

Tesis doctoral con mención internacional

**OSCILACIONES CEREBRALES Y ATENCIÓN DURANTE Y DESPUÉS  
DEL EJERCICIO FÍSICO**

**Oscillatory brain activity and attention during and after physical exercise**

**Autor**

Luis Fernando Ciria Pérez

**Directores**

Daniel Sanabria Lucena y Pandelis Perakakis

**PROGRAMA DE DOCTORADO EN PSICOLOGÍA**

**Departamento de Psicología Experimental**



**UNIVERSIDAD  
DE GRANADA**

**Granada, 2019**

Editor: Universidad de Granada. Tesis Doctorales  
Autor: Luis Fernando Ciria Pérez  
ISBN: 978-84-1306-217-4  
URI: <http://hdl.handle.net/10481/55982>







*A la memoria de mi madre, por su amor infinito.*



## **Agradecimientos**

Cuando menos lo esperamos, la vida nos coloca delante desafíos que ponen a prueba nuestro coraje y nuestra determinación. En esos momentos, no sirve de nada fingir que no pasa nada, ni disculparnos diciendo que aún no estamos preparados. La vida no mira hacia atrás. Esta tesis doctoral ha sido posible gracias a muchas personas que se enfrentaron a pequeños y grandes desafíos en diferentes momentos, y que tomaron decisiones, aparentemente insignificantes en su día, que resultaron ser claves años después. Hoy quiero daros las gracias a todos vosotros.

A Dani y Pandelis, porque si he logrado ver más lejos, ha sido porque he subido a hombros de gigantes. Gracias por no aceptar un no por respuesta y pelear por mí. Nunca podré agradeceréoslo lo suficiente. Gracias Pandelis por insistirme para que hiciera aquella entrevista, que a la postre sería el inicio de mi carrera como investigador. Gracias Dani por pelear contra todos para que trabajara contigo. Sé que ninguno de vosotros tenía la necesidad de pasar por aquella surrealista e inexplicable situación. Solo hoy entiendo que todo lo ocurrido aquellas semanas, hace ya 5 años, fue tan solo una muestra más de vuestra honestidad y calidad humana.

A mis amigos de ciencia. Sois muchos y os considero parte de esto. He aprendido muchísimo de todos vosotros y espero seguir haciéndolo mucho tiempo. En especial a aquellos con los he compartido interminables días de laboratorio, sin ver la luz del sol durante horas. También a aquellos que conocí en Boston y Cambridge porque cuando uno está lejos de su tierra, los amigos son aún más importantes. A todos vosotros, que en algún momento estuvisteis ahí cuando las fuerzas flaqueaban y nos preguntábamos el sentido de lo que estábamos haciendo, hoy quiero deciros que todo aquello mereció la pena.

A mis amigos de toda la vida, porque representáis el origen, el lugar al que siempre volver, los que te cuidan la espalda, y no les importa nada más. A vosotros, que nunca os importó que hacía en el laboratorio, pues solo necesitabais saber que estaba bien, que estaba contento y si vendría el próximo fin de semana. No os imagináis como entiendo ahora la importancia de eso.

A mi familia, porque no todos los días pueden ser soleados, pero solo en la oscuridad de la noche pueden verse las estrellas. No se trata de sangre, sino de gente que te quiere. Gracias, porque cada uno de vosotros me ha ayudado en algún momento a seguir adelante, a no desistir. Solo la perspectiva del tiempo me ha permitido valorarlo.

A mi hermano, porque tú mejor que nadie sabes que el camino no ha sido fácil y que ha estado lleno de sorpresas, dichosas y sombrías, para las que nunca estuvimos preparados, pero eso es parte de la vida. Recorrer este camino nunca hubiera sido posible sin ti.

Al más pequeño de la familia, Diego, porque cuando un recién nacido aprieta tu dedo por primera vez con su pequeña mano, te tiene atrapado para siempre. Espero que algún día leas esto y te sientas orgulloso de tu familia.

A Noelia, porque nada me ha traído más paz y satisfacción en la vida que conocerte. Por estar en la calma y en la tormenta, por guiarme en la oscuridad, por buscarme cuando me perdí y levantarme cuando titubeé. Gracias por fortalecerme siempre.

A mi madre, que nos dejó demasiado pronto. Nada podrá expresar el poder, la belleza y el heroísmo de todo lo que hiciste por nosotros. Me inculcaste perseverancia, sacrificio y trabajo duro, pero sobre todo ser una buena persona. Nunca te agradecí lo suficiente por cuidarme, protegerme, guiarme, y sobre todo quererme. Todo lo que soy, y seré, te lo debo a ti.



## Publicaciones de la tesis doctoral

**Ciria, L. F.**, Perakakis, P., Luque-Casado, A., & Sanabria, D. (2018). Physical exercise increases overall brain oscillatory activity but does not influence inhibitory control in young adults. *NeuroImage*, *181*, 203-210. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.07.009>

**Ciria, L. F.**, Luque-Casado, A., Sanabria, D., Holgado, D., Ivanov, P. C., & Perakakis, P. (2019). Oscillatory brain activity during acute exercise: Tonic and transient neural response to an oddball task. *Psychophysiology*, e13326. <https://doi.org/10.1111/psyp.13326>

## Otras publicaciones realizadas durante la tesis doctoral (no incluidas en la presente tesis)

Luque-Casado, A., Perakakis, P., **Ciria, L. F.**, & Sanabria, D. (2016). Transient autonomic responses during sustained attention in high and low fit young adults. *Scientific reports*, *6*.

**Ciria, L. F.**, Perakakis, P., Luque-Casado, A., Morato, C., & Sanabria, D. (2017). The relationship between sustained attention and aerobic fitness in a group of young adults. *PeerJ*, *5*, e3831. <https://doi.org/10.7717/peerj.3831>

Perakakis, P., Luque-Casado, A., **Ciria, L. F.**, Ivanov, P. C., & Sanabria, D. (2017). Neural responses to heartbeats of physically trained and sedentary young adults. *BioRxiv*, 156802.

Holgado, D., Zandonai, T., Zabala, M., Hopker, J., Perakakis, P., Luque-Casado, A., **Ciria, L. F.**, Guerra-Hernandez, E., & Sanabria, D. (2018). Tramadol effects on physical performance and sustained attention during a 20-min indoor cycling time-trial: A randomised controlled trial. *Journal of science and medicine in sport*, *21*(7), 654-660.

Luque-Casado, A., **Ciria, L. F.**, Sanabria, D., & Perakakis, P. (2018). Exercise practice associates with different brain rhythmic patterns during vigilance. *SportRxiv* <https://doi.org/10.31236/osf.io/qw45u>.

Holgado, D., Zandonai, T., **Ciria, L. F.**, Zabala, M., Hopker, J., & Sanabria, D. (2019). Transcranial direct current stimulation (tDCS) over the left prefrontal cortex does not affect time-trial self-paced cycling performance: Evidence from oscillatory brain activity and power output. *PloS one*, *14*(2), e0210873.

Los estudios presentados en esta tesis han sido financiados a través de una beca predoctoral para la formación de doctores del Ministerio de Economía y Competitividad marco del Programa Estatal de Promoción del Talento y su Empleabilidad del Plan Estatal de Investigación Científica y Técnica y de Innovación 2013-2016.



## Índice General

Índice de Abreviaturas .....	12
Índice de Tablas .....	13
Índice de Figuras.....	14
<b>CAPÍTULO I. Resumen .....</b>	<b>19</b>
General abstract .....	20
Resumen general.....	23
<b>CAPÍTULO II. Introducción .....</b>	<b>26</b>
Contextualización de la tesis doctoral.....	27
Bases biológicas de las oscilaciones cerebrales.....	28
Interacción entre oscilaciones cerebrales.....	33
Oscilaciones cerebrales y atención .....	35
Oscilaciones cerebrales y ejercicio físico .....	37
Ejercicio físico y atención.....	40
<b>CAPÍTULO III. Objetivos .....</b>	<b>46</b>
Planteamiento de la investigación.....	47
Estudio 1 .....	48
Estudio 2 .....	49
Estudio 3 .....	50
<b>CAPÍTULO IV. Study 1 .....</b>	<b>52</b>
Abstract.....	53
Introduction.....	54
Method .....	56
Results.....	59
Discussion.....	64
<b>CAPÍTULO V. Study 2 .....</b>	<b>71</b>
Abstract.....	72
Introduction.....	73
Method .....	74
Results.....	77
Discussion.....	82
<b>CAPÍTULO VI. Study 3 .....</b>	<b>93</b>
Abstract.....	94
Introduction.....	95
Method .....	96
Results.....	99
Discussion.....	101
<b>CAPÍTULO VII. Discusión general .....</b>	<b>107</b>
Oscilaciones cerebrales y ejercicio físico a nivel tónico. ....	108
Oscilaciones cerebrales y ejercicio físico a nivel fásico.....	111
Interacción entre ritmos cerebrales durante el ejercicio físico.....	114
Oscilaciones cerebrales y ejercicio físico: la posible influencia del movimiento. ...	116
Hacia una explicación global de la relación ejercicio-cerebro-cognición. ....	117
<b>CAPÍTULO VIII. General conclusions .....</b>	<b>120</b>
<b>Referencias bibliográficas .....</b>	<b>122</b>

## Índice de Abreviaturas

- EEG:** *Electroencephalography*
- fMRI:** *Functional magnetic resonance imaging*
- PET:** *Positron emission tomography.*
- Hz:** *Hercios*
- dB:** *Decibelios*
- ERSP:** *Event-related spectral perturbation*
- ERPs:** *Event related potentials*
- RT:** *Reaction time*
- ACC:** *Accuracy*
- VO<sub>2max</sub>:** *Maximum rate of oxygen consumption*
- W:** *Watts*
- Kg:** *Kilograms*
- EOG:** *Electrooculogram*
- EMG:** *Electromyogram*
- FFT:** *Fast Fourier Transform*
- VAT:** *Ventilatory anaerobic threshold*
- HR:** *Heart rate*
- RER:** *Respiratory exchange ratio*
- O:** *Oxygen*
- CO<sub>2</sub>:** *Carbon dioxide*
- BF:** *Bayes factor*
- CSD:** *Current source density*



## **Índice de Tablas**

**Table 1.** Mean and 95% confidence intervals of descriptive exercise-intensity parameters for the moderate-to-high intensity and light intensity conditions. .... **57**

**Table 2.** Mean and 95% confidence intervals of descriptive exercise-intensity parameters and behavioural performance for the moderate-to-high intensity and low intensity sessions. .... **77**

