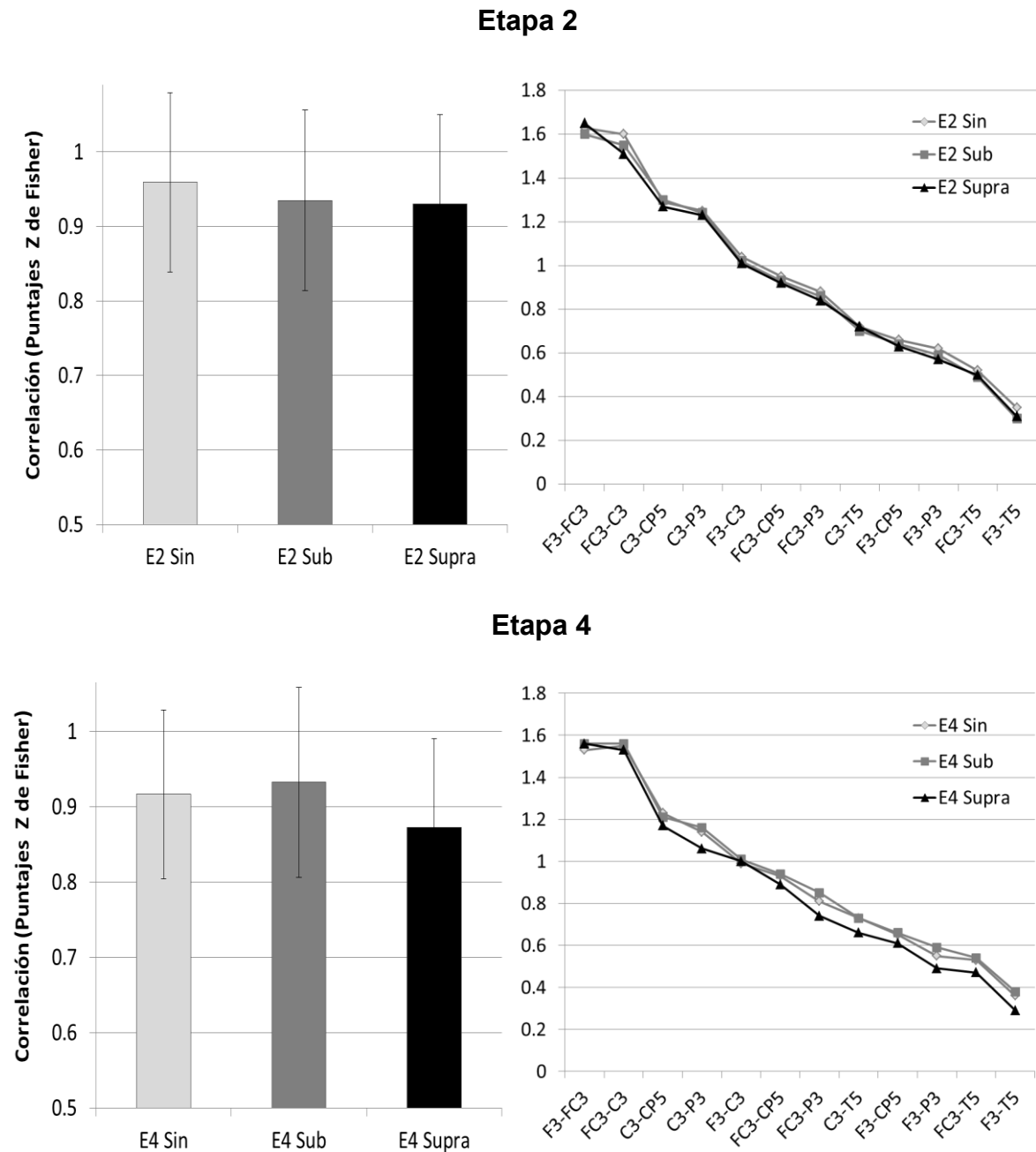
Tabla 6. Análisis estadístico del efecto de las condiciones de estimulación (Sin, Sub y Supra) sobre los valores de correlación de cada componente identificado para cada etapa de sueño. Se muestran el peso y el porcentaje de varianza para cada componente, en cada banda. A un costado, se muestran los valores de F y p obtenidos con los AMR de una vía realizados para cada componente, en cada una de las bandas de interés. La última fila muestra el porcentaje de varianza total explicado por el ACP para cada banda. Comp., Componente; GL, Grados de libertad; % Var., Porcentaje de varianza explicada; Beta 1, Beta lento; Beta 2, Beta rápido.

Para realizar una comparación entre estados, se tomó como base la *Red de vigilia* y se compararon los valores de correlación para la banda de Beta rápido entre las condiciones de estimulación para cada una de las etapas de sueño.

Adicionalmente, al igual que en el caso de la vigilia, se graficó la correlación para cada par de electrodos de la red. Como se muestra en la **Figura 6**, no se encontró un incremento significativo de la correlación intrahemisférica entre las condiciones de estimulación y la condición Sin estimulación para ninguna etapa de

sueño. De hecho, en el caso de la etapa 4 se encontró que la correlación disminuyó en la condición Supra en comparación con la condición Sin estimulación en casi todas las derivaciones de la red (**Figura 6**).

Figura 6. Efecto de la estimulación sobre las derivaciones de la Red de vigilia durante cada etapa de sueño.



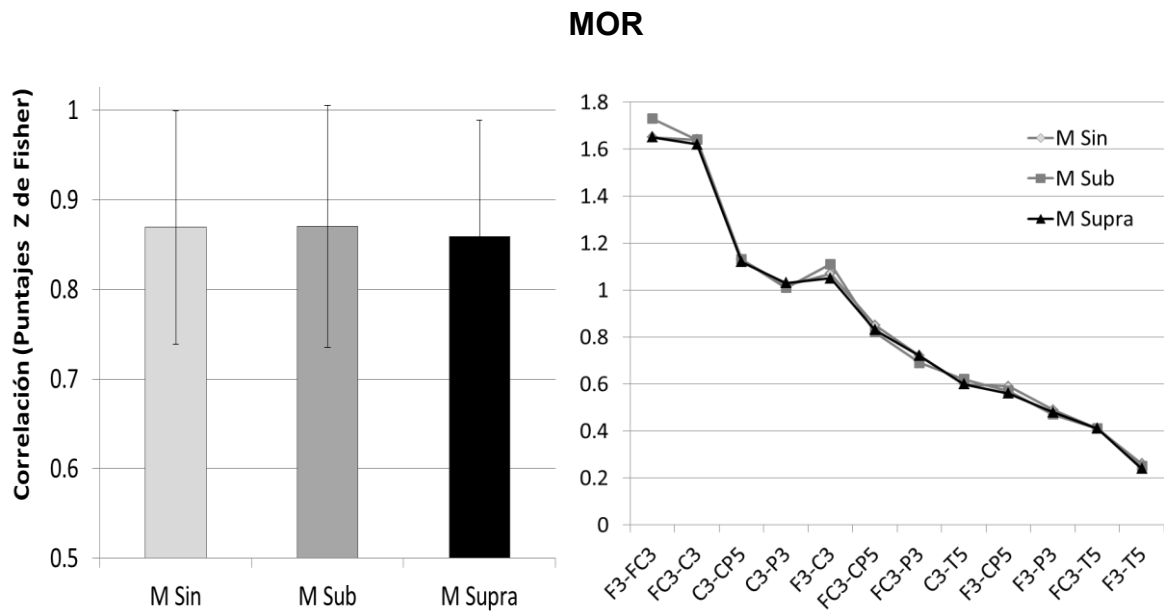


Figura 6. Correlación de los pares de derivaciones que integraron la *Red de vigilia* en la banda de Beta rápido para cada etapa de sueño. Las gráficas de barras muestran la media y el error estándar de la correlación para cada condición de estimulación en cada etapa de sueño. Las gráficas de líneas muestran la comparación de las condiciones de estimulación para cada par de electrodos de la red. No se encontraron incrementos significativos de la correlación en la condición Supra en ninguna de las etapas. Sin, sin estimulación; Sub, con estimulación subumbral; Supra, con estimulación supraumbral; E2 etapa 2; E4, etapa 4; MOR, sueño MOR.

Finalmente, se compararon los componentes principales que arrojó el análisis de cada etapa de sueño con la *Red de vigilia*. La **Figura 7** muestra los componentes identificados para cada etapa de sueño que incluían al menos uno de los pares de derivaciones incluidos en la *Red de vigilia*. De ésta manera, se puede contrastar cómo las derivaciones que integraron dicha red se segregaron durante cada etapa de sueño (**Figura 7**).

Correlación interhemisférica

Para el análisis de correlación interhemisférica, se llevaron a cabo AMR de una vía para comparar los valores de correlación entre las condiciones de estimulación en cada etapa. Los resultados mostraron que no hubo diferencias significativas entre las condiciones de estimulación para la banda de Beta rápido, tanto para la vigilia, como para ninguna de las etapas de sueño (**Figura 8**). Las bandas de Beta lento y Gamma tampoco mostraron diferencias significativas.

Figura 7. Segregación de la red de vigilia para cada etapa de sueño.

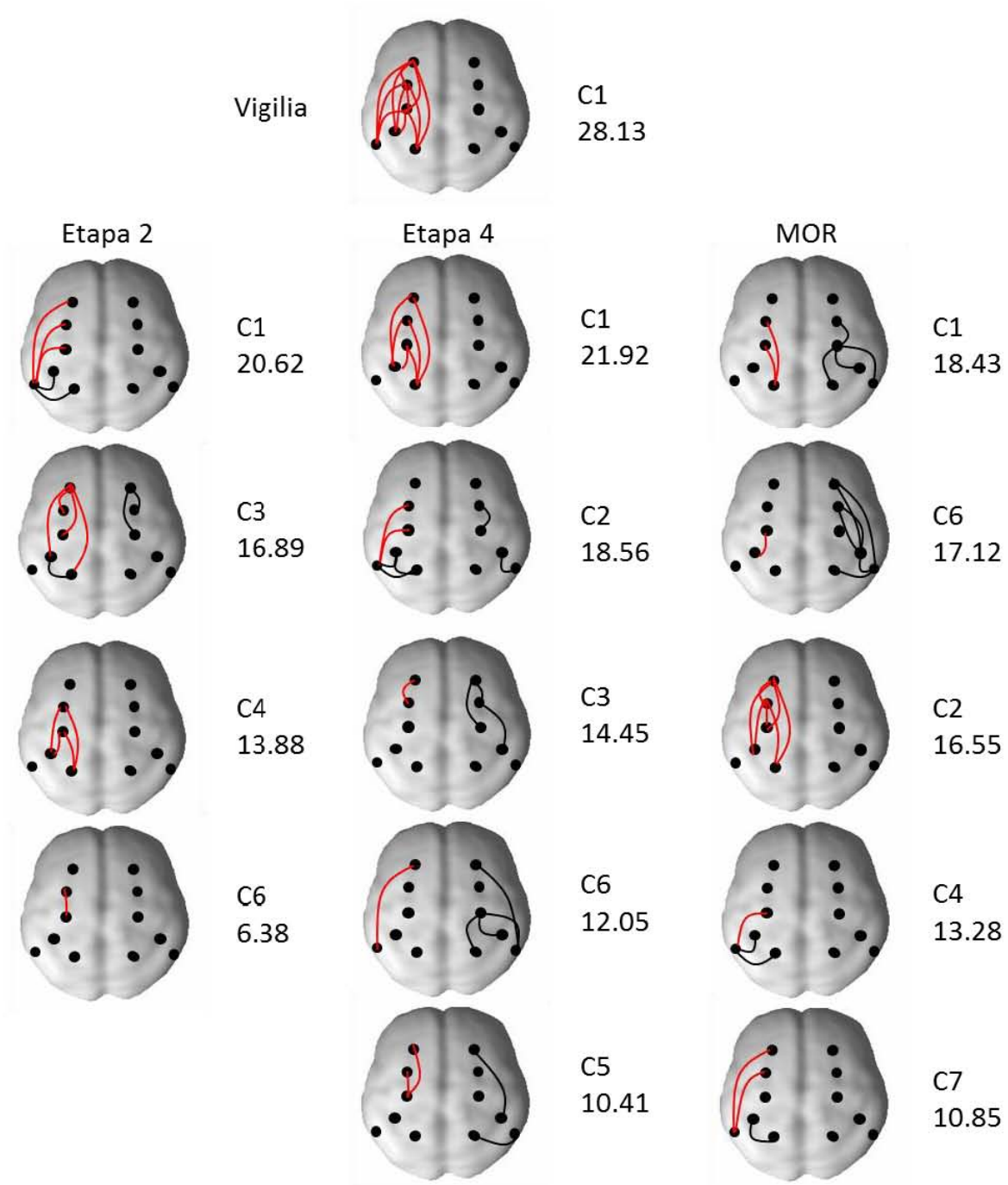
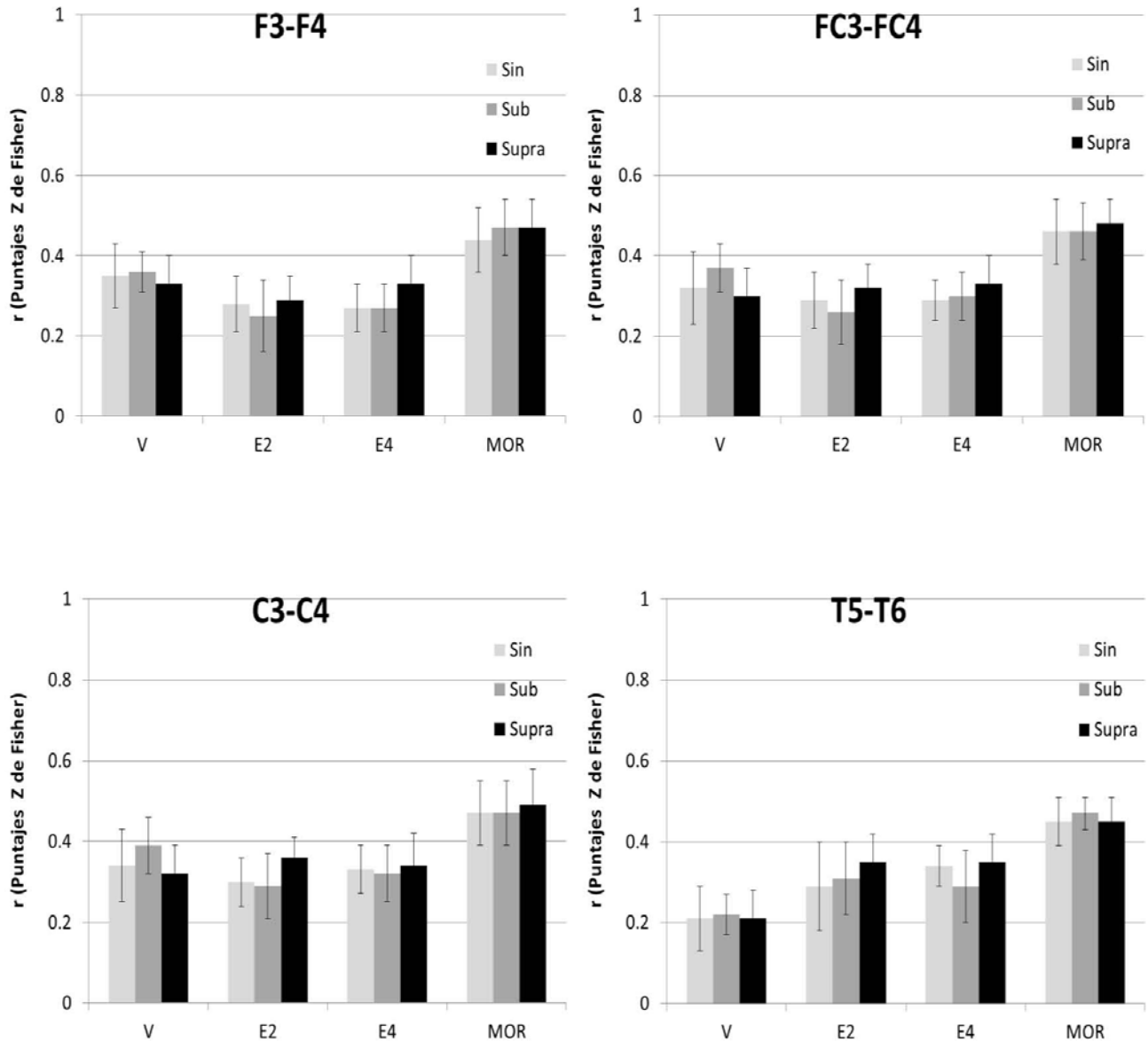


Figura 7. Segregación de la *Red de vigilia* en cada etapa de sueño. Se muestran los componentes identificados para cada etapa de sueño que contienen al menos una de las derivaciones que integraron la *Red de vigilia*. Los componentes de cada etapa están ordenados en función del porcentaje de varianza explicado. A la derecha de cada figura se muestra el número del componente y el porcentaje de varianza que explica.

Figura 8. Efecto de la estimulación sobre la correlación Interhemisférica durante vigilia y sueño.



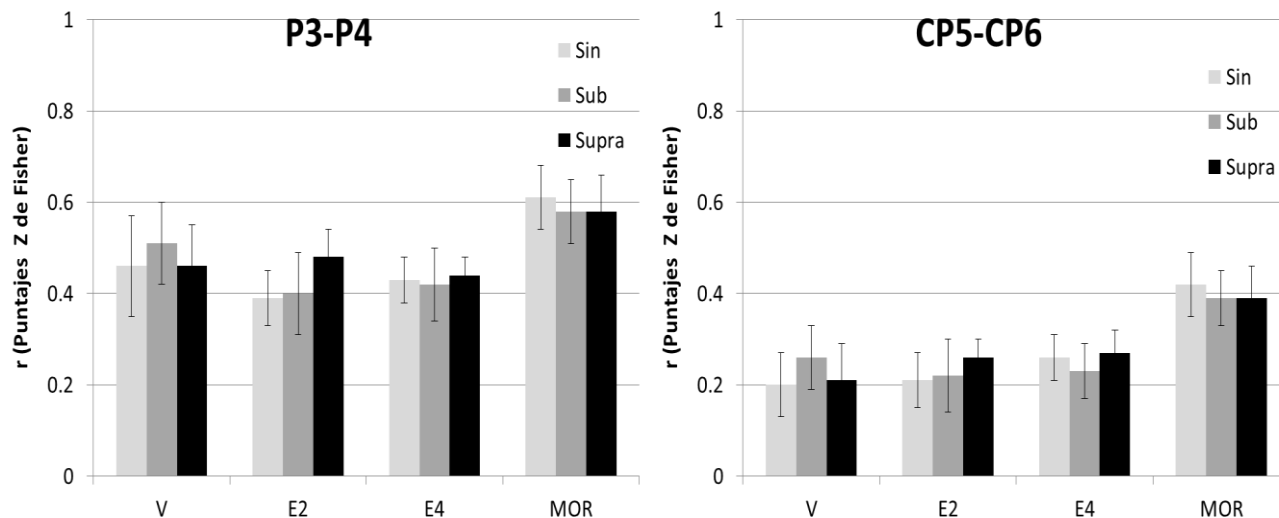
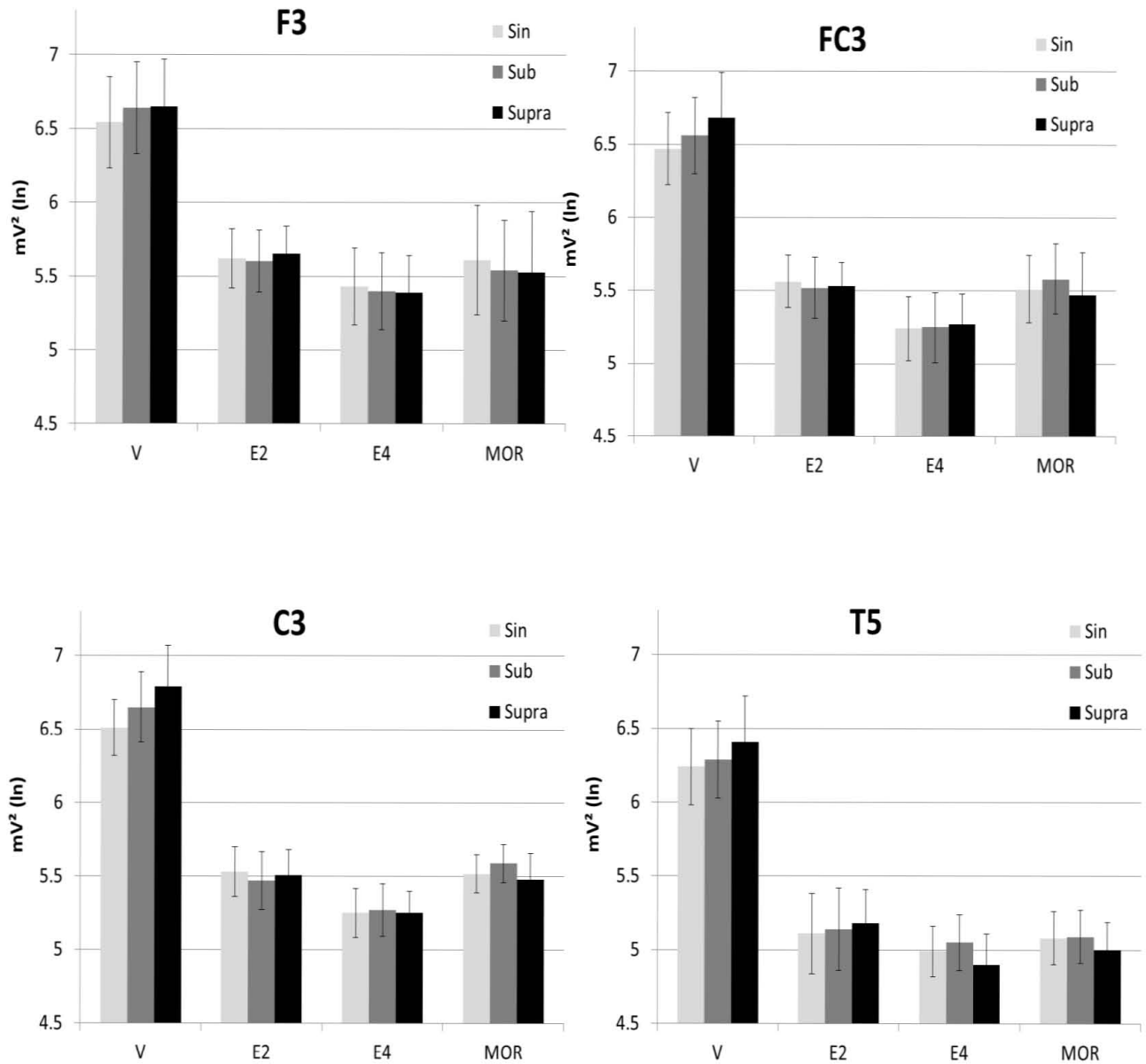


Figura 8. Se muestra la media y el error estándar de la correlación interhemisférica (Puntajes Z de Fisher) para la banda de Beta rápido en cada condición, en cada etapa. No se encontraron diferencias significativas entre las condiciones de estimulación para ninguna de las etapas. V, vigilia; E2, etapa 2; E4, etapa 4; MOR, sueño MOR; Sin, sin estimulación; Sub, con estimulación subumbral; Supra, con estimulación supraumbral.

Potencia absoluta

Para analizar los cambios de la potencia absoluta asociados a la estimulación somatosensorial, se compararon los valores transformados a logaritmos de las derivaciones de la *Red de vigilia* durante las condiciones de estimulación en cada etapa. Al realizar las comparaciones estadísticas, no se encontraron diferencias significativas en la potencia absoluta de la banda de Beta rápido entre las condiciones Sin y Supra, ni para vigilia ni para las diferentes etapas de sueño. Sin embargo, en el caso de la vigilia se observó una ligera tendencia a un incremento de la potencia en la condición Supra en comparación con la condición Sin, para todas las derivaciones (**Figura 9**). En el caso de las bandas de Beta lento y Gamma tampoco hubo diferencias significativas entre las condiciones de estimulación durante vigilia y sueño.

Figura 9. Efecto de la estimulación sobre la potencia absoluta durante vigilia y sueño.



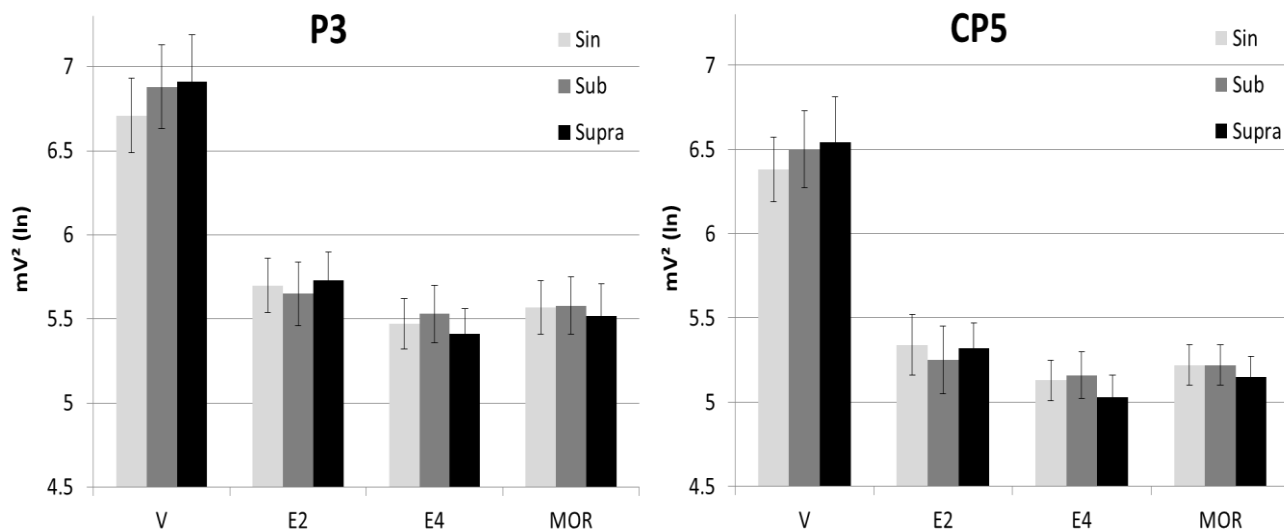


Figura 9. Se muestra la media y el error estándar de la potencia absoluta (logaritmos naturales) de Beta rápido para cada una de las derivaciones de la *Red de vigilia* en cada condición, para cada etapa. No se encontraron diferencias significativas entre las condiciones de estimulación para ninguna de las etapas. V, vigilia; E2, etapa 2; E4, etapa 4; MOR, sueño MOR; Sin, sin estimulación; Sub, con estimulación subumbral; Supra, con estimulación supraumbral.

Discusión

El objetivo del presente trabajo fue analizar los cambios en el acoplamiento temporal y la potencia absoluta de la actividad eléctrica cerebral asociados a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales, contrastando los estados de vigilia y sueño.

El hallazgo principal fue que cuando los sujetos reportaron percibir la estimulación somatosensorial durante la vigilia (V Supra), hubo un incremento significativo del acoplamiento temporal de la actividad EEG en la banda de Beta rápido entre los electrodos colocados en las regiones Frontales, Parietales y Temporo-Parietales del hemisferio contralateral a la estimulación (*Red de vigilia*) (**Figuras 3 y 4**). Adicionalmente, se observó una tendencia a un incremento de la potencia absoluta en la banda de Beta rápido en estas mismas derivaciones (**Figura 9**). En contraste, durante las etapas 2, 4 y MOR del sueño, los sujetos

reportaron no haber percibido la estimulación en casi ninguno los ensayos y en estos casos no se observaron incrementos ni en el acoplamiento temporal ni en la potencia absoluta (**Figuras 6 y 9**). Adicionalmente, hubo una segregación de la red identificada para la vigilia para cada una de las etapas de sueño evaluadas. (**Figura 7**).

La *Red de vigilia* (**Figura 3**) estuvo compuesta por áreas Fronto-Parietales - que han sido implicadas en procesos atencionales y el control “arriba-abajo”- (Bor & Seth, 2012; Corbetta & Shulman, 2002; Posner, 1994), áreas somatosensoriales y áreas de asociación Temporo-Parietales. Los resultados de la presente investigación apoyan la idea de que el incremento en el acoplamiento temporal en la banda de Beta entre regiones Frontales y regiones Parietales y Temporo-Parietales está asociado a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales (Gallace & Spence, 2008).

Los resultados obtenidos con los análisis de la vigilia parecen apuntar a que se requiere alcanzar cierto nivel o “umbral” de sincronía en esta red para que la estimulación sea percibida conscientemente, el cual únicamente fue alcanzado durante la condición V Supra (**Figura 4**).

El incremento en la conectividad funcional entre regiones Fronto-Parietales que pertenecen a circuitos atencionales, parece ser un componente central en la *Red de vigilia* (**Figura 5**). Se ha encontrado que la participación de la red Fronto-Parietal está asociada a la percepción consciente de estímulos en las modalidades visual (Gaillard et al., 2009), auditiva (Sadaghiani, Hesselmann & Kleinschmidt, 2009) y somatosensorial (Boly et al., 2007). Aunado a esto, estas regiones han sido implicadas en la ejecución de tareas atencionales y de memoria de trabajo (Bor & Seth, 2012; Corbetta & Shulman, 2002).

A pesar de la gran cantidad de estudios que han sugerido que el incremento de la conectividad en esta red Fronto-Parietal podría representar el correlato neural de la consciencia (Dehaene & Changeux, 2011), actualmente existe gran controversia respecto a si la activación de esta red refleja más bien otros procesos

cognitivos, que pueden o no contribuir a la experiencia consciente (Koch et al., 2016).

Los cambios en la actividad cerebral que se presentan cuando un estímulo es percibido conscientemente, pueden reflejar otros procesos cognitivos además de la mera representación consciente del estímulo, tales como procesos atencionales, procesos asociados al reporte subjetivo o procesos asociados con la ejecución de la tarea, los cuales no necesariamente implican el acceso consciente a la información (De Graaf, Hsieh & Sack, 2012; Koch et al., 2016).

En un estudio reciente Frässle et al. (2014), utilizaron un paradigma de rivalidad binocular y contrastaron la actividad cerebral usando RMf durante vigilia en dos condiciones: 1) reportando activamente si percibieron la alternancia los estímulos o 2) observar la tarea forma pasiva (sin reporte). Los resultados mostraron que durante la condición de reporte activo hubo una mayor activación de áreas Occipitales, Parietales y Frontales. Sin embargo, durante la condición sin reporte (pasiva) no se observaron cambios en la actividad de regiones Frontales, mientras que la actividad en áreas posteriores persistió. Estos hallazgos sugieren que las regiones Frontales participan en el reporte activo y procesos de introspección, más que ser parte del correlato neural de la consciencia (Koch et al., 2016).

Por otra parte, se ha demostrado que la actividad sostenida de esta red Fronto-Parietal permite el mantenimiento de la atención espacial y esto favorece la detección de estímulos (Chica et al., 2011; Chica, Paz-Alonso, Valero-Cabré & Bartolomeo, 2013). De hecho, el control atencional que ejerce esta red Fronto-Parietal ha sido considerado como un mecanismo que permite seleccionar la información relevante que en última instancia llega a la consciencia (Bor & Seth, 2012; Buschman & Miller, 2007; Posner, 1994). Por ende, el control Fronto-Parietal (arriba-abajo) podría tener favorecer el acceso consciente al actuar sobre áreas sensoriales y establecer un espacio global para el intercambio de información (Baars, 2005; Gregoriou, Paneri & Sapountzis, 2015; Rees & Lavie, 2001; Tononi & Koch, 2008).

La conceptualización de esta red Fronto-Parietal como una red de control atencional capaz de influenciar la actividad de diferentes áreas cerebrales podría explicar la aparente falta de especificidad sensorial de este sistema. Algunos autores han propuesto que dicha red podría ejercer sus efectos sobre la percepción subjetiva a través de modular los patrones de sincronía de la actividad espontánea de áreas sensoriales (Gregoriou et al., 2015). De esta manera, la participación de este sistema de control podría considerarse como un prerrequisito para el acceso consciente, más que reflejar la representación consciente del estímulo per se (Aru et al., 2012; Weisz et al., 2014).

Mientras que el acoplamiento temporal en la banda de Gamma ha sido asociado con incrementos la conectividad local, el incremento en el acoplamiento temporal en la banda de Beta permite mejorar la conectividad funcional entre áreas cerebrales anatómicamente distantes. Esto se debe a la propiedades que posee el ritmo Beta, en términos de la relación entre su frecuencia y los retrasos en la conductividad (Engel & Fries, 2010; Kopell et al., 2000). De esta forma, el acoplamiento temporal en el rango de Beta es un mecanismo ideal para permitir a las áreas de control arriba-abajo —reputar” áreas sensoriales localizadas en las cortezas posteriores (Buschman & Miller, 2007). En línea con estas premisas, el incremento de la conectividad en la banda de Beta entre áreas asociativas y áreas sensoriales podría traducirse en un estado de hiper-reactividad y vigilancia exacerbada hacía estímulos externos (Gross et al., 2004).

El sueño es un estado fisiológico normal y reversible, caracterizado por una marcada atenuación de la consciencia del medio externo. El registro de la actividad electroencefalográfica en conjunto con otros parámetros fisiológicos permite distinguir las diferentes etapas de sueño de la vigilia. Durante la etapa 2, hay un predominio de actividad Theta, acompañado de husos de sueño y complejos K. La etapa 4 se caracteriza por un predominio de actividad Delta que domina la mayor parte de la actividad espontánea. Por su parte, durante el sueño MOR la actividad de fondo consiste en una mezcla de frecuencias en el rango de Theta, Alfa y Beta, de bajo voltaje (Rechtschaffen & Kales, 1968).

En el presente trabajo se realizó una comparación intra e inter estados, con la finalidad de poder aislar los cambios inducidos por la estimulación somatosensorial de los cambios asociados a las características propias de cada estado. Como se muestra en los resultados, la estimulación somatosensorial durante el sueño no MOR y el sueño MOR, no modificó el acoplamiento temporal de la *Red de vigilia* (**Figura 6**). Adicionalmente se observó una segregación de los pares de derivaciones incluidos dicha red (**Figura 7**).

Tal como se menciona en la revisión de (Gallace & Spence, 2008), los estudios que han analizado el acoplamiento de fase (Palva et al., 2005) y los potenciales evocados (Schubert, Blankenburg, Lemm, Villringer & Curio, 2006) asociados a la estimulación somatosensorial durante la vigilia, parecen indicar que la activación de la corteza somatosensorial primaria no es suficiente para la percepción consciente. En línea con estos hallazgos, los resultados obtenidos con los análisis de sueño apoyan la idea de que, además del incremento del acoplamiento temporal en la red Fronto-Parietal, la participación de áreas somatosensoriales primarias y áreas asociativas es necesaria para la percepción consciente de estímulos somatosensoriales. A pesar de que los pares de electrodos Frontales y Parietales se mantuvieron agrupados, las derivaciones Centrales y Temporales se separaron en diferentes componentes durante las tres etapas de sueño (**Figura 7**). La idea de que la sincronización de estas estructuras podría representar los sustratos fisiológicos de la experiencia consciente y el hecho de que el sueño perturbe la integridad de esta red, son congruentes con las propuestas referentes a que la activación simultánea de los sistemas específicos e inespecíficos es necesaria para la percepción consciente (Llinás, Ribary, Contreras & Pedroarena, 1998; Moruzzi & Magoun, 1949).

La falta de reactividad de la *Red de vigilia*, y la ausencia de percepción consciente de los estímulos durante el sueño son consistentes con la elevación de los umbrales sensoriales durante el sueño no MOR y el sueño MOR (Paré & Llinás, 1995). Adicionalmente, esto podría estar asociado con el decremento generalizado de la actividad metabólica de estructuras corticales y subcorticales

(Maquet et al., 1997) y la interrupción de la conectividad funcional entre áreas corticales durante el sueño no MOR (Massimini et al., 2005) y el sueño MOR (Pérez-García, Del-Río-Portilla, Guevara, Arce & Corsi-Cabrera, 2001).

En el caso del sueño no MOR, la atenuación de la percepción consciente de estímulos externos podría explicarse parcialmente por el decremento del flujo de información en el sistema tálamo-cortical (Coenen, 1998). La generación de husos de sueño y actividad Delta está ligada a la hiperpolarización impuesta por las neuronas de los núcleos reticulares del tálamo sobre el sistema tálamo-cortical, lo cual genera cambios en la dinámica de la actividad cerebral y disminuye la respuesta de las neuronas corticales ante estímulos provenientes de la periferia (Steriade et al., 1993).

El predominio de actividad lenta, principalmente en el rango de Delta, acompaña a diferentes estados fisiológicos que se caracterizan por una ausencia de la consciencia del medio externo, tales como el sueño no MOR, el estado de coma y el estado anestésico (Brown, Lydic & Schiff, 2010). En el trabajo de Massimini et al. (2005) se utilizó estimulación magnética transcraneal para evaluar la propagación de la actividad evocada por los estímulos durante la vigilia y el sueño no MOR. Encontraron que durante la vigilia la actividad evocada se propagaba del sitio que fue estimulado hacia diversas áreas que tienen conexiones con esa región. Por su parte, durante el sueño lento la respuesta inicial fue más pronunciada, pero ésta desaparecía rápidamente y no se propagaba hacia otras áreas. De ésta manera, durante el sueño lento hay una interrupción de la conectividad funcional que no permite la integración de información entre áreas cerebrales, lo cual podría ser responsable de la falta de consciencia que acompaña al sueño lento (Massimini et al., 2005).

Por otro lado, el sueño MOR se caracteriza por un decremento en el acoplamiento temporal en la banda de Gamma entre áreas Frontales y posteriores, mientras que la conectividad entre áreas posteriores se encuentra preservada, en comparación con la vigilia (Pérez-García et al., 2001). Adicionalmente, a pesar de que la excitabilidad cortical es similar a la vigilia, los

estímulos externos son ignorados durante el sueño MOR. El bloqueo de flujo de información sensorial proveniente de la periferia a nivel del tálamo y la corteza, y la disrupción del control que ejercen las regiones Frontales sobre áreas sensoriales podrían explicar la ausencia de consciencia del medio externo que caracteriza al sueño MOR (Corsi-Cabrera et al., 2003). De hecho, algunos autores han considerado al sueño MOR como un estado de vigilancia alterado, en el cual la atención hacia las entradas sensoriales está ausente (Llinás & Paré, 1991; Llinás et al., 1998; Paré & Llinás, 1995).

Durante el sueño MOR el flujo sanguíneo cerebral es mayor en el tegmento pontino, el tálamo, la amígdala, el opérculo Parietal y la corteza cingulada anterior (Maquet et al., 1996). La actividad de estas regiones ha sido vinculada con los mecanismos responsables del sueño MOR y sus diferentes componentes, así como también con el contenido sensorial, cognitivo y emocional asociado a las ensoñaciones (Hobson & Pace-Schott, 2002; Maquet et al., 1996). Por su parte, el flujo sanguíneo cerebral hacia la corteza prefrontal dorsolateral, la corteza Parietal posterior, el giro supramarginal y el precuneo se correlaciona negativamente con el sueño MOR (Maquet et al., 1996). Estos cambios en la dinámica cerebral podrían ser factores determinantes que dan como resultado un estado paradójico: la activación intrínseca trae como consecuencia las ensoñaciones del sueño MOR, mientras que la disminución de la actividad de áreas superiores tales como las cortezas Frontales y Parietales resultan en una desconexión del medio externo y una falta de control ejecutivo sobre los contenidos de la consciencia que caracterizan nuestros sueños (Corsi-Cabrera et al., 2003).

En conjunto, la elevación de los umbrales sensoriales, la falta de modulación de la red Fronto-Parietal sobre regiones sensoriales y la consecuente afectación en el flujo de información podrían explicar la atenuación de la percepción consciente observada durante el sueño. Esta interpretación es congruente con los supuestos teóricos en torno a los requerimientos para el acceso consciente al procesamiento de información (Baars, 2005; Dehaene & Changeux, 2011; Sergent & Dehaene, 2004; Tononi et al., 2016; Tononi & Koch, 2008).

Alcances y limitaciones

El presente trabajo propone una combinación de los paradigmas que contrastan la actividad cerebral dentro de un mismo estado funcional (ej. Vigilia) y los paradigmas que contrastan la actividad cerebral entre estados (ej. Vigilia vs Sueño) para estudiar los cambios en la actividad electroencefalográfica asociados a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales.

Una de las fuertes críticas hacia los trabajos que buscan estudiar la percepción consciente de estímulos externos contrastando la actividad cerebral durante la vigilia y el sueño es precisamente que es difícil discernir si las diferencias observadas se deben a la presencia o ausencia de la representación consciente del estímulo (contenido específico) o si éstas diferencias son producto de las características intrínsecas de la actividad cerebral en ese estado (consciencia general, mecanismos que regulan los ciclos de sueño y vigilia) (Koch et al., 2016).

El presente diseño experimental pretende distinguir los cambios asociados a la estimulación de los cambios asociados a los mecanismos propios del mantenimiento de la vigilia o el sueño mediante comparar las condiciones de estimulación para cada etapa, en lugar de comparar la respuesta evocada entre sueño y vigilia (Hobson & Pace-Schott, 2002; Koch et al., 2016). El desarrollo de estrategias similares podría contribuir a esclarecer los mecanismos responsables de la percepción consciente de estímulos externos.

Una de las diferencias entre el presente trabajo y la mayoría de los estudios que han buscado caracterizar los cambios en la actividad cerebral asociados a la percepción consciente de estímulos somatosensoriales es que dichos estudios comúnmente se basan en aplicar una gran cantidad de ensayos individuales durante la vigilia, en los cuales el sujeto indica si percibió o no la estimulación, para posteriormente promediar la señal alineada temporalmente con la presentación de cada estímulo y comparar los ensayos percibidos contra los no percibidos. La metodología empleada en esta investigación evalúa la correlación y la potencia absoluta de la actividad EEG durante todo el periodo de la estimulación

tomándolo como un continuo, y posteriormente promediando las épocas sin que éstas estén alineadas al inicio del estímulo. Adicionalmente, en el paradigma utilizado, la señal registrada está libre del efecto confusor que podría inducir el reporte subjetivo, ya que los sujetos reportaban su sensación después de haber finalizado todo el tren, así como del efecto que podría incluir el realizar una tarea que implique dar algún tipo de respuesta conductual, ya que en este caso los sujetos únicamente recibían los estímulos de forma pasiva.

De esta manera, el incremento en el acoplamiento temporal no puede ser considerado como la respuesta evocada por un estímulo, sino que más bien refleja un cambio en el estado funcional del sistema durante todo el periodo de la estimulación. Este cambio no está ligado a la ejecución de alguna tarea o respuesta, sino que al parecer facilita la entrada de información.

Dentro de las limitaciones del presente estudio se incluye el reducido tamaño de la muestra que implica a su vez un alto grado de variabilidad inter individual, lo cual representa una barrera para establecer una interpretación generalizable con base en los resultados obtenidos. Sin embargo, la metodología empleada representa una estrategia novedosa para contrastar la actividad cerebral asociada al procesamiento de información somatosensorial durante el sueño y la vigilia y su relación con la percepción subjetiva.

Debido a que incluso para un mismo sujeto existe variabilidad entre las mediciones obtenidas tanto para la estimación del umbral sensorial, como para los parámetros de la actividad cerebral asociados a la estimulación, los resultados obtenidos deberían ser corroborados con una muestra más grande y una mayor cantidad de ensayos.

En el presente diseño experimental se optó por presentar los estímulos de forma repetida a manera de trenes, lo cual permitió obtener la suficiente cantidad de datos sin efectuar un número de interrupciones de sueño lo suficientemente elevado como para generar un efecto de privación. La desventaja que presenta este paradigma reside en que, a nivel intra-ensayo, no es posible garantizar que

los sujetos hayan percibido cada estímulo del tren de la misma manera.

A pesar de las limitaciones enunciadas, el presente trabajo propone una estrategia novedosa para tratar de estudiar los mecanismos cerebrales asociados a la percepción consciente de estímulos externos, mediante contrastar la actividad cerebral dentro de un mismo estado, así como entre diferentes estados.

Conclusión

Los resultados de la presente investigación apoyan la idea de que el incremento en el acoplamiento temporal en la banda de Beta entre regiones Frontales y regiones Parietales y Temporo-Parietales está asociado con la percepción consciente de estímulos somatosensoriales. El incremento en la conectividad de esta red podría estar relacionado con mecanismos atencionales que favorecen la percepción consciente de los estímulos durante la vigilia. Por su parte, los cambios en la actividad cerebral durante el sueño lento y el sueño MOR parecen intervenir con la integridad de este sistema, lo cual, aunado a la disminución del flujo de información sensorial asociado con los cambios en la actividad del sistema Tálamo-Cortical en el caso del sueño lento, y a la disrupción del procesamiento de información del medio externo a nivel de la corteza durante el sueño MOR, podría guardar una estrecha relación con la marcada atenuación de la consciencia de estímulos externos que caracteriza al sueño.

Referencias

- American Clinical Neurophysiology Society. (1994). Guideline 13: Guidelines for standard electrode position nomenclature. *Journal of Clinical Neurophysiology*, 11(1), 111–113.
- Armitage, R. (1995). The distribution of EEG frequencies in REM and NREM sleep stages in healthy young adults. *Sleep*, 18(5), 334–41. Recuperado de: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7676166>
- Aru, J., Bachmann, T., Singer, W., & Melloni, L. (2012). Distilling the neural correlates of consciousness. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36(2), 737–746. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.12.003>
- Baars, B. (1988). *A cognitive theory of consciousness*. Cambridge University Press. Recuperado de: <http://www.loc.gov/catdir/description/cam032/87020923.html>
- Baars, B. (2005). Global workspace theory of consciousness: Toward a cognitive neuroscience of human experience. *Progress in Brain Research*, 150, 45–53. Recuperado de: [http://doi.org/10.1016/S0079-6123\(05\)50004-9](http://doi.org/10.1016/S0079-6123(05)50004-9)
- Bauer, M., Oostenveld, R., Peeters, M., & Fries, P. (2006). Tactile spatial attention enhances gamma-band activity in somatosensory cortex and reduces low-frequency activity in parieto-occipital areas. *The Journal of Neuroscience*, 26(2), 490–501. Recuperado de: <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5228-04.2006>
- Blume, C., Del Giudice, R., Wislowska, M., Lechinger, J., & Schabus, M. (2015). Across the consciousness continuum—from unresponsive wakefulness to sleep. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9(106), 1–14. Recuperado de: <http://doi.org/10.3389/fnhum.2015.00105>

- Boly, M., Balteau, E., Schnakers, C., Degueldre, C., Moonen, G., Luxen, A., ... Laureys, S. (2007). Baseline brain activity fluctuations predict somatosensory perception in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(29), 12187–92. Recuperado de: <http://doi.org/10.1073/pnas.0611404104>
- Bor, D., & Seth, A. K. (2012). Consciousness and the prefrontal parietal network: Insights from attention, working memory, and chunking. *Frontiers in Psychology*, *3*(63), 1–14. Recuperado de: <http://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00063>
- Brancucci, A., & Tommasi, L. (2011). —Binaural rivalry”: Dichotic listening as a tool for the investigation of the neural correlate of consciousness. *Brain and Cognition*, *76*(2), 218–224. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.bandc.2011.02.007>
- Breitmeyer, B., & Ogmen, H. (2010). *Visual masking: Time slices through conscious and unconscious vision*. Oxford University Press.
- Bremer, F. (1961). The nature of sleep. In *Ciba Foundation Symposium - The Nature of Sleep* (pp. 30–56). John Wiley & Sons, Ltd. Recuperado de: <http://doi.org/10.1002/9780470719220.ch3>
- Brown, E. N., Lydic, R., & Schiff, N. D. (2010). General anesthesia, sleep and coma. *New England Journal of Medicine*, *363*(27), 2638–2650. Recuperado de: <http://doi.org/10.1056/NEJMra0808281>.General
- Buschman, T. J., & Miller, E. K. (2007). Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices. *Science*, *315*(5820), 1860–1862.
- Chica, A. B., Lasaponara, S., Chanes, L., Valero-Cabre, A., Doricchi, F., Lupianez, J., & Bartolomeo, P. (2011). Spatial attention and conscious perception: the role of endogenous and exogenous orienting. *Attention, Perception, & Psychophysics*, *73*(4), 1065–1081. Recuperado de: <http://doi.org/10.3758/s13414-010-0082-6>

- Chica, A. B., Paz-Alonso, P. M., Valero-Cabré, A., & Bartolomeo, P. (2013). Neural bases of the interactions between spatial attention and conscious perception. *Cerebral Cortex*, 23(6), 1269–1279. Recuperado de: <http://doi.org/10.1093/cercor/bhs087>
- Coenen, A. M. (1998). Neural phenomena associated with vigilance and consciousness: from cellular mechanisms to electroencephalographic patterns. *Consciousness and Cognition*, 7(1), 42–53.
- Colrain, I. M., & Campbell, K. B. (2007). The use of evoked potentials in sleep research. *Sleep Medicine*, 11(4), 277–293. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.smrv.2007.05.001>.The
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus driven attention in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(3), 201–215. Recuperado de: <http://doi.org/10.1038/nrn755>
- Corsi-Cabrera, M., Guevara, M. A., del Rio-Portilla, Y., Arce, C., & Villanueva-Hernández, Y. (2000). EEG bands during wakefulness, slow-wave, and paradoxical sleep as a result of principal component analysis in man. *Sleep*, 23(6), 374–380.
- Corsi-Cabrera, M., Miró, E., del-Río-Portilla, Y., Perez-Garci, E., Villanueva, Y., & Guevara, M. A. (2003). Rapid eye movement sleep dreaming is characterized by uncoupled EEG activity between frontal and perceptual cortical regions. *Brain and Cognition*, 51(3), 337–345. Recuperado de: [http://doi.org/doi:10.1016/S0278-2626\(03\)00037-X](http://doi.org/doi:10.1016/S0278-2626(03)00037-X)
- Corsi-Cabrera, M., Muñoz-Torres, Z., del Río-Portilla, Y., & Guevara, M. A. (2006). Power and coherent oscillations distinguish REM sleep, stage 1 and wakefulness. *International Journal of Psychophysiology*, 60(1), 59–66. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2005.05.004>

- Cote, K. A., Epps, T. M., & Campbell, K. B. (2000). The role of the spindle in human information processing of high-intensity stimuli during sleep. *Journal of Sleep Research*, 9(1), 19–26. Recuperado de: <http://doi.org/10.1046/j.1365-2869.2000.00188.x>
- Cottone, L. A., Adamo, D., & Squires, N. K. (2004). The effect of unilateral somatosensory stimulation on hemispheric asymmetries during slow wave sleep. *Sleep*, 27(1), 63–68. Recuperado de: http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=PubMed&doctype=Citation&list_uids=14998239
- De Graaf, T. A., Hsieh, P. J., & Sack, A. T. (2012). The “ α -relates” in neural correlates of consciousness. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 36(1), 191–197. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2011.05.012>
- de Lafuente, V., & Romo, R. (2005). Neuronal correlates of subjective sensory experience. *Nature Neuroscience*, 8(12), 1698–1703. Recuperado de: <http://doi.org/10.1038/nn1587>
- de Lafuente, V., & Romo, R. (2006). Neural correlate of subjective sensory experience gradually builds up across cortical areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(39), 14266–14271. Recuperado de: <http://doi.org/10.1073/pnas.0605826103>
- Dehaene, S., & Changeux, J. P. (2011). Experimental and theoretical approaches to conscious processing. *Neuron*, 70(2), 200–227. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.03.018>
- Dehaene, S., Changeux, J. P., Naccache, L., Sackur, J., & Sergent, C. (2006). Conscious, preconscious, and subliminal processing: a testable taxonomy. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(5), 204–11. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.tics.2006.03.007>

- Dehaene, S., Charles, L., King, J. R., & Marti, S. (2014). Toward a computational theory of conscious processing. *Current Opinion in Neurobiology*, 25(1947), 76–84. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.conb.2013.12.005>
- Engel, A. K., & Fries, P. (2010). Beta-band oscillations — signalling the status quo? *Current Opinion in Neurobiology*, 20(2), 156–165. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.conb.2010.02.015>
- Engel, A. K., & Singer, W. (2001). Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness. *Trends in Cognitive Sciences*, 5(1), 16–25. Recuperado de: [http://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01568-0](http://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01568-0)
- Engel, Fries, P., König, P., Brecht, M., & Singer, W. (1999). Temporal binding, binocular rivalry, and consciousness. *Consciousness and Cognition*, 8(2), 128–151. Recuperado de: <http://doi.org/10.1006/ccog.1999.0389>
- Evans, B. M. (2003). Sleep, consciousness and the spontaneous and evoked electrical activity of the brain. Is there a cortical integrating mechanism? *Neurophysiologie Clinique*, 33(1), 1–10. Recuperado de: [http://doi.org/10.1016/S0987-7053\(03\)00002-9](http://doi.org/10.1016/S0987-7053(03)00002-9)
- Fan, J., Byrne, J., Worden, M. S., Guise, K. G., McCandliss, B. D., Fossella, J., & Posner, M. I. (2007). The relation of brain oscillations to attentional networks. *The Journal of Neuroscience*, 27(23), 6197–6206. Recuperado de: <http://doi.org/10.1523/jneurosci.1833-07.2007>
- Frässle, S., Sommer, J., Jansen, A., Naber, M., & Einhäuser, W. (2014). Binocular rivalry: Frontal activity relates to introspection and action but not to perception. *Journal of Neuroscience*, 34(5), 1738–1747. Recuperado de: <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.4403-13.2014>
- Fukuda, M., Juhász, C., Hoehstetter, K., Sood, S., & Asano, E. (2010). Somatosensory-related gamma-, beta- and alpha-augmentation precedes alpha- and beta-attenuation in humans. *Clinical Neurophysiology*, 121(3), 366–375.

- Fukuda, M., Nishida, M., Juhasz, C., Muzik, O., Sood, S., Harry, T., & Asano, E. (2008). Short-latency median-nerve somatosensory-evoked potentials and induced gamma-oscillations in humans. *Brain*, *131*(7), 1793–1805.
Recuperado de: <http://doi.org/10.1093/brain/awn100.Short-latency>
- Gaillard, R., Dehaene, S., Adam, C., Clémenceau, S., Hasboun, D., Baulac, M., ... Naccache, L. (2009). Converging intracranial markers of conscious access. *Plos Biology*, *7*(3), 472–492. Recuperado de: <http://doi.org/10.1371/Citation>
- Gallace, A., & Spence, C. (2008). The cognitive and neural correlates of “actile consciousness”: A multisensory perspective. *Consciousness and Cognition*, *17*(1), 370–407. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.concog.2007.01.005>
- Gasser, T., Bächer, P., & Möcks, J. (1982). Transformations towards the normal distribution of broad band spectral parameters of the EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *53*(1), 119.
- Goff, W. R., Allison, T., Shapiro, A., & Rosner, B. S. (1966). Cerebral somatosensory responses evoked during sleep in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *21*(1), 1–9.
Recuperado de: [http://doi.org/10.1016/0013-4694\(66\)90053-8](http://doi.org/10.1016/0013-4694(66)90053-8)
- Gregoriou, G. G., Paneri, S., & Sapountzis, P. (2015). Oscillatory synchrony as a mechanism of attentional processing. *Brain Research*, *1626*, 165–182.
Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.brainres.2015.02.004>
- Gross, J., Schmitz, F., Schnitzler, I., Kessler, K., Shapiro, K., Hommel, B., & Schnitzler, A. (2004). Modulation of long-range neural synchrony reflects temporal limitations of visual attention in humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *101*(35), 13050–5. Recuperado de: <http://doi.org/10.1073/pnas.0404944101>

- Guevara, M. A., Ramos, J., Hernández-González, M., Zarabozo, D., & Corsi-Cabrera, M. (2003). POTENCOR: A program to calculate power and correlation spectra of EEG signals. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, 72(3), 241–250. Recuperado de: [http://doi.org/10.1016/S0169-2607\(02\)00128-1](http://doi.org/10.1016/S0169-2607(02)00128-1)
- Guevara, M. A., Ramos-Loyo, J., Hernández-González, M., Madera-Carrillo, H., & Corsi-Cabrera, M. (2000). CAPTUSEN: Un sistema para la adquisición computarizada del EEG y los potenciales relacionados a eventos. *Revista Mexicana de Psicología*, 17(1), 77–88.
- Harsh, J., Voss, U., Hull, J., Schrepfer, S., & Badia, P. (1994). ERP and behavioral changes during the wake/sleep transition. *Psychophysiology*, 31(3), 244–52. Recuperado de: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8008788>
- Hobson, J. A., & Pace-Schott, E. F. (2002). The cognitive neuroscience of sleep: neuronal systems, consciousness and learning. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(9), 679–693. Recuperado de: <http://doi.org/10.1038/nrn915>
- Jasper, H. H. (1958). The ten-twenty electrode system of the International Federation of Clinical Neurophysiology. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 10, 371–375.
- John, E. R., Ahn, H., Prichep, L., Trepetin, M., Brown, D., & Kaye, H. (1980). Developmental equations for the electroencephalogram. *Science*, 210(4475), 1255.
- Kandel, E. R., Schwartz, J. H., & Jessell, T. M. (2000). *Principles of neural science* (Second ed.). McGraw-Hill.
- Kantowitz, B. H., Roediger, H. L., & Elmes, D. G. (2001). *Psicología Experimental* (Séptima ed). Mexico: S.A. Ediciones Paraninfo.

- Koch, C., Massimini, M., Boly, M., & Tononi, G. (2016). Neural correlates of consciousness: progress and problems. *Nature Reviews Neuroscience*, *17*(5), 307–321. Recuperado de: <http://doi.org/10.1038/nrn.2016.22>
- Kopell, N., Ermentrout, G. B., Whittington, M. A., & Traub, R. D. (2000). Gamma rhythms and beta rhythms have different synchronization properties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *94*(4), 1867–1872.
- Laureys, S., Antoine, S., Boly, M., Elinx, S., Faymonville, M. E., Berre, J., ... Maquet, P. (2002). Brain function in the vegetative state. *Acta Neurol Belg*, *102*(4), 177–185. Recuperado de: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12534245>
- Laureys, S., Faymonville, M. E., Peigneux, P., Damas, P., Lambermont, B., Del Fiore, G., ... Maquet, P. (2002). Cortical processing of noxious somatosensory stimuli in the persistent vegetative state. *NeuroImage*, *17*(2), 732–741. Recuperado de: [http://doi.org/10.1016/S1053-8119\(02\)91236-X](http://doi.org/10.1016/S1053-8119(02)91236-X)
- Llinás, R., & Paré, D. (1991). Of dreaming and wakefulness. *Neuroscience*, *44*(3), 521–535.
- Llinás, R., Ribary, U., Contreras, D., & Pedroarena, C. (1998). The neuronal basis for consciousness. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, *353*(1377), 1841–1849.
- Maquet, P., Degueldre, C., Delfiore, G., Aerts, J., Peters, J.-M., Luxen, A., & Franck, G. (1997). Functional neuroanatomy of human slow wave sleep. *Journal of Neuroscience*, *17*(8), 2807–2812.
- Maquet, P., Peters, J.-M., Aerts, J., Delfiore, G., Degueldre, C., Luxen, A., & Franck, G. (1996). Functional neuroanatomy of human rapid-eye-movement sleep and dreaming. *Nature*, *383*(6596), 163–166.

- Massimini, M., Ferrarelli, F., Huber, R., Esser, S., Singh, R., & Tononi, G. (2005). Breakdown of cortical effective connectivity during sleep. *Science*, *309*(5744), 2228–2231. Recuperado de: <http://doi.org/10.1126/science.1117256>
- Meador, K. J., Ray, P. G., Echauz, J. R., Loring, D. W., & Vachtsevanos, G. J. (2002). Gamma coherence and conscious perception. *Neurology*, *59*(6), 847–854. Recuperado de: <http://doi.org/10.1212/WNL.59.6.847>
- Moruzzi, G., & Magoun, W. (1949). Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *1*(1), 455–473.
- Nakano, S., Tsuji, S., Matsunaga, K., & Murai, Y. (1995). Effect of sleep stage on somatosensory evoked potentials by median nerve stimulation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *96*(5), 385–9. Recuperado de: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7555912>
- Ogilvie, R. D., Simons, I. A., Kuderian, R. H., MacDonald, T., & Rustenburg, J. (1991). Behavioral, event-related potential, and EEG/FFT changes at sleep onset. *Journal of Psychophysiology*, *28*(1), 54–64. Recuperado de: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1886964>
- Oniz, A., Inanc, G., Bezircioglu, T., Tetik, M., & Ozgoren, M. (2012). Non-painful tactile responses during sleep. *International Journal of Psychophysiology*, *85*(3), 355–356. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2012.06.175>
- Palva, S., Linkenkaer-Hansen, K., Näätänen, R., & Palva, J. M. (2005). Early neural correlates of conscious somatosensory perception. *Journal of Neuroscience*, *25*(21), 5248–5258. Recuperado de: <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0141-05.2005>
- Paré, D., & Llinás, R. (1995). Conscious and pre-conscious processes as seen from the standpoint of sleep-waking cycle neurophysiology. *Neuropsychologia*, *33*(9), 1155–1168.

- Pérez-Garci, E., Del-Río-Portilla, Y., Guevara, M. A., Arce, C., & Corsi-Cabrera, M. (2001). Paradoxical sleep is characterized by uncoupled gamma activity between frontal and perceptual cortical regions. *Sleep, 24*(1), 118–126. Recuperado de: <http://www.journalsleep.org/Articles/240114.pdf>
- Portas, C. M., Krakow, K., Allen, P., Josephs, O., Armony, J. L., & Frith, C. D. (2000). Auditory processing across the sleep-wake cycle: Simultaneous EEG and fMRI monitoring in humans. *Neuron, 28*(3), 991–999. Recuperado de: [http://doi.org/10.1016/S0896-6273\(00\)00169-0](http://doi.org/10.1016/S0896-6273(00)00169-0)
- Posner, M. (1994). Attention: the mechanisms of consciousness. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 91*(16), 7398–7403. Recuperado de: <http://doi.org/10.1073/pnas.91.16.7398>
- Rechtschaffen, A., Hauri, P., & Zeitlin, M. (1966). Auditory awakening thresholds in REM and NREM sleep stages. *Perceptual and Motor Skills, 22*, 927–942.
- Rechtschaffen, A., & Kales, A. (1968). *A manual of standardized terminology, techniques and scoring system for sleep stages of human subjects*. Los Angeles, California: Brain Information Service, Brain Research Institute, University of California.
- Rees, G., & Lavie, N. (2001). What can functional imaging reveal about the role of attention in visual awareness? *Neuropsychologia, 39*(12), 1343–53. Recuperado de: [http://doi.org/S0028-3932\(01\)00122-1](http://doi.org/S0028-3932(01)00122-1) [pii]
- Sadaghiani, S., Hesselmann, G., & Kleinschmidt, A. (2009). Distributed and antagonistic contributions of ongoing activity fluctuations to auditory stimulus detection. *The Journal of Neuroscience, 29*(42), 13410–13417. Recuperado de: <http://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2592-09.2009>
- Sato, Y., Fukuoka, Y., Minamitani, H., & Honda, K. (2007). Sensory stimulation triggers spindles during sleep stage 2. *Sleep, 30*(4), 511–518.

- Schubert, R., Blankenburg, F., Lemm, S., Villringer, A., & Curio, G. (2006). Now you feel it - Now you don't: ERP correlates of somatosensory awareness. *Psychophysiology*, *43*(1), 31–40. Recuperado de: <http://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2006.00379.x>
- Sergent, C., & Dehaene, S. (2004). Neural processes underlying conscious perception: Experimental findings and a global neuronal workspace framework. *Journal of Physiology Paris*, *98*(4), 374–384. Recuperado de: <http://doi.org/10.1016/j.jphysparis.2005.09.006>
- Siegle, J. H., Pritchett, D. L., & Moore, C. I. (2014). Gamma-range synchronization of fast-spiking interneurons can enhance detection of tactile stimuli. *Nature Neuroscience*, *17*(10), 1371–1379.
- Silva-Pereyra, J. (2011). *Métodos en neurociencias cognitivas*. Mexico: El Manual Moderno.
- Singer, W. (2006). Phenomenal awareness and consciousness from a neurobiological perspective. *NeuroQuantology*, *4*(2), 134–154.
- Singer, W. (2013). The neuronal correlate of consciousness: unity in time rather than space? *Neurosciences and the Human Person: New Perspectives on Human Activities - Pontifical Academy of Sciences*, *121*, 51–67.
- Sporns, O. (2011). *Networks of the Brain*. Massachusetts: The MIT Press.
- Steriade, M., McCormick, D. A., & Sejnowski, T. J. (1993). Thalamocortical oscillations in the sleeping and aroused brain. *Science*, *262*(5134), 679–685.
- Tononi, G., Boly, M., Massimini, M., & Koch, C. (2016). Integrated information theory: From consciousness to its physical substrates. *Nature Reviews Neuroscience*, *in press*. Recuperado de: <http://doi.org/10.1038/nrn.2016.44>
- Tononi, G., & Koch, C. (2008). The neural correlates of consciousness: An update. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1124*, 239–261. Recuperado de: <http://doi.org/10.1196/annals.1440.004>

Weisz, N., Wühle, A., Monittola, G., Demarchi, G., Frey, J., Popov, T., & Braun, C. (2014). Prestimulus oscillatory power and connectivity patterns predispose conscious somatosensory perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(4), E417-25. Recuperado de: <http://doi.org/10.1073/pnas.1317267111>