

How WM States Influence Attention

El modelo clásico de atención de competencia sesgada propuso que las plantillas perceptivas en el procesamiento visual de sesgo WM para priorizar elementos relevantes para la tarea (Desimone y Duncan, 1995). Esta idea se basa en la noción de que la WM se mantiene a través de la activación persistente de códigos neuronales específicos sensoriales (por ejemplo, Chelazzi et al., 1993), lo que resulta en una línea de base elevada para el procesamiento posterior de la entrada relacionada. Por ejemplo, la actividad de retraso persistente asociada con recordar la letra X esencialmente preactiva el código neuronal para X, proporcionando una ventaja para el procesamiento sensorial de estímulos X (o relacionados con X) (Desimone y Duncan, 1995).

De hecho, existe una amplia evidencia de dicha actividad persistente asociada con la WM y la atención preparatoria. Durante los retrasos de WM, se produce actividad persistente en muchas áreas del cerebro (Christophel et al., 2017), desde la corteza visual (Pasternak y Greenlee, 2005) hasta el PFC (Curtis y D'Esposito, 2003). La evidencia más temprana de actividad persistente relacionada con WM se observó en el mono PFC (por ejemplo, Fuster y Alexander, 1971). La actividad de retraso de WM es selectiva para el contenido de la memoria; las células específicas son más activas cuando se tiene en cuenta su estímulo preferido (en relación con el no preferido) (por ejemplo, Funahashi et al., 1989, Miller et al., 1996). A nivel de población, la selectividad de elementos da lugar a un código de población que puede ser "decodificado" por las regiones aguas abajo. También se ha informado evidencia similar de engramas decodificables en la corteza parietal (Chafee y Goldman-Rakic, 1998) y en áreas visuales como la corteza temporal inferior (Fuster y Jervey, 1981). En consecuencia, los estudios de imágenes cerebrales que utilizan análisis de patrones multivoxel han encontrado actividad de retraso específica de estímulo en todo el sistema visual humano (por ejemplo, Serences et al., 2009) y áreas cerebrales de orden superior (Ester et al., 2015). Esto sugiere que WM podría ser un fenómeno a nivel de sistemas (Christophel et al., 2017), con diferentes áreas que contribuyen a funciones distintas pero complementarias (por ejemplo, Dotson et al., 2018).

Se observa un perfil de actividad muy similar para la atención preparatoria. En preparación para la búsqueda visual guiada por un objeto específico o ubicación en WM, la actividad en áreas visuales que representan el objeto relevante (Chelazzi et al., 1993) o ubicación (Luck et al., 1997) se eleva en previsión de la matriz de búsqueda. Los estudios de fMRI en humanos también informaron niveles elevados de actividad para la ubicación espacial (Kastner et al., 1999) o la identidad (Stokes et al., 2009) de objetos relevantes anticipados basados en

plantillas WM. Dichos hallazgos han respaldado la idea influyente de que la actividad persistente asociada con el mantenimiento en WM proporciona el mecanismo neurofisiológico principal para la modulación atencional de arriba hacia abajo al sesgar efectivamente la activación posterior de la entrada sensorial correspondiente (Desimone y Duncan, 1995). Según un modelo de cambio de línea de base simple, la actividad persistente para WM se convierte en una actividad preparatoria para la atención, dando a la información relevante una ventaja ventajosa en el procesamiento sensorial competitivo.

A pesar del atractivo general de la actividad basal elevada que une la WM y la atención, la evidencia neurofisiológica específica no es sencilla. Aunque la evidencia clásica de la actividad de retraso específica del ítem destacó la preactivación de los ítems objetivo, la correspondencia real entre la selectividad durante el retraso y las respuestas relacionadas con los sentidos es más compleja (Hayden y Gallant, 2009). La preferencia de estímulo de una neurona durante el retraso a menudo difiere de las preferencias durante el procesamiento del estímulo en la corteza visual (por ejemplo, Mirabella et al., 2007), así como el PFC (Stokes et al., 2013, Spaak et al., 2017, Wasmuht et al., 2018). La evidencia también se mezcla para otra predicción central: la actividad previa al estímulo debería traducirse directamente a un impulso correspondiente en la señal sensorial. Aunque varios estudios encontraron que la variación en el ensayo en la actividad de retraso específica del ítem se correlaciona con el rendimiento conductual (por ejemplo, Giesbrecht et al., 2006), existe evidencia mínima de que esto se logra a través de un impulso correspondiente al procesamiento del objetivo (por ejemplo, Fannon et al., 2008). Por ejemplo, en estudios clásicos que demuestran actividad de retraso sostenido anticipado (por ejemplo, Chelazzi et al., 1993), la respuesta neuronal inicial a la matriz objetivo es equivalente independientemente de si el objetivo a seleccionar es efectivo o ineficaz para conducir la célula. Solo más tarde el disparo neuronal se convierte en una respuesta fuerte o débil dependiendo de si el objetivo fue efectivo o ineficaz, respectivamente.

Una idea diferente pero relacionada es que WM establece un filtro de coincidencia en áreas sensoriales que computa efectivamente la similitud perceptiva entre las señales sensoriales entrantes y una plantilla interna (Hayden y Gallant, 2009, Sugase-Miyamoto et al., 2008, Myers et al., 2015; Figura 5). Teóricamente, una plantilla de filtro de coincidencia no depende de la preactivación de las plantillas de destino, sino que puede ser instanciada por dinámicas de actividad más complejas (por ejemplo, Machens et al., 2005) o por la plasticidad sináptica a corto plazo (Sugase-Miyamoto et al., 2008, Myers et al., 2015). Esta idea se puede probar examinando la respuesta a los estímulos de coincidencia de memoria en lugar de retrasar la actividad. Por ejemplo, en un estudio clásico, Motter (1994) encontró una respuesta mejorada para estímulos que coincidían con el color

indicado en V4. Hayden y Gallant (2009) observaron una mejora similar para los estímulos de emparejamiento, que interpretaron como evidencia de un mecanismo de filtro de emparejamiento. Sugase-Miyamoto y col. (2008) demostraron además que la amplitud de la actividad relacionada con el emparejamiento en neuronas individuales en áreas visuales de alto nivel co-varió con la amplitud de la actividad durante la codificación en lugar de durante la actividad de retraso. Este patrón fue consistente con las predicciones de su modelo de filtro de coincidencias instanciado con plasticidad sináptica. Usando MEG en participantes humanos, demostramos que la toma de decisiones perceptivas basadas en plantillas contenidas en WM también es consistente con un mecanismo de filtro de coincidencia (Myers et al., 2015).

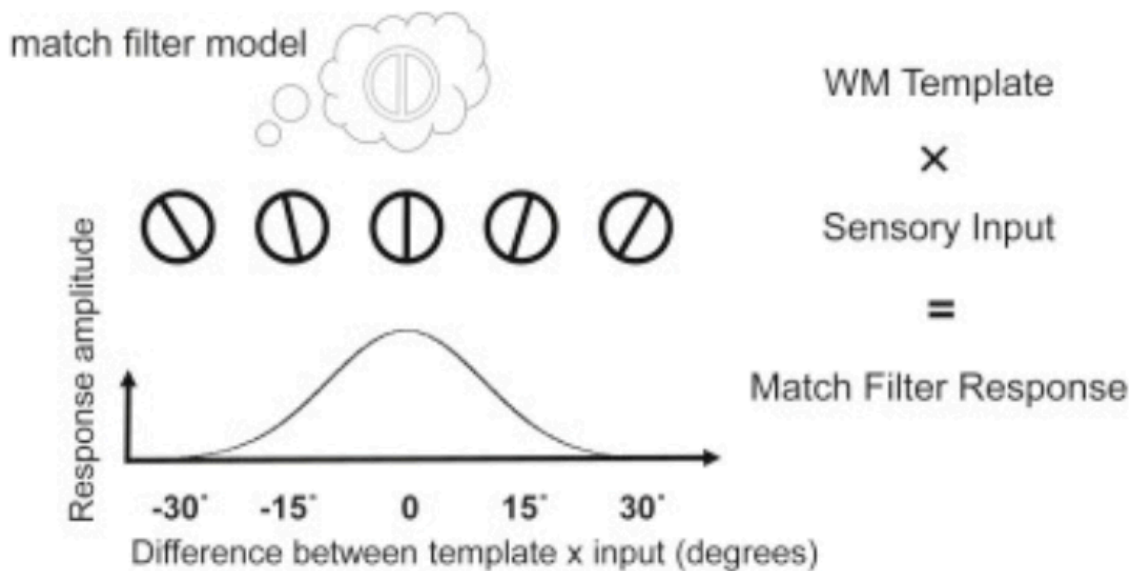


Figura 5. Configuración de la condición inicial en WM para la modulación de atención a través de un modelo de filtro de coincidencia

WM establece un filtro de coincidencia en áreas sensoriales que calcula la similitud perceptiva entre las señales sensoriales entrantes y una plantilla interna. Una plantilla de filtro de coincidencia no implica necesariamente la preactivación del estímulo objetivo. Además, el efecto de mejora del partido podría servir como una señal general de relevancia para captar la atención.

Aunque el modelo de filtro de coincidencia se invoca típicamente para explicar las decisiones de WM (por ejemplo, Hayden y Gallant, 2009, Myers et al., 2015), la señal de mejora relacionada con la coincidencia también podría servir para la selección atencional, proporcionando un impulso relativo a los estímulos objetivo. Además, la misma mejora relacionada con la coincidencia también beneficiaría naturalmente el procesamiento de características relacionadas, como elementos en la ubicación espacial del objeto de coincidencia. La mejora atencional

relacionada con el emparejamiento es consistente con la evidencia previa presentada anteriormente para la captura automática basada en la memoria (por ejemplo, Soto et al., 2008).

Setting the Initial Conditions for Memory-Guided Attention

En términos generales, se puede pensar que WM establece las condiciones iniciales para el procesamiento dependiente del estado (Stokes et al., 2013). La condición inicial en el momento del procesamiento objetivo está determinada por la entrada previa. Las diferencias en el historial de estímulos causan diferencias en la condición inicial, lo que, a su vez, altera la dinámica de respuesta del sistema durante el procesamiento del objetivo (Remington et al., 2018). Estas dinámicas dependientes del estado pueden realizar una serie de operaciones relacionadas con la memoria (Buonomano y Maass, 2009), como reproducir un elemento anterior (Mongillo et al., 2008) y su retraso temporal (Wolff et al., 2019), sesgo la señal entrante para una respuesta de filtro de coincidencia (Sugase-Miyamoto et al., 2008), distorsiona adaptativamente el procesamiento basado en la sintonización fuera del canal para un rendimiento de discriminación óptimo (Navalpakkam e Itti 2007), y crea una instancia de una regla de decisión temporal para una decisión flexible. fabricación (Mante et al., 2013). Es importante destacar que la entrada anterior que define las condiciones iniciales incluye el historial de estimulación reciente (por ejemplo, elementos específicos en WM), pero también se extiende a través de escalas de tiempo (por ejemplo, instrucciones de tareas y formas de aprendizaje intermedias y LTM).

Los estados mnemónicos podrían expresarse mediante patrones elevados de actividad neuronal y / o patrones alterados de pesos sinápticos en escalas de tiempo cortas y largas. En términos de WM específicamente, comprender las contribuciones relativas de los estados neuronales definidos por los patrones de actividad versus los rastros de actividad silenciosa sigue siendo un área importante para la investigación (Constantinidis et al., 2018, Lundqvist et al., 2018). Diversas cuentas proponen mapeos entre diferentes estados funcionales y neuronales en WM; La WM funcionalmente activa se expresa como actividad decodificable, mientras que los estados funcionalmente latentes son silenciosos (por ejemplo, Rose et al., 2016, Sprague et al., 2016, Wolff et al., 2017). Sin embargo, al menos teóricamente, los recuerdos funcionalmente activos o latentes podrían almacenarse en estados neuronales dependientes de la actividad o silenciosos. No debemos combinar las dos nociones de activo.

En resumen, una perspectiva funcional retransmite WM como un cambio flexible en la forma en que el cerebro se prepara para procesar información futura en lugar de simplemente mantener una representación de información pasada. Considerado de esta manera, lo más importante es la funcionalidad del estado neural y no simplemente la decodificación del contenido de la memoria. La

decodificación es solo un requisito mínimo para una memoria. Para comprender cómo se almacenan los recuerdos para uso futuro (memoria, atención o cualquier otra cosa), es necesario comprender cómo interactúan los estados mnemotécnicos con la entrada posterior para producir la salida adecuada. Desarrollos metodológicos recientes proporcionan una caja de herramientas en expansión para explorar las propiedades funcionales de los estados mnemónicos. Por ejemplo, las perturbaciones de impulso proporcionan una herramienta poderosa para probar el estado funcional durante los retrasos de memoria (Wolff et al., 2017). Las herramientas de análisis para caracterizar la dinámica neuronal dependiente del contexto (Remington et al., 2018) también arrojarán más luz sobre la interacción crítica entre WM y el procesamiento posterior.

We have considered memory through a different temporal lens. Rather than focusing on how memories echo the past, we have considered how we use past experience to anticipate relevant events to unfold. In addition to providing evidence that traces across several timescales premember events proactively and dynamically, we argue that this basic ecological function of memory shapes the content and the format of what is stored, maintained, and accessed. Significant work lies ahead to understand how mnemonic neural substrates facilitate the processing of incoming information to guide adaptive behavior. Looking at memory from this perspective opens many interesting doors for future exploration, such as the types of memory-based modulatory mechanisms, the existence of a common or multiple memory-based priority maps to guide attention, and how memories can be selective and context dependent and yet be used to generalize to novel situations.