## Índice de Figuras

- Figura 1. Representación gráfica de los parámetros de frecuencia, amplitud y fase en una función seno..... 30**
- Figura 2. Descomposición de una señal compleja en sumatorio de señales simples con diferentes frecuencias y amplitudes, y transformación de la señal en el dominio del tiempo al dominio de la frecuencia mediante la Transformada de Fourier..... 30**
- Figura 3. Adaptación al ejercicio físico de teoría de la U invertida de Yerkes y Dodson (1908) sobre la relación entre el nivel de arousal y el rendimiento en tareas complejas. .... 43**
- Figure 4. Mean and 95% confidence intervals of behavioral performance (accuracy and reaction time) for the moderate-to-high intensity (red) and light intensity conditions (blue). The analysis of accuracy and RT for standard, Target 1, and Target 2 stimuli did not yield significant differences..... 60**
- Figure 5. Modulation of brain power spectrum as a function of exercise intensity. (a) Differences in the averaged EEG power spectrum across subjects between moderate-to-high intensity (red) and light intensity (blue) exercise at the three experimental periods. Red and blue shaded areas represent 95% confidence intervals. Statistically significant differences are marked by gray area. During exercise, the overall power of the entire frequency spectrum, with exception of the theta range, was higher during moderate-to-high intensity exercise compared to light intensity exercise. (b) Parametric paired t-test maps comparing the relative power across frequency bands (x axes) and channels (y axes) during moderate-to-high intensity and light intensity exercise (blue: decreases; red: increases). (c) Each image illustrates the statistical significance ( $p$  values) of the t maps depicting only the significant clusters with  $p < 0.025$ . (d) Topographies depict t-test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization during moderate-to-high exercise and the increase in high frequencies in parieto-occipital areas during moderate-to-high exercise. No significant between-intensity differences were found at warm-up and cool down..... 61**
- Figure 6. Event-related spectral perturbation of oddball task during exercise. Time-locked spectral power averaged across all channels during moderate-to-high intensity (left) and light intensity (right) exercise for all stimuli (standard, Target 1, Target 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x axes) and frequency (y axes) during moderate intensity and light intensity exercise (blue: decreases; red: increases). ..... 62**
- Figure 7. Event-related spectral perturbation significant main differences as a function of intensity condition. (a) Alpha frequency band parametric paired t-test maps comparing the averaged spectral power across subjects over time (x axes) and frequency (y axes) during moderate-to-high intensity and light intensity exercise in standard trials. The enclosed areas denote significant cluster of channels and time with  $p < 0.025$ . Right panel shows alpha power across time at the occipital-parietal cluster in standard trials. Shaded area represents the latency range where significant differences between intensity conditions were found. Red and blue shaded areas represent 95% confidence intervals. The topography depicts the t-test distribution across surface localizations, showing the spatial characteristics of the lower power suppression of alpha during moderate-to-high exercise compared to light intensity exercise condition. (b) Parametric paired  $t$ -test maps comparison between moderate-to-high exercise and light exercise in lower beta frequency band to standard trials. Right panel shows the lower power suppression of beta during**

moderate-to-high exercise compared to the light intensity exercise condition across time at the parieto-occipital cluster in standard trials. (c) Theta frequency band parametric paired *t*-test maps comparing moderate-to-high intensity and light intensity exercise in Target 2 trials. Right panel shows theta power across time at the globally localized cluster in Target 2 trials, revealing the spatial characteristics of the lower power increase of theta during moderate-to-high exercise compared to the light intensity exercise condition. The time window of interest in target trials was restricted to the first 300 ms in order to avoid neural activity overlapping with behavioral responses..... 63

**Figure 8. Time course of experimental sessions. .... 75**

**Figure 9. Differences in brain power spectrum as a function of exercise intensity.** (A) Averaged EEG power spectrum across all channels between moderate-to-high intensity (red lines) and light intensity (blue lines) exercise for each subject at rest 1, warm-up, exercise and cool down. Bold lines (red and blue) represent averaged EEG power spectrum across subjects. Statistically significant differences are marked by grey area. (B) Parametric paired *t*-test maps comparing the relative power across frequency bands (x-axes) and channels (y-axes) during moderate-to-high intensity and light intensity exercise at rest 1, warm-up, exercise and cool down. (C) Each image illustrates the statistical significance (*p* values) of the *t*-maps depicting only the significant clusters with  $p < 0.025$ . (D) Topographies depict *t*-test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization during moderate-to-high exercise, and the increase in high frequencies in centro-occipital areas during moderate-to-high exercise. Note that the analysis of the other periods did not yield significant between-intensity differences. .... 79

**Figure 10. EEG spectral power as a function of exercise intensity with respect to the first resting period.** (A) Left panel represent the difference in the averaged EEG power spectrum across channels and subjects between moderate-to-high intensity (red lines) and resting 1 (yellow lines). Right panel shows the averaged EEG power spectrum difference between light intensity (blue lines) and resting 1 (yellow lines). Red, blue and yellow shaded areas represent 95% confidence intervals. Grey areas represent significant positive clusters and dashed grey area represents significant negative cluster. B) Parametric paired *t*-test maps comparing the relative power across frequency bands (x-axes) and channels (y-axes) during exercise periods compared to the resting 1. (C) Each image illustrates the statistical significance (*p* values) of the *t*-maps depicting only the significant clusters with  $p < 0.025$ . (D) Topographies depict *t*-test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization and the increase in high frequencies in parieto-occipital areas during both exercise intensities with respect to the resting state. The grey dashed frequency range represents the power decrease of frequencies between 5 and 26 Hz at central locations during light intensity exercise compared with resting state. .... 80

**Figure 11. Event-related spectral perturbation of flanker tasks.** Event-locked spectral power averaged at all channels for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases). .... 81

**Figure 12. Degree of cross-correlation as a measure of brain rhythm interactions.** (A) Normalized spectral power of two physiologically relevant brain rhythms (Delta [0.5-3.5] Hz, Theta [4-7.5] Hz) derived from brain EEG recordings averaged across all channels from a sample healthy subject during warm-up period. (B) Cross-correlation

values between Delta ( $\delta$ ) and Theta ( $\theta$ ) brain rhythms during the same period as in panel (A). Black symbols represent positive correlation and yellow symbols correspond to anti-correlation (values of cross-correlation coefficient  $C > 0$  corresponds to positive correlation and  $C < 0$  corresponds to anti-correlation). (C) Distribution of cross-correlation time series values  $\delta - \theta$  band pair obtained from the same subject during warm-up period. This pair of brain wave interaction is characterized by a specific profile of positive cross-correlation distribution. For each pair of brain waves, we quantify the degree of cross-correlation by calculating the fraction of total time during a particular physiologic state when significant cross-correlation values were observed. We chose the threshold for significant cross-correlation to be  $C \geq |0.5|$  (see Method section for details). As shown in panel (C), the degree of positive cross-correlation between  $\delta - \theta$  waves during warm-up corresponds to the ratio of the distribution area for  $C > 0.5$  (marked by blue shade) and the total area under the distribution curve (red line); the degree of anti-correlation corresponds to the ratio of the distribution area for  $C \leq -0.5$  (marked by yellow shade) out of the total distribution area under the red line. (D) The degree of positive correlations for different pairs of brain wave interactions is plotted as positive bars shaded in blue, whereas the degree of anti-correlation is represented by yellow bars in the negative direction. This measure and graphic representation of the strength of interactions among brain rhythms is used in Figure 13 to show different classes of brain wave interactions and to quantify how these interactions change as a function of exercise intensity..... **98**

**Figure 13. Physiological-states stratification patterns in the degree of cross-correlation for different pairs of brain rhythms as a function of exercise intensity.** For each pair of brain waves, the positive bar corresponds to the percentage of the area under the profile with cross-correlation  $C > 0.5$ , and the negative bar corresponds to the percentage of the area under the profile with  $C < -0.5$  (see Method section - Figure 12-C). Thus, the height of each positive or negative bar represents the fraction of the recording during a specific physiologic state with significant positive correlation ( $C > 0.5$ ) or with significant anti-correlation ( $C < -0.5$ ). This stratification pattern in brain wave interactions is consistently observed for moderate-to-high intensity exercise (left panel), as well as in the light intensity exercise (right panel). Error bars represent the group standard deviation. Colors of positive bars correspond to different periods, and all negative bars are shown in yellow. .... **100**

**Figure 14. Network communications and topological clustering of brain rhythms.** Network representation of coordinated interactions between different brain waves. Network nodes represent brain waves (EEG frequency bands) and network links indicate the degree of cross correlations for each pair of brain waves (line thickness and darkness correspond linearly to link strength). Two types of networks are shown: first two rows (moderate-to-high intensity exercise, light intensity exercise), where links strength reflects the fraction of time when significant positive correlation (with  $C > 0.5$ ) is found between a given pair of brain waves (as shown by positive bars in Figure 13); second two rows, where links strength corresponds to the fraction of time when significant anti-correlation (with  $C < -0.5$ ) is observed (as also shown by negative bars in Figure 13). The networks of coordinated interactions among brain waves evolve with transitions across physiological states. Remarkably, the coexistence of both positively- and anti-correlated networks of brain waves interactions within each physiologic state indicates a transient on/off nature of brain wave communications, where links of different nature can emerge during different periods of time ..... **101**

**Figura 15. Diagrama adaptado de la teoría de utilización de señales de Easterbrook (1959)..... 117**

**Supplementary figures**

**Supplementary Figure 1. Reaction time congruency effect of individual subjects in each Flanker task as a function of exercise intensity.** Each line, with different color, represents the averaged RT congruency effect (incongruent minus congruent) of each subject in each session. .... **84**

**Supplementary Figure 2. CSD differences as a function of exercise intensity.** (A) Differences in the averaged EEG power spectrum across subjects between moderate-to-high intensity (red lines) and light intensity (blue lines) exercise at resting 1, warm-up, exercise and cool down. Red and blue shaded areas represent 95% confidence intervals. Statistically significant differences are marked by grey area. (B) Parametric paired *t*-test maps comparing the relative power across frequency bands (x-axes) and channels (y-axes) during moderate-to-high intensity and light intensity exercise at resting 1, warm-up, exercise and cool down. (C) Each image illustrates the statistical significance (*p* values) of the *t*-maps depicting only the significant clusters with *p* < 0.025. (D) Topographies depict *t*-test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization during moderate-to-high exercise, as well as during cool down. Note that the analysis of the other periods did not yield significant between-intensity differences. ... **86**

**Supplementary Figure 3. CSD differences as a function of exercise intensity with respect to the first resting period.** (A) Left panel represent the difference in the averaged EEG power spectrum across subjects between moderate-to-high intensity (red lines) and resting 1 (yellow lines). Right panel shows the averaged EEG power spectrum difference between light intensity (blue lines) and resting 1 (yellow lines). Red, blue and yellow shaded areas represent 95% confidence intervals. Grey areas represent significant positive clusters and dashed grey area represents significant negative cluster. (B) Parametric paired *t*-test maps comparing the relative power across frequency bands (x-axes) and channels (y-axes) during exercise periods compared to the resting 1. (C) Each image illustrates the statistical significance (*p* values) of the *t*-maps depicting only the significant clusters with *p* < 0.025. (D) Topographies depict *t*-test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization. The grey dashed frequency range represents the power decrease of frequencies between 6 and 12 Hz at central locations during light intensity exercise compared with resting state. .... **87**

**Supplementary Figure 4. Event-related spectral perturbation of flanker tasks at frontal channels.** Event-locked spectral power averaged at frontal channels (Fp1 – Fz – Fp2) for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases). .... **88**

**Supplementary Figure 5. Event-related spectral perturbation of flanker tasks at central channels.** Event-locked spectral power averaged at central channels (C3 – Cz – C4) for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes)

during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases).  
..... 88

**Supplementary Figure 6. Event-related spectral perturbation of flanker tasks at parietal channels.** Event-locked spectral power averaged at parietal channels (P3 – Pz – P4) for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases).  
..... 89

**Supplementary Figure 7. Event-related spectral perturbation of flanker tasks at occipital channels.** Event-locked spectral power averaged at occipital channels (O1 – Oz – O2) for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases).  
..... 89

---

## **CAPÍTULO I. Resumen**

---



## General abstract

High intensity physical exercise is a very demanding activity at physical and cognitive level. During the exercise, the brain plays a key role managing exercise behaviour, integrating afferent information from organs and physiological systems, at the same time that sends efferent signals to the same systems to cope with the demands of the environment, preserving the integrity of the organism (Kayser, 2003). However, while the dynamics and regulatory mechanisms of the majority of organs and physiological systems under physical exertion are well documented in the literature (e.g., McArdle, Katch, & Katch, 2010), little is known about brain dynamics when exercising (Walsh, 2014; Johansen-Berg & Duzel, 2016). The main goal of the present thesis is to understand brain dynamics under physical exertion, and to explore whether those dynamics are related to attentional processing.

The few studies on brain oscillations during intense physical exercise have mainly reported significant increases in the amplitude of several brain rhythms (mainly in the alpha frequency band at frontal locations), which seem to persist for several minutes after end of the exercise (Crabbe & Dishman, 2004). However, to our knowledge, no study so far has attempted to adequately address this crucial issue by applying a data-driven analysis without prior assumptions on any frequency range or site of interest.

Regarding exercise-induced dynamics associated with attentional processing, even less is known. Physical exertion like running or cycling involves focused attention to process and respond efficiently to the potentially relevant information from the dynamic and highly uncertain external environment (e.g., avoiding a pothole on the road while cycling). In fact, several meta-analyses concluded that acute aerobic exercise, under specific conditions, has positive effects on attentional processing (Etnier et al., 1997; Sibley & Etnier, 2003; Lambourne & Tomporowski, 2010; McMorris & Hale, 2012; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2015). These benefits have been observed in behavioral index (i.e., faster and more accurate responses), as well as in modulations of some neural correlates (Basso & Suzuki, 2017). However, the changes that occur at brain level during the physical exercise, and how these changes are related to improvements in attention are still unknown.

The present thesis is based on the conviction that investigating patterns of oscillatory brain activity and cognitive processing of information should be the starting point to understand the relationship among exercise-brain-cognition. A better understanding of this relationship could have deep implications in health promotion (i.e., prevention and diagnosis of physical and psychological diseases), as well as in education, working and sport contexts to improve performance. To these aims, three experimental studies were run from a cognitive neuroscience approach, where the psychophysiological record of brain activity by electroencephalography (EEG) was combined with behavioral measures. In Study 1, we investigated the dynamics of oscillatory brain activity during an acute bout of aerobic exercise (i.e., cycling) at moderate-to-high intensity compared to a light intensity control session. Participants (i.e., high-fit young adults) completed two counterbalance sessions of aerobic physical exercise at intensities corresponding to 80% and 30% of  $VO_{2max}$ . During both sessions, EEG data were recorded. Additionally, we explored, for the first time, power spectral changes time-locked to the (oddball task) stimulus as a way of depicting brain oscillations associated with the processing of relevant stimuli under intense physical exercise. To this aim, participants completed an oddball task simultaneously to the physical exercise.

The results revealed that acute exercise at moderate-to-high intensity induced a complex brain activity pattern at the tonic and transient (event-related) level, which was characterized by a higher spectral power across the entire EEG frequency spectrum (with



the exception of the theta frequency range) compared to light intensity exercise. Interestingly, this higher spectral power during moderate-to-high intensity exercise was accompanied by a lower reactivity of the theta, alpha and beta bands time-locked to the stimuli of the oddball task, which could reveal an attentional processing facilitation, relative to the light intensity session. However, the absence of behavioral differences between exercise conditions limits such interpretation. Moreover, these results did not allow us to conclude that intense physical exercise increases oscillatory brain activity because of the absence of a resting period (i.e., without exercise) to compare the changes under physical exertion. In addition, in this study, participants exercised at the same time that completed the oddball task, thus we cannot assert that the higher spectral power during moderate-to-high intensity exercise, relative to the light intensity exercise, was due to exercise itself, rather than to the interaction between exercise and cognitive task.

Study 2 was designed to clarify whether moderate-to-high intensity physical exercise could be associated with an overall power increase in EEG frequency spectrum, and whether these changes in oscillatory brain activity could be associated with cognitive improvements after exercise. To this aim, we replicated the within-subject design of Study 1, with two sessions of physical exercise at moderate-to-high and light intensities, including a resting period before the physical exercise. In addition, to explore the time-course of the effects of physical exercise on attentional processing after the cessation of exercise, participants completed two flanker tasks after physical exercise.

The results showed that moderate-to-high intensity exercise, as well as light intensity exercise, induced an overall increase in the steady state oscillatory activity with respect to the resting state. This power increase was higher during the moderate-to-high intensity exercise relative to the light intensity exercise. Interestingly, the exercise-induced increase in oscillatory brain activity returned to resting levels immediately after the cessation of the exercise. Crucially, and in sharp contrast with previous reports (Lambourne & Tomporowski, 2010; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; Verburch, Konigs, Scherder, & Oosterlaan, 2014) neither the transient (event-related) oscillatory activity, nor behavioural performance during the flanker tasks showed significant between-intensity differences.

In general, the results from Studies 1 and 2 gave a global picture of the oscillatory brain functioning under physical exertion. However, the analytical approach used did not allow to explore further the complexity of the relationship between brain rhythms and physical exercise, because it focuses on the role of individual brain rhythms, ignoring their likely collective behaviour as an integrated network. The third study of the thesis was focused on detecting and quantifying whether the different brain rhythms interact to each other, and if their global behavior as an integrated network lead to distinctive patterns of interaction related to physical exercise. To this aim, we developed a novel approach to study brain function under physical exertion through the analysis of temporal patterns in the amplitude of brain waves activation that could help uncovering the role of brain rhythm interactions in mediating exercise-induced neural and cognitive benefits. Then, we reanalysed the dataset from Study 2 focusing on brain pairwise interactions among brain rhythms during an acute bout of physical exercise as a function of exercise intensity, as well as the collective behavior of brain rhythms in transition from rest to physical exertion.

The results showed a complex network of pairwise interactions, characterized by high degree of temporal positive cross-correlations, but also by the presence of significant negative-correlated (i.e., anti-correlations) interactions between brain waves. In particular, while the positive correlations were stronger during the moderate-to-high intensity exercise compared to the resting state, the anti-correlations were weaker or even

disappeared. In turn, the pattern of interactions between brain rhythms during light intensity exercise did not differ from the resting state. Contrary to what we expected, there were no significant differences between intensities either.

In conclusion, the present thesis provides solid evidence on the dynamics of oscillatory brain activity under physical exertion, and addresses, for the first time, oscillatory brain correlates of (task relevant) attentional processing. The results were intriguing, suggesting that the effect of acute exercise over stimulus processing cannot be explained as a mere overall increase of oscillatory brain activity, rather than to a complex pattern of tonic and transient interactions between brain rhythms that could be associated with different cognitive processes that take place during exercise. These findings may represent an important step to a better understanding of how physical activity can impact on health (physical and mental), which could have important applications into the design of new interventions based on physical activity as a tool to improve cognitive development in children, cognitive performance in adults, and to prevent cognitive decline in old people.

## Resumen general

El ejercicio físico de alta intensidad es una de las actividades más demandante para el organismo a nivel físico y cognitivo. El cerebro juega un papel clave durante el ejercicio, regulando el comportamiento mediante el procesamiento integrado de la información aferente de los diferentes órganos y sistemas fisiológicos, de forma simultánea al envío señales eferentes a esos mismos sistemas para adaptarse a las demandas del entorno y lograr los objetivos propuestos, preservando en todo momento la integridad del organismo (Kayser, 2003). Sin embargo, mientras que la dinámica regulatoria de la mayoría de órganos y sistemas fisiológicos en condiciones de esfuerzo físico están bien descritas en la literatura (e.g., McArdle et al., 2010), poco se sabe acerca de los cambios que se producen en el sistema nervioso central, y en el cerebro en particular (Walsh, 2014; Johansen-Berg & Duzel, 2016). El objetivo principal de la presente tesis doctoral es comprender la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria en condiciones de esfuerzo físico, y comprobar si esa dinámica podría estar asociada a mejoras en los procesos atencionales.

En términos generales, los escasos estudios que han explorado la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de ejercicio físico aeróbico han reportado incrementos significativos en la amplitud de diferentes ritmos cerebrales —principalmente del ritmo alpha—, que perduran durante varios minutos tras el cese del ejercicio (Crabbe & Dishman, 2004). Sin embargo, todavía no se ha establecido un patrón global de comportamiento de la actividad cerebral oscilatoria en condiciones de esfuerzo físico, y los posibles cambios transitorios asociados al procesamiento atencional de estímulos relevantes. En este punto, los procesos atencionales cobran especial relevancia ya que durante la realización de ejercicio físico de alta intensidad es de vital importancia monitorizar no solo la información proveniente de fuentes internas (e.g., órganos y sistemas fisiológicos), sino también la información procedentes estímulos externos potencialmente relevantes para la ejecución del ejercicio (e.g., evitar obstáculos en el camino). De hecho, diversos metanálisis han concluido que, bajo condiciones específicas, una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico puede estar asociada a mejoras en el procesamiento atencional, que se ven reflejadas en respuestas comportamentales más rápidas y precisas, así como en ciertos correlatos neurales (cf., Basso & Suzuki, 2017). Sin embargo, se sabe muy poco sobre la dinámica regulatoria de la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de ejercicio físico, y su asociación con el procesamiento atencional de estímulos relevantes.

La presente tesis doctoral se basa en la convicción de que investigar en profundidad los patrones de actividad cerebral oscilatoria y el procesamiento cognitivo de la información durante la realización de ejercicio físico es un punto de partida clave para comprender la relación ejercicio-cerebro-cognición. Un mayor entendimiento de esta relación podría tener importantes implicaciones en la promoción de la salud (i.e., prevención y diagnóstico de enfermedades físicas y psicológicas), así como en contextos académicos, laborales y deportivos para la mejora del rendimiento. Para ello, se llevaron a cabo tres estudios experimentales desde un enfoque basado en neurociencia cognitiva, donde se combinó el registro psicofisiológico de la actividad cerebral mediante electroencefalografía (EEG) con medidas comportamentales.

En el Estudio 1 se investigó la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria durante una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada-alta en comparación con una sesión control de baja intensidad (i.e., diseño intrasujeto). Además, se exploraron los cambios transitorios en la actividad cerebral oscilatoria asociados al procesamiento atencional de estímulos relevantes en una tarea oddball. Los participantes —adultos jóvenes en buena forma física— completaron dos sesiones de ejercicio físico

aeróbico a intensidades correspondientes al 80% y al 30% del  $VO_{2max}$ . Durante ambas sesiones, se registró la actividad cerebral oscilatoria mediante EEG. Además, se incluyó una tarea oddball que los participantes debían realizar de forma simultánea al ejercicio físico para así analizar los cambios espectrales evocados por los estímulos de la tarea durante el ejercicio. Los resultados, en línea con la literatura previa (Crabbe & Dishman, 2004), mostraron una mayor amplitud en la mayor parte del espectro de frecuencias del EEG durante la sesión de ejercicio físico de intensidad moderada-alta respecto a la sesión control de baja intensidad. Curiosamente, esta mayor amplitud espectral durante el ejercicio de intensidad moderada-alta estuvo acompañada por una menor reactividad de los ritmos theta, alpha y beta ante los estímulos de la tarea oddball, que podría revelar una facilitación en el procesamiento atencional de estímulos externos relevantes, en comparación con la sesión de baja intensidad. Sin embargo, estos resultados no permitieron establecer asociaciones directas entre la práctica de ejercicio físico de alta intensidad y el aumento de la actividad cerebral oscilatoria debido a la ausencia de una condición basal de reposo (i.e., sin ejercicio) sobre la que comparar los cambios de amplitud espectral. Además, la realización del ejercicio físico de forma simultánea a la tarea cognitiva impidió atribuir la mayor actividad cerebral oscilatoria a la realización de ejercicio físico, dada la más que probable interacción del ejercicio con la tarea cognitiva.

El Estudio 2 se diseñó con el objetivo de clarificar si efectivamente el ejercicio físico de intensidad moderada-alta podría estar asociado a un aumento general de la actividad espectral del EEG, y si esos cambios en la dinámica cerebral podrían vincularse a mejoras cognitivas después del ejercicio. Para ello, se mantuvo el diseño intrasujeto del Estudio 1, con dos sesiones de ejercicio físico a intensidad moderada-alta y baja intensidad, añadiendo un periodo de reposo previo a la realización del ejercicio físico. Además, para explorar si tras la realización de una sesión puntual de ejercicio físico de intensidad moderada-alta se produce una facilitación de los procesos atencionales, y si esta facilitación se mantiene en el tiempo, los participantes completaron dos tareas de flancos después del ejercicio físico. Los resultados revelaron la existencia de un aumento general de la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de ejercicio físico aeróbico, que desaparecía en los primeros minutos tras el cese del ejercicio. Además, se replicaron los resultados del primer estudio, donde se observó una mayor actividad cerebral oscilatoria durante la realización de ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada-alta respecto al ejercicio de baja intensidad. Sin embargo, este incremento de la actividad cerebral oscilatoria no tuvo un efecto facilitador sobre los procesos atencionales tras el cese del ejercicio.

En general, los resultados de los Estudios 1 y 2 mostraron una visión global del funcionamiento cerebral oscilatorio en condiciones de esfuerzo físico. Desafortunadamente, la aproximación analítica utilizada no permitió profundizar en la complejidad de las dinámicas de los diferentes ritmos cerebrales y su posible comportamiento colectivo como red compleja.

El tercer estudio de la tesis se centró en detectar y cuantificar si los diferentes ritmos cerebrales interactúan entre sí, y si su comportamiento como red global daría lugar a patrones específicos de interacción que permitieran diferenciar el ejercicio físico de un estado de reposo, así como en función de su intensidad. Para abordar estos objetivos, se desarrolló una novedosa aproximación basada en el análisis temporal de las correlaciones entre los patrones de amplitud de los diferentes ritmos cerebrales y se aplicó sobre la base de datos obtenida en el Estudio 2, manteniendo el diseño experimental y la estructura de análisis centrado en la comparación entre sesiones de ejercicio físico a diferentes intensidades. Los resultados revelaron la existencia de una red compleja de interacciones entre los distintos ritmos cerebrales, caracterizada por la presencia de un alto grado de

correlaciones positivas entre la mayoría de ritmos, pero también por la presencia de importantes correlaciones negativas. En particular, mientras que las correlaciones positivas fueron más fuertes durante el ejercicio de intensidad moderada-alta en comparación con el estado de reposo, las correlaciones negativas fueron más débiles o incluso desaparecieron. A su vez, el patrón de interacciones entre ritmos cerebrales durante el ejercicio de baja intensidad no se diferenció estadísticamente del estado de reposo. Contrariamente a lo que esperábamos, tampoco se encontraron diferencias significativas entre intensidades.

En conclusión, la presente tesis doctoral proporciona evidencia sólida sobre la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria en condiciones de esfuerzo físico, y aborda por primera vez la actividad espectral del EEG asociada al procesamiento atencional de estímulos durante el ejercicio. Los resultados sugieren que el funcionamiento cerebral en condiciones de esfuerzo físico no puede ser entendido como un simple aumento general de la actividad cerebral oscilatoria, sino más bien como un patrón complejo de interacciones transitorias entre ritmos cerebrales, que podrían ajustar y coordinar colectivamente su comportamiento en respuesta a los cambios en la regulación fisiológica durante el esfuerzo físico. Estos hallazgos suponen un paso importante para una mayor comprensión de los mecanismos fisiológicos a través de los cuales la actividad física beneficia la salud física y mental. Esto podría tener importantes aplicaciones no solo en la práctica deportiva, sino también en el diseño de intervenciones basadas en el ejercicio físico como herramienta para mejorar el desarrollo cognitivo en niños, el rendimiento en adultos, y retrasar y/o prevenir el deterioro cognitivo en personas mayores.

---

## **CAPÍTULO II. Introducción**

---

## Contextualización de la tesis doctoral

Hace 400.000 años, los primeros seres humanos vivían viajando de un lugar a otro en busca de comida, influidos por las estaciones cambiantes, las migraciones anuales de los animales y los ciclos de crecimiento de las plantas. Recorrían áreas que abarcaban cientos de kilómetros cuadrados, cazaban animales de gran tamaño, al mismo tiempo que recolectaban lo que podían y escapaban de otros depredadores<sup>1</sup> (Harari, 2014). Este estilo de vida, el cual requería grandes cantidades de actividad física diaria para garantizar la supervivencia de la especie, fue el motor de la expansión humana alrededor del planeta, y un factor determinante para el desarrollo de nuestro sistema nervioso —y el cerebro en particular— que tuvo que evolucionar para adaptarse a un contexto altamente cambiante que requería inherentemente grandes cantidades de actividad física y cognitiva (e.g., caminar a través de un bosque escaneando, al mismo tiempo, el entorno en búsqueda de posibles presas; Raichlen & Alexander, 2017). Algunos autores sugieren que esta interrelación entre los procesos sensoriales y cognitivos (e.g., detectar un ciervo en el paisaje) y los procesos motores (e.g., tirar una lanza sobre un ciervo en movimiento), podría haber sido fundamental para la evolución de nuestro sistema nervioso<sup>2</sup> (Wilson, 2002; Raichlen & Alexander, 2017; Herold, Hamacher, Schega, & Müller, 2018).

No obstante, resulta sorprendente que el funcionamiento de nuestro cerebro, el cual comenzó a evolucionar hace millones de años<sup>3</sup>, y que ha sido aparentemente exitoso y eficiente para dotarnos de cualidades cognitivas superiores al resto de especies, conserve mecanismos neurales de procesamiento y transferencia de información que han cambiado poco o muy poco a lo largo de todo este tiempo (Cohen, 2015). Uno de estos mecanismos básicos son las oscilaciones cerebrales, que reflejan la actividad eléctrica cerebral generada espontáneamente, o en respuesta a perturbaciones internas y/o externas al organismo (Sauseng & Klimesch, 2008). Esta actividad eléctrica es producida por conjuntos de neuronas que actúan en sincronía produciendo patrones de actividad cerebral oscilatoria detectables mediante técnicas de registro cerebral no invasivas (Buzsáki, 2006). La investigación acumulada en las últimas décadas sugiere que estas oscilaciones podrían tener un papel crucial en el procesamiento y transferencia de la información a nivel neural y, en última instancia, en el comportamiento humano (Buzsáki, 2006; Sauseng & Klimesch, 2008; Herrmann, Strüber, Helfrich, & Engel, 2016; Mazaheri, Slagter, Thut, & Foxe, 2018).

Tradicionalmente, las oscilaciones cerebrales se han estudiado en el marco de estados fisiológicos contrapuestos (e.g., sueño/vigilia; reposo/activación; conciencia/inconsciencia), con el objetivo de establecer asociaciones directas o indirectas entre patrones de actividad oscilatoria y estados fisiológicos o funciones específicas. Se ha demostrado de forma reiterada la existencia de patrones oscilatorios distintivos de ciertos estados (e.g., fases del sueño) que, a pesar de la presencia de transiciones complejas incluso dentro de los propios estados (Noreika et al., 2017), son relativamente estables entre sujetos de la misma especie (Chennu & Bekinschtein, 2012; King et al., 2013; Sitt et al., 2014). El denominador común de todos estos estados y funciones que

---

<sup>1</sup> El origen de los primeros humanos se estima que fue hace 2,5 millones de años, en referencia a la aparición de la capacidad de fabricar herramientas de piedra en un homínido bípedo (Leakey & Leakey, 1964). Sin embargo, fue solo hace 400.000 años cuando empezaron a cazar presas grandes, y solo 100.000 cuando los seres humanos se posicionaron en la cima de la cadena alimentaria.

<sup>2</sup> Una de las consecuencias de este proceso evolutivo es que nuestros genes estarían programados de modo que una cierta cantidad de actividad física diaria es necesaria para mantener un equilibrio metabólico saludable y un funcionamiento fisiológico adecuado (Booth, Chakravarthy, & Spangenburg, 2002).

<sup>3</sup> Los primeros humanos, hace 2,5 millones de años, tenían un cerebro de unos 600 cm<sup>3</sup>. El volumen de un humano promedio hoy en día es de 1200 cm<sup>3</sup> aproximadamente.



han aglutinado el foco de la investigación en las últimas décadas es la ausencia de movimiento. Es decir, el estudio de las oscilaciones cerebrales asociadas a estados fisiológicos y funciones cognitivas se ha llevado a cabo principalmente en contextos de reposo en laboratorio, donde los voluntarios permanecen sentados o tumbados, realizando tareas con demandas físicas mínimas o inexistentes. Sin embargo, desde el origen del ser humano, la mayoría de los comportamientos de nuestro día a día ocurren en movimiento, en un flujo constante de estímulos y señales, tanto externos como internos al organismo, que requiere de la aplicación simultánea de recursos físicos y cognitivos.

Si entendemos el ejercicio físico<sup>4</sup>, en general, como un estado fisiológico altamente demandante a nivel cognitivo-motor (Walsh, 2014), es razonable asumir que esté asociado a patrones específicos de actividad cerebral oscilatoria. En este sentido, el ejercicio físico de alta intensidad implica un aumento de las demandas de velocidad y coordinación motora (e.g., correr o montar en bicicleta a gran velocidad), al mismo tiempo que aumentan las demandas cognitivas asociadas al control ejecutivo (i.e., atención, escaneo visual, navegación espacial, planificación, inhibición, etc.; Brick, MacIntyre, & Campbell, 2014). Aquí, el cerebro juega un papel clave regulando de forma eficiente e integrada la información —tanto interna como externa— para preservar la integridad física del organismo y lograr los objetivos propuestos (Kayser, 2003). Sorprendentemente, muy pocos estudios han investigado directamente el funcionamiento cerebral en condiciones de esfuerzo físico.

La presente tesis doctoral se basa en la convicción de que investigar en profundidad los patrones de actividad cerebral oscilatoria y el procesamiento cognitivo de la información durante la realización de ejercicio físico es un punto de partida clave para comprender la relación ejercicio-cerebro-cognición. Un mayor entendimiento de esta relación podría tener importantes aplicaciones en la promoción de la salud (i.e., prevención y diagnóstico de enfermedades físicas y psicológicas), así como en contextos académicos, laborales y deportivos para la mejora del rendimiento.

## **Bases biológicas de las oscilaciones cerebrales**

En 1929, el psiquiatra de origen alemán Hans Berger (1873-1941) publicó uno de los descubrimientos más importantes de la historia de la neurociencia hasta nuestros días: la electroencefalografía (EEG) humana<sup>5</sup> (Berger, 1929). Berger registró por primera vez cambios de potencial continuos y semi-regulares mediante un galvanómetro con unos electrodos de platino en forma de aguja que conectó a la cabeza de varios voluntarios<sup>6</sup>. En su primer trabajo, describió la presencia de dos tipos de fluctuaciones constantes con diferentes duraciones, que inicialmente denominó ondas de primer orden (i.e., aquellas con una duración media de 90 ms que aparecían en estados de relajación con los ojos cerrados) y ondas de segundo orden (i.e., aquellas con una duración media de 35 ms que reemplazaban a las de primer orden cuando los sujetos abrían los ojos). En un segundo trabajo publicado en 1930, Berger llamó a las ondas de primer orden, aquellas que había

---

<sup>4</sup> En la presente tesis el concepto de ejercicio físico hace referencia al ejercicio de tipo aeróbico, es decir, ejercicio físico de intensidad media-baja que se mantiene durante periodos prolongados de tiempo, y que implica grupos musculares relativamente grandes (e.g., correr, montar en bicicleta, nadar, etc.).

<sup>5</sup> Los trabajos de Berger estuvieron basados en los descubrimientos previos de otros investigadores como Caton (1970), Beck (1891) o Neminski (1913) que ya advirtieron varias décadas antes la presencia de actividad oscilatoria en el cerebro de animales.

<sup>6</sup> Uno de los más habituales era su hijo Klaus de 15 años.



detectado en primer lugar, como ondas alpha<sup>7</sup> (i.e., primera letra del alfabeto griego), mientras que, a las ondas de segundo orden, las llamó ondas beta. Aunque inicialmente, la actividad oscilatoria de origen cerebral fue considerada como “ruido” o actividad residual (Buzsáki, 2006), pronto ganó relevancia<sup>8</sup> y el interés de la comunidad científica se disparó<sup>9</sup>.

Desde un punto de vista fisiológico, el fenómeno que Berger describió por primera vez en humanos, es el resultado de la acción conjunta de grandes poblaciones de neuronas actuando en sincronía. Miles de neuronas generando al mismo tiempo oleadas masivas de impulsos eléctricos que son registrados por electrodos desde la superficie del cuero cabelludo, que revelan la presencia de una actividad cerebral con un marcado carácter oscilatorio. Específicamente, la actividad del EEG es consecuencia directa de la existencia de dipolos eléctricos generados por la suma de potenciales postsinápticos excitatorios e inhibitorios entre el soma (i.e., cuerpo celular) y las dendritas apicales de las neuronas piramidales (Buzsáki, 2006; Lopez-Gordo, Sanchez-Morillo, & Valle, 2014). Los electrodos en contacto con el cuero cabelludo detectan el flujo de corriente extracelular de amplios conjuntos de neuronas cuyos potenciales postsinápticos están ocurriendo en sincronía, y donde la actividad excitatoria y/o inhibitoria de las neuronas más próximas a la corteza tiene un mayor peso en la señal registrada (Boutros, Galderisi, Pogarell, & Riggio, 2011). Esto, unido a la propagación de la actividad eléctrica a través de las diferentes capas de tejido cerebral, provoca que la resolución espacial del EEG sea muy baja, en el rango de varios centímetros<sup>10</sup>. Sin embargo, la resolución temporal es muy alta, en el rango de milisegundos, lo que le confiere una gran ventaja sobre otras técnicas de registro de la actividad cerebral basadas en la respuesta hemodinámica como la resonancia magnética funcional (fMRI; del inglés *functional magnetic resonance imaging*) o la tomografía por emisión de positrones (PET; del inglés *positron emission tomography*).

La señal del EEG se caracteriza por su alta complejidad, ya que está formada por diferentes oscilaciones transitorias que ocurren de forma simultánea en diferentes frecuencias. Como toda señal oscilatoria, la señal del EEG puede describirse en base a tres parámetros fundamentales (ver Figura 1):

- **Frecuencia:** hace referencia a la velocidad de una oscilación y se mide en Hercios (Hz), indicando el número de ciclos de una señal por segundo (i.e., 1 Hz = 1 ciclo por segundo).
- **Amplitud:** también denominada potencia, hace referencia a la cantidad de energía de una oscilación y a menudo cambia con el tiempo, fluctuando a medida que la señal tiene más o menos fuerza. Se suele medir en decibelios (dB).

---

<sup>7</sup> En 1934, Edgar Adrian y Bryan Mathews propusieron llamar a las ondas alpha como el ritmo Berger en honor a su descubridor, pero este rechazó la propuesta (Adrian & Matthews, 1934).

<sup>8</sup> Los trabajos de Singer y colaboradores a principios de la década de los 90 sobre la sincronización de la actividad cortical y su papel en el procesamiento de la información y el aprendizaje son considerados como el punto de inflexión que propició el interés de la comunidad científica para el estudio de las oscilaciones (e.g., Singer & Gray, 1995).

<sup>9</sup> El estudio de las oscilaciones es un tema común en muchas disciplinas aparentemente muy distantes entre sí como la psicología, la fisiología, las matemáticas o la física.

<sup>10</sup> Las técnicas actuales de localización de fuentes de actividad cerebral han mejorado considerablemente la resolución espacial del EEG.

- **Fase:** hace referencia a la posición de la oscilación a lo largo de su ciclo. Se mide en grados ya que es una medida circular (desde  $0^\circ$  hasta  $360^\circ$ ) o en radianes (desde 0 hasta  $2\pi$ ).

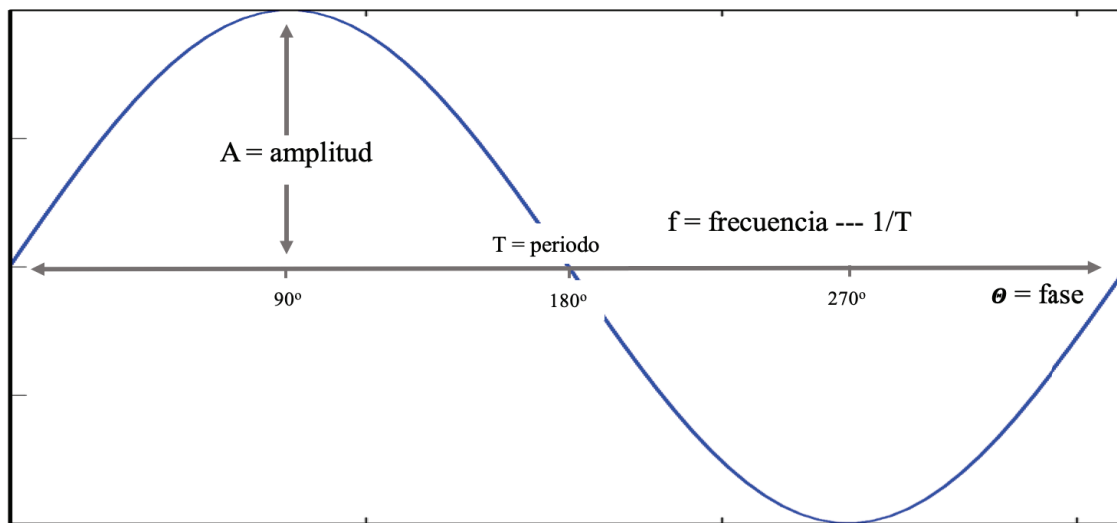


Figura 1. Representación gráfica de los parámetros de frecuencia, amplitud y fase en una función seno.

Aunque estos tres parámetros aportan información diferencial respecto al comportamiento de una señal oscilatoria compleja, la presente tesis doctoral se centra en los parámetros de frecuencia y amplitud<sup>11</sup>.

Las características rítmicas (i.e., frecuencia y amplitud) de una señal oscilatoria compleja como el EEG, pueden determinarse descomponiendo espectralmente la señal registrada utilizando técnicas como la transformada de Fourier<sup>12</sup>. Este tipo de técnicas descomponen la señal compleja en una serie de ondas sinusoidales que dan lugar a un espectro de frecuencias, el cual representa el peso relativo de cada una de las diferentes frecuencias en la composición de la señal compleja inicial (ver Figura 2). De esta forma, la señal pasa de estar definida en el dominio del tiempo (i.e., tiempo x amplitud), a estar definida en el dominio de la frecuencia (i.e., frecuencia x amplitud), lo cual permite el análisis estratificado de la señal compleja, aunque ignora las variaciones temporales de la señal<sup>13</sup>.

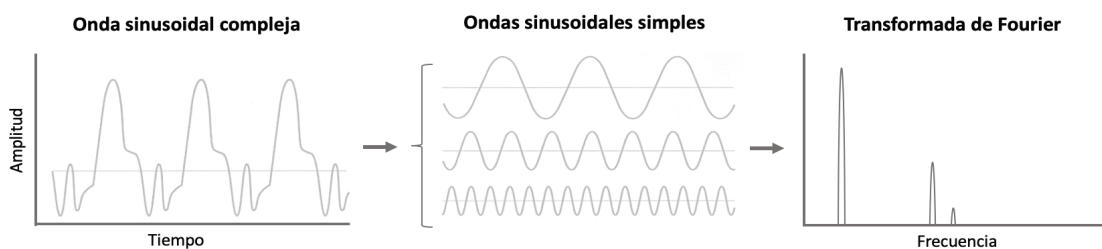


Figura 2. Descomposición de una señal compleja en sumatorio de señales simples con diferentes frecuencias y amplitudes, y transformación de la señal en el dominio del tiempo al dominio de la frecuencia mediante la Transformada de Fourier.

<sup>11</sup> La mayor parte de la investigación en EEG se ha basado en los parámetros de frecuencia y amplitud, aunque en los últimos años se han desarrollado nuevos métodos que utilizan la información de la fase de las señales para investigar el funcionamiento neural asociado a procesos cognitivos (Sauseng & Klimesch, 2008).

<sup>12</sup> En honor al matemático de origen francés Jean-Baptiste Joseph Fourier (1768-1830).

<sup>13</sup> La teoría de la transformada de Fourier asume que la señal analizada tiene una duración infinita.

El espectro de frecuencias de una señal de EEG humana —muy similar al del resto de mamíferos— está compuesto por frecuencias entre 0.01 y 500 Hz. Tradicionalmente, este espectro se ha segmentado en bandas de frecuencia o ritmos cerebrales concretos, que han sido asociados con diferentes estados fisiológicos y funciones cognitivas (Buzsáki, 2006). Dos de los ejemplos clásicos lo encontramos en el incremento de la potencia de la banda de frecuencia alpha (8-12 Hz) en estados de reposo con los ojos cerrados (i.e., fenómeno descrito por Berger en 1929), o el incremento de la potencia de la banda de frecuencia delta (1-4 Hz) en estados de sueño profundo (Loomis, Harvey, & Hobart, 1935). Otro caso bien descrito en la literatura, y que ejemplifica al mismo tiempo la posibilidad de que varios ritmos cerebrales pueden coexistir temporalmente en un mismo estado o función, ocurre durante la realización de tareas atencionales, donde se observa un aumento de la potencia de la banda de frecuencia theta (4-8 Hz), de forma simultánea al decremento de la potencia del ritmo alpha (cf., Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007)). Inicialmente, estas asociaciones se fueron estableciendo en base a los resultados obtenidos, relacionando los distintos fenómenos estudiados con variaciones de la potencia de bandas concretas en situaciones determinadas. Sin embargo, en los últimos años se ha hipotetizado que la división del espectro en las diferentes bandas de frecuencia no es aleatoria, sino que sigue una progresión lineal en escala logarítmica con un ratio constante entre frecuencias adyacentes, dando lugar a una separación “natural” o “biológica” de las bandas de frecuencia (Buzsaki, 2004). Recientemente, también se ha propuesto que la división de las diferentes bandas podría estar relacionada con otros sistemas fisiológicos oscilatorios (e.g., tasa cardiaca, ritmo respiratorio, actividad gastrointestinal, etc.) siguiendo una proporción basada en el número áureo<sup>14</sup> (Klimesch, 2018). En términos generales, ambas propuestas coinciden con la separación tradicional establecida en base a la evidencia acumulada<sup>15</sup>, que apunta a la existencia de 5 bandas de frecuencia principales:

- Delta: actividad oscilatoria comprendida entre 0,5 y 4 Hz. Son las oscilaciones de mayor amplitud (20-200 microvoltios). Comúnmente asociadas a estados profundos de sueño y ausencia de consciencia como anestesia o coma (Chatrian, 1990). En los últimos años están recibiendo mucha atención por su posible implicación en procesos atencionales y del lenguaje (Devrim, Demiralp, Ademoglu, & Kurt, 1999; Schürmann, Başar-Eroglu, Kolev, & Başar, 2001; Roehm, Schlesewsky, Bornkessel, Frisch, & Haider, 2004).
- Theta: actividad oscilatoria comprendida entre 4 y 8 Hz con una amplitud habitual entre 20 y 100 microvoltios. Están presentes en una amplia variedad de funciones cognitivas, aunque han sido relacionadas principalmente con procesos de memoria (Klimesch, 1999) e inhibición de respuesta (Huster, Enriquez-Geppert, Lavallee, Falkenstein, & Herrmann, 2013). También se ha relacionado con el incremento de las demandas de tarea (Klimesch, Doppelmayr, Pachinger, & Ripper, 1997), cambios atencionales (Kubota et al., 2001) y estados emocionales intensos (Aftanas & Golocheikine, 2001).

---

<sup>14</sup> Número algebraico irracional históricamente relacionado con formas geométricas y estructuras arquitectónicas. También conocido como número de oro.  $\phi = 1,6180339887\dots$

<sup>15</sup> Se ha demostrado que los límites de las bandas de frecuencia pueden variar considerablemente de un individuo a otro (Doppelmayr, Klimesch, Pachinger, & Ripper, 1998).

- Alpha: actividad oscilatoria comprendida entre 8 y 12 Hz. Su amplitud media oscila entre 20 y 60 microvoltios, y aumenta en estados de reposo con los ojos cerrados, mientras que en estados atencionales o de preparación, su amplitud decae. Ha sido ampliamente relacionada con procesos atencionales (Klimesch, 1999) y de memoria (Klimesch, Doppelmayr, Pachinger, & Ripper, 1997). También se ha asociado a estados de alta activación cortical (Sauseng & Klimesch, 2008).
- Beta: actividad oscilatoria comprendida entre 12 y 30 Hz. Su amplitud media es de 2 a 20 microvoltios. Se trata de un ritmo cerebral muy irregular y transitorio comúnmente asociado al procesamiento sensoriomotor en tareas cognitivas (Engel & Fries, 2010; Kilavik, Zaepffel, Brovelli, MacKay, & Riehle, 2013).
- Gamma: actividad oscilatoria comprendida entre 30 y 80 Hz, con una amplitud muy reducida entre 1 y 10 microvoltios. Se cree que reflejan activación cortical (Merker, 2013). Ha sido ampliamente relacionada con funciones de mantenimiento y procesamiento atencional (Fries, 2001; Womelsdorf & Fries, 2006), así como percepción consciente (Singer, 2001). Su baja amplitud hace que sean oscilaciones difíciles de captar mediante EEG ya que su actividad puede ser fácilmente confundida con la actividad eléctrica proveniente de fuentes no cerebrales (e.g., actividad electromiográfica).

Muchas de las asociaciones descritas en los párrafos anteriores se han establecido mediante el análisis tónico de la señal espectral, es decir, analizando la dominancia o mayor amplitud de unas bandas de frecuencia sobre otras durante un estado fisiológico o función cognitiva concreta, sin tener en cuenta las posibles variaciones en el tiempo. Sin embargo, los estados fisiológicos, y sobre todo las funciones cognitivas, son fenómenos muy complejos compuestos por multitud de procesos cerebrales transitorios que ocurren en unos pocos cientos de milisegundos. Estas variaciones transitorias de la actividad cerebral oscilatoria no pueden ser captadas mediante la descomposición de la señal que propone la teoría clásica de la transformada de Fourier, puesto que ignora las variaciones temporales de la señal al considerarla infinita. La solución más común a este problema es calcular la transformada de Fourier en ventanas reducidas de tiempo a lo largo de la señal (Buzsáki, 2006). De esta forma se obtienen una serie consecutiva de espectros de frecuencias que permite analizar la evolución de la actividad oscilatoria en el tiempo<sup>16</sup>. Otra forma muy habitual de analizar las respuestas cerebrales oscilatorias transitorias es la transformada wavelet, que permite el análisis de señales de forma similar a la transformada de Fourier (Hazarika, Chen, Tsoi, & Sergejew, 1997), con la diferencia de que una wavelet puede obtener información temporal y de frecuencia de forma cuasi simultánea<sup>17</sup>. Este tipo de análisis, al contrario que la transformada de Fourier, varía la duración de la ventana temporal en base a la frecuencia. Esto hace que la transformada wavelet haya sido considerada como una aproximación más apropiada para el estudio de señales que presentan un amplio rango de frecuencias (Akin, 2002). Además, no asume

---

<sup>16</sup> Este tipo de análisis no está exento de problemas. El cálculo de la transformada de Fourier en ventanas temporales amplias permite una buena resolución de frecuencia, pero la resolución temporal es muy baja. En cambio, el uso de una ventana más reducida da lugar a una mayor resolución temporal, pero una resolución de frecuencias muy baja. El equilibrio entre la resolución temporal y de frecuencias determinará el alcance y la generalización de los resultados obtenidos mediante esta técnica.

<sup>17</sup> De acuerdo con el principio de incertidumbre de Heisenberg, existen limitaciones en la resolución tiempo y frecuencia.

que la señal sea periódica lo que permite representar señales con cambios abruptos y discontinuidades. En general, la transformada wavelet tiene una resolución tiempo-frecuencia más precisa que la transformada de Fourier en ventanas de tiempo reducidas.

El análisis de las variaciones transitorias de la amplitud de las diferentes bandas de frecuencia —ya sea utilizando técnicas basadas en la transformada de Fourier o en la transformada wavelet— se conoce como análisis de la perturbación espectral relacionada con eventos (ERSP, del inglés *event-related spectral perturbation*; Makeig, 1993). Es una medida del aumento o disminución de la amplitud<sup>18</sup> de una determinada banda de frecuencia evocada por un evento o estímulo puntual, y se cree que refleja la actividad en sincronía de una población de neuronas (Pfurtscheller, 1977; Pfurtscheller, 1992). Mediante este tipo de análisis, se ha observado que las variaciones transitorias de la amplitud de las diferentes bandas de frecuencia reflejan la activación y desactivación cortical durante procesos sensoriales y cognitivos (Klimesch, 1999; Neuper & Pfurtscheller, 2001; Hummel & Gerloff, 2006). Por lo tanto, el análisis de la ERSP representa una herramienta excelente para detectar y cuantificar las dinámicas transitorias de los diferentes ritmos cerebrales y establecer patrones de actividad cerebral oscilatoria asociados a estados fisiológicos y funciones cognitivas.

### **Interacción entre oscilaciones cerebrales**

Tradicionalmente, la neurociencia se ha centrado en explorar las dinámicas temporales de los distintos ritmos cerebrales de forma aislada, es decir, considerando cada ritmo cerebral como un sistema independiente que coexiste con otros ritmos (Buzsáki, 2006). Este enfoque ha estado motivado por la acumulación de evidencia que mostraba la existencia de (i) un comportamiento cuasi-estable de los ritmos cerebrales dentro de los estados fisiológicos, y (ii) un cambio gradual de los ritmos cerebrales, principalmente en términos de amplitud, con transiciones progresivas de un estado a otro (Carskadon & Dement, 2005; Niedermeyer & da Silva, 2005). De esta forma, los distintos estados fisiológicos y funciones cognitivas se han definido en base a la presencia o dominancia de unos ritmos u otros. Sin embargo, si algo caracteriza a la actividad cerebral oscilatoria, es su alta complejidad, ya que emerge de la acción conjunta de una extensa red integrada por neuronas interconectadas entre sí, que coordinan colectivamente su actividad para generar distintos estados fisiológicos y funciones cognitivas (Fuster, 1997; Varela, Lachaux, Rodriguez, & Martinerie, 2001). De hecho, alterar o interrumpir estas comunicaciones neuronales puede llevar a la disfunción de sistemas fisiológicos concretos o incluso al colapso de todo el organismo (Buchman, 2006). Esta complejidad, unida al hecho de que varios ritmos cerebrales habitualmente coexisten en un mismo estado o función cognitiva, sugiere que los ritmos cerebrales podrían interactuar<sup>19</sup> entre sí, y que su funcionamiento colectivo como una red integrada podría ser fundamental para la regulación de los sistemas fisiológicos y las funciones cognitivas (Prabhakaran, Narayanan, Zhao, & Gabrieli, 2000).

---

<sup>18</sup> Estos cambios de amplitud se suelen denominar en la literatura como sincronización (i.e., aumento de la amplitud) o desincronización (i.e., disminución de la amplitud). Sin embargo, esta denominación implica posicionarse en un gran debate existente sobre la naturaleza de estas respuestas y sus mecanismos cerebrales subyacentes (cf., Sauseng et al., 2007; Klimesch, Sauseng, Hanslmayr, Gruber, & Freunberger, 2007). Dada la ausencia de un consenso en la literatura, en la presente tesis no se utilizan estos términos.

<sup>19</sup> En la literatura se pueden encontrar términos similares como comunicación, coordinación o sincronización en referencia a la interacción entre ritmos cerebrales. En la presente tesis se utiliza preferentemente el término interacción al no implicar necesariamente transmisión de información (i.e., comunicación) o una forma concreta de interacción (i.e., coordinación o sincronización).



La investigación de las posibles formas de interacción entre ritmos cerebrales se ha abordado desde diferentes perspectivas, siempre con la idea generalizada de que el procesamiento de información a nivel neural debería producirse en múltiples escalas espacio-temporales simultáneamente, y que la integración y transferencia de la información debería sustentarse en una jerarquía de oscilaciones cerebrales interactivas entre sí (Bashan, Bartsch, Kantelhardt, Havlin, & Ivanov, 2012; Bartsch, Liu, Bashan, & Ivanov, 2015; Lin, Liu, Bartsch, & Ivanov, 2016; Palva & Palva, 2018). Recientemente se han desarrollado nuevos marcos teóricos y herramientas analíticas con el objetivo de detectar y cuantificar de manera fiable las posibles interacciones entre ritmos cerebrales (cf., Sauseng & Klimesch, 2008). De todas ellas, la que mayor evidencia acumula hasta la fecha, tanto en animales como en humanos, es la sincronización<sup>20</sup> fase-amplitud entre frecuencias. Este tipo de interacción implica que la fase de una banda de frecuencia modula la amplitud de otra banda de frecuencia distinta (Sauseng & Klimesch, 2008). En concreto, Lakatos y colaboradores (2005) estudiaron la actividad cerebral oscilatoria de un grupo de primates en estado de reposo, y encontraron que la fase de la banda delta modulaba la amplitud de la banda theta. De la misma forma, la fase de theta modulaba a su vez la amplitud de la banda gamma. Otros autores han obtenido resultados similares en humanos, observando modulaciones entre la fase de theta y la amplitud de alpha (Sauseng et al., 2005) y gamma (Mormann et al., 2005; Demiralp et al., 2007; Holz, Glennon, Prendergast, & Sauseng, 2010) durante la realización de tareas de memoria.

Un segundo tipo de interacción entre ritmos cerebrales ha ganado mucho interés en los últimos años, la sincronización de fases entre frecuencias, también llamada sincronización de fase *m:n*. Este tipo de interacción se define como la diferencia de fase estadísticamente estable —aunque no uniformemente distribuida— entre dos bandas de frecuencia, es decir, dos bandas de frecuencia sincronizan sus fases o mantienen la diferencia de fase entre ellas a lo largo del tiempo (Palva & Palva, 2018). Diferentes autores (Sarnthein, Petsche, Rappelsberger, Shaw, & von Stein, 1998; Schack, Vath, Petsche, Geissler, & Möller, 2002; Schack, Klimesch, & Sauseng, 2005; Palva, Palva, & Kaila, 2005) han observado sincronizaciones de fase entre theta y bandas de frecuencias más rápidas (i.e., alpha, beta y gamma) en humanos durante la realización de tareas de memoria (Sauseng & Klimesch, 2008).

El tercer tipo de interacción entre bandas de frecuencia es quizás el menos estudiado. Se trata de la sincronización de amplitudes entre bandas de frecuencia, también llamada correlación amplitud-amplitud. Este tipo de interacción ha sido observada entre los ritmos theta y gamma durante la transición entre el sueño y la vigilia en humanos (Stitt et al., 2017). En otro estudio reciente, Helfrich y colaboradores (2017) encontraron que la amplitud de delta modulaba la amplitud de alpha durante el procesamiento sensorial de estímulos visuales. También se ha visto que la amplitud de los ritmos alpha y beta podría interaccionar con la amplitud de gamma durante tareas que implican la simulación mental de movimientos (De Lange, Jensen, Bauer, & Toni, 2008).

En general, la evidencia acumulada hasta en el momento respecto a la posible interacción entre oscilaciones cerebrales, aunque aún es muy escasa, apunta a la existencia de una arquitectura jerárquica de los ritmos cerebrales, donde los ritmos más lentos podrían modular tanto la fase como la amplitud de ritmos cerebrales más rápidos. Algunos autores especulan con la posibilidad de que esta organización jerárquica de los ritmos cerebrales podría ser clave para la integración y coordinación del procesamiento

---

<sup>20</sup> Dada la baja resolución espacial del EEG, el término sincronización en este contexto hace referencia a actividad de un conjunto cortical global, de varios centímetros.

neuronal entre frecuencias y áreas cerebrales<sup>21</sup> (Palva & Palva, 2018). Sin embargo, es probable que las herramientas actuales de detección y cuantificación de interacciones entre ritmos cerebrales nos permitan ver únicamente la punta del iceberg de los procesos oscilatorios de transferencia e integración de información a nivel neural (Schnitzler & Gross, 2005). Es necesario el desarrollo de nuevos enfoques basados en el análisis de interacciones entre ritmos cerebrales a nivel global, teniendo en cuenta las características espacio-temporales específicas de cada ritmo cerebral de forma individual, pero siempre dentro de una red emergente de interacciones dinámicas y coordinadas entre los diferentes ritmos, sin atribuciones previas sobre el papel de uno de ellos, y su posible contribución al comportamiento de otros ritmos cerebrales.

## Oscilaciones cerebrales y atención

Una función cognitiva fundamental que subyace a la mayoría de las actividades de nuestro día a día es la atención. Cuando caminamos por la calle o montamos en bicicleta es de vital importancia mantener un nivel óptimo de atención para evitar posibles accidentes. Sin embargo, las consecuencias pueden ser mucho más dramáticas en otros contextos como operaciones quirúrgicas, transporte de pasajeros, supervisión del tráfico aéreo, etc. La atención nos permite dirigir y enfocar la actividad cognitiva a estímulos específicos, y es imprescindible para completar cualquier actividad planificada, acción secuenciada o pensamiento (Sarter, Givens, & Bruno, 2001). Por lo tanto, la atención representa un componente fundamental de la mayoría de funciones cognitivas, ya que una capacidad reducida de monitorizar fuentes de información significativas afecta directa o indirectamente al resto de funciones. Como cualquier otro constructo psicológico, la definición de atención ha sido objeto de un intenso debate en la literatura. En la presente tesis doctoral, la atención se conceptualiza como una función cognitiva de alto nivel que determina la disposición del individuo para responder a estímulos relevantes y la capacidad para asignar o distribuir los recursos atencionales de manera eficiente, manteniendo los objetivos de la tarea a lo largo del tiempo (Sarter et al., 2001).

La atención no es un proceso estático, sino intrínsecamente rítmico (VanRullen, 2013). Las fluctuaciones en el nivel de atencional se han estudiado tradicionalmente mediante la utilización de tareas simples y repetitivas, en las que los participantes focalizan su atención en una pantalla de ordenador mientras permanecen sentados o tumbados durante amplios periodos de tiempo. Las variaciones en la velocidad de reacción de los participantes en respuesta a los estímulos presentados, así como su rendimiento en la realización de la tarea han sido los principales índices comportamentales para el estudio de esas fluctuaciones. Una disminución del estado de alerta o pérdida momentánea de atención (i.e., una fluctuación negativa de la atención) se refleja en un aumento de la velocidad de reacción que suele ir acompañado por una disminución en el rendimiento en tarea.

Las fluctuaciones atencionales también se han correlacionado con la actividad cerebral oscilatoria. La banda de frecuencia alpha ha sido históricamente el ritmo cerebral más estudiado en relación a la atención. Al principio se creía que la presencia del ritmo alpha<sup>22</sup> reflejaba un estado cerebral de procesamiento de la información reducido que se denominó como "cerebro inactivo" (cf., Pfurtscheller, Stancak Jr, & Neuper, 1996). Investigaciones posteriores fueron demostrando que el ritmo alpha tiene un papel activo

---

<sup>21</sup> Existe un gran número de investigaciones respecto a la interacción entre áreas cerebrales mediante las distintas bandas de frecuencias y su posible papel en procesos perceptivos y atencionales (cf., Palva & Palva, 2012).

<sup>22</sup> Presencia entendida como mayor potencia o dominancia sobre el resto de bandas de frecuencia.

en el procesamiento cognitivo, y especialmente en los procesos atencionales (Clayton, Yeung, & Cohen Kadosh, 2015a). En concreto, se ha comprobado que la amplitud de alpha se ve aumentada a medida que se va deteriorando la atención (i.e., atención sostenida) principalmente en localizaciones occipitales durante la realización de tareas que se prolongan en el tiempo (Hanslmayr, Gross, Klimesch, & Shapiro, 2011). En cambio, su amplitud decrece instantes antes de la presentación de un estímulo relevante (i.e., atención anticipatoria; Klimesch, 1999). No obstante, debemos considerar la atención como un fenómeno complejo compuesto por múltiples subprocesos, por lo que el papel de alpha en la atención puede resultar algo más complicado<sup>23</sup>. Por una parte, es cierto que la amplitud de alpha aumenta en estados de relajación con los ojos cerrados y sueño ligero (Klimesch, 1999). Pero, por otra parte, se ha observado un aumento de la amplitud de alpha en estados de vigilia, cuando los participantes tratan de ignorar de forma intencional un estímulo (Freunberger, Klimesch, Griesmayr, Sauseng, & Gruber, 2008). Estos resultados, aparentemente contradictorios, sugieren la implicación de alpha en funciones específicas de la atención (i.e., control inhibitorio y el tiempo del procesamiento cortical), donde alpha actuaría como un mecanismo de control arriba-abajo de la atención manteniendo el foco en los estímulos relevantes y bloqueando el procesamiento de los estímulos irrelevantes (Klimesch, 2012).

Otras bandas de frecuencia también han sido relacionadas con las fluctuaciones atencionales. Existe evidencia que sugiere una posible implicación del ritmo theta en procesos atencionales específicos. Se ha observado reiteradamente un aumento de la amplitud de theta en localizaciones fronto-mediales durante la realización de tareas de atención sostenida, en paralelo al deterioro de los tiempos de reacción y el rendimiento en tarea (Lal & Craig, 2001; Mazaheri & Picton, 2005; Wascher et al., 2014). También existe evidencia empírica del aumento de la amplitud de theta en áreas en localizaciones fronto-mediales inmediatamente después de la presentación de un estímulo infrecuente en tareas tipo oddball<sup>24</sup> (Mazaheri & Picton, 2005; Missonnier et al., 2006), durante la reorientación de la atención auditiva (Ahveninen, Huang, Belliveau, Chang, & Hämäläinen, 2013), así como antes de la ejecución precisa de tareas cognitivas de larga duración (Wascher et al., 2014; Oehrn et al., 2014)). Aunque se trata en su mayoría de resultados correlacionales, estos hallazgos sugieren que el ritmo theta podría tener un rol activo en procesos atencionales subyacentes a las capacidades de control ejecutivo (Cavanagh & Frank, 2014).

Bandas de frecuencia más rápidas también han mostrado una posible implicación en procesos atencionales (Fries, Reynolds, Rorie, & Desimone, 2001; Womelsdorf & Fries, 2006). Diferentes autores han observado un aumento de la amplitud de gamma en localización occipitoparietales asociado a un mejor rendimiento en tareas visuales tipo oddball (Reinhart, Mathalon, Roach, & Ford, 2011; Akimoto et al., 2013) y tareas atencionales auditivas (Ahveninen et al., 2013; Potes, Brunner, Gunduz, Knight, & Schalk, 2014). Otras bandas rápidas, como el caso de beta, han mostrado una posible implicación en procesos atencionales (Basile et al., 2013; Hanslmayr et al., 2007). Sin

---

<sup>23</sup> La banda de frecuencia alpha es el único ritmo cerebral —con excepción de las oscilaciones más lentas de la banda beta— cuya respuesta ante un estímulo concreto puede ser un incremento o un decremento de su amplitud. El resto de bandas de frecuencia responden únicamente mediante aumentos de la amplitud (Klimesch, 2012).

<sup>24</sup> La tarea oddball es un paradigma utilizado tradicionalmente para medir atención. Consiste en la presentación de una serie de estímulos consecutivos —visuales o auditivos—, entre los cuales hay un estímulo estándar muy frecuente y un estímulo raro, llamado estímulo oddball, que es infrecuente. La tarea de los participantes consiste en detectar los estímulos infrecuentes de forma precisa. Estas tareas se caracterizan por sus bajas demandas motoras.



embargo, su función principal parece estar más ligada a procesos sensoriomotores (cf., Engel & Fries, 2010). Sorprendentemente, uno de los ritmos cerebrales más lentos, delta, está atrayendo mucha atención en los últimos años por su posible implicación en multitud de procesos cognitivos, entre ellos la atención (Knyazev, 2012; Harmony, 2013; Güntekin & Başar, 2016). Su posible papel moderador de la respuesta P300<sup>25</sup> sugiere que este ritmo cerebral podría estar implicado directa o indirectamente en procesos atencionales (Güntekin & Başar, 2016). Sin embargo, hasta la fecha no existe evidencia sólida que respalde esta posible conexión.

En general, las fluctuaciones atencionales parecen correlacionar en gran medida con cambios en la amplitud de los principales ritmos cerebrales. Teniendo en cuenta la evidencia existente hasta el momento, algunos autores especulan con un posible papel de las oscilaciones cerebrales en los procesos atencionales como filtros que determinarían el momento y la cantidad en que la información, tanto externa como interna, es procesada a nivel neural (Klimesch, 2012; Clayton, Yeung, & Cohen Kadosh, 2015b). Los ritmos cerebrales conformarían una especie de constelación oscilatoria dinámica, cuya configuración se adaptaría constantemente para crear condiciones favorables para el procesamiento de información relevante en cada situación, adaptándose a las condiciones cambiantes del medio interno y externo (Buzsáki, 2006).

## **Oscilaciones cerebrales y ejercicio físico**

Es difícil pensar en la existencia de una actividad más demandante para el organismo que el ejercicio físico de alta intensidad. En situaciones de esfuerzo físico, el corazón empieza a latir más deprisa, aumenta la ventilación pulmonar, la presión sanguínea se eleva, el metabolismo se acelera, las arterias musculares se dilatan para multiplicar su riego sanguíneo, el hígado libera más glucosa, etc. Se producen una gran variedad de ajustes en los diferentes sistemas fisiológicos que configuran una respuesta coordinada del organismo con el fin de adaptarse a las demandas del ejercicio y alcanzar los objetivos fijados. La mayoría de los sistemas del organismo sufren cambios súbitos y transitorios en su funcionamiento que suelen desaparecer rápidamente tras el cese del ejercicio. La repetición en el tiempo de estos cambios transitorios puede provocar adaptaciones permanentes de los sistemas a nivel funcional y estructural (e.g., McArdle et al., 2010). Un ejemplo claro son las adaptaciones sobre la regulación autonómica que repercuten en un mayor predominio de tono vagal (e.g., Aubert, Seps, & Beckers, 2003), y que se han asociado a los efectos beneficiosos del ejercicio físico sobre el funcionamiento cerebral y cognitivo (Voss et al., 2011). Sin embargo, mientras que la dinámicas regulatorias de la mayoría de sistemas fisiológicos en condiciones de esfuerzo físico está bien descrita en la literatura (e.g., McArdle et al., 2010), los cambios que se producen en el sistema nervioso central —y en el cerebro en particular— son bastante desconocidos hasta la fecha (Walsh, 2014; Johansen-Berg & Duzel, 2016).

El estudio de la actividad cerebral en condiciones de esfuerzo físico conlleva multitud de problemas metodológicos y técnicos (e.g., sudoración, movimientos corporales, potenciales musculares, etc.). Esta es probablemente la razón principal por la que sólo un número muy reducido de estudios ha explorado la actividad cerebral y su dinámica durante la realización de ejercicio físico. La mayoría de las investigaciones han utilizado aproximaciones parciales como registrar la actividad cerebral antes y después del ejercicio (e.g., Fukuyama et al., 1997; Magnie et al., 2000; Kamijo et al., 2004; Stroth

---

<sup>25</sup> El P300 es un potencial cerebral evocado caracterizado por un incremento de voltaje a los 300 ms tras la aparición de un estímulo relevante. Se cree que refleja la cantidad de recursos atencionales dirigidos hacia una información relevante para la realización de una tarea.

et al., 2009; Drollette et al., 2014), durante la realización de movimientos sutiles, de manos o dedos (Dobkin, Firestine, West, Saremi, & Woods, 2004; Sahyoun, Floyer-Lea, Johansen-Berg, & Matthews, 2004; Ciccarelli et al., 2005) o mediante la imaginación de movimientos corporales (Bakker et al., 2008; Deutschländer et al., 2009). Algunos investigadores se han aventurado a estudiar actividad cerebral durante la realización de ejercicio físico con técnicas de registro de la actividad metabólica como fMRI (Mehta, Verber, Wieser, Schmit, & Schindler-Ivens, 2009; Post, Steens, Renken, Maurits, & Zijdwind, 2009; Fontes et al., 2015) o PET (Christensen et al., 2000). Sin embargo, la medición de la actividad cerebral durante la realización de movimientos complejos o de alta intensidad mediante este tipo de técnicas está muy limitada por cuestiones obvias de espacio dentro del escáner. Además, la dificultad de los sujetos para mantener la cabeza estable al aumentar la intensidad del ejercicio, unido a la sensibilidad a los artefactos de movimiento de estos sistemas de registro, provoca una gran cantidad de artefactos en la señal que disminuye drásticamente el ratio señal/ruido.

El EEG ha sido la técnica más utilizada para el registro de actividad cerebral en movimiento por diversas razones. En primer lugar, se trata de una técnica no invasiva que utiliza sensores muy ligeros que no limitan el movimiento, ni requieren total estabilidad del sujeto para obtener una señal de calidad<sup>26</sup>. Además, se caracteriza por una alta resolución temporal que lo hace ideal para el registro de procesos cognitivos en condiciones de esfuerzo físico. Por otra parte, el gran desarrollo que han experimentado en los últimos años las técnicas computacionales de procesamiento de la señal de EEG ha permitido la mejora de la resolución espacial, y han provocado un aumento del ratio señal/ruido en movimiento. Estas técnicas de procesamiento destacan por su efectividad en la detección y minimización de la contaminación de la señal de EEG procedente de otras fuentes de actividad eléctrica de origen no cerebral como actividad electromiográfica o cardiorrespiratoria (Thompson, Steffert, Ros, Leach, & Gruzelier, 2008; Pontifex & Hillman, 2008).

La mayoría de la literatura existente sobre EEG y ejercicio físico ha estado centrada desde el principio en el estudio de las oscilaciones cerebrales, particularmente en la banda de frecuencia alpha (Kubitz & Pothakos, 1997). Diferentes autores (e.g., Petruzzello, Landers, Hatfield, Kubitz, & Salazar, 1991; Boutcher, 1993; Petruzzello, Hall, & Ekkekakis, 2001) han observado de forma reiterada un incremento de la amplitud de alpha en localizaciones occipitales durante y después de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico. La explicación generalizada respecto a este incremento de alpha es que reflejaría un estado de desactivación cortical<sup>27</sup> que explicaría los ampliamente contrastados efectos de relajación y reducción de la ansiedad tras la realización de ejercicio físico<sup>28</sup>. Sin embargo, el único metanálisis hasta la fecha que aborda este tema (Crabbe & Dishman, 2004) sugiere que este aumento de la amplitud de alpha en localizaciones anteriores podría ser extensible al resto de bandas de frecuencias y zonas de la corteza cerebral. Crabbe y Dishman (2004) llevaron a cabo una síntesis cuantitativa de los resultados de los estudios publicados hasta la fecha que examinaron la actividad cerebral oscilatoria durante y/o después de la realización de una sesión de ejercicio físico. Los pocos estudios que informaron sobre los cambios en otras bandas de frecuencia mostraban aumentos de similar magnitud a los encontrados en alpha en el resto de bandas.

---

<sup>26</sup> El desarrollo de los electrodos de EEG activos ha mejorado mucho la impedancia y ha aumentado el ratio señal/ruido debido a su circuito integrado de eliminación de ruido.

<sup>27</sup> En el apartado de oscilaciones y atención se describen las primeras investigaciones sobre alpha y por qué se relaciona su presencia o dominancia con estados de desactivación cortical.

<sup>28</sup> Es importante destacar que la mayoría de estos experimentos no contaron con una condición de control, ni siquiera registraban los niveles de fatiga o relajación.

Además, estos cambios no variaban significativamente entre las distintas localizaciones cerebrales registradas. Por lo tanto, la evidencia existente hasta el momento sugiere que la práctica de ejercicio físico aeróbico podría estar asociada a un aumento general de la potencia en todo el espectro de frecuencia, que sería observable en toda la superficie cerebral. Otras conclusiones interesantes de este metanálisis fueron que el incremento de la potencia en todo el espectro no variaba en función del sexo<sup>29</sup> de los participantes, la postura durante el registro, el tipo de ejercicio realizado o la intensidad del mismo, y que este incremento de la potencia espectral se mantenía hasta 30 minutos después del cese del ejercicio.

Comprender la dinámica cerebral asociada al ejercicio físico implica también entender cómo procesamos la información en esas condiciones. Hasta la fecha, solo un estudio ha explorado las oscilaciones cerebrales asociadas al procesamiento de estímulos relevantes en contextos de ejercicio físico (Chang, Chu, Wang, Song, & Wei, 2015). En él, Chang y colaboradores (2015) evaluaron el rendimiento de un grupo de 42 hombres entre 60 y 70 años en una tarea Stroop<sup>30</sup> tras completar una sesión de ejercicio físico aeróbico (i.e., pedaleo en un cicloergómetro) de 20 minutos de duración a intensidad moderada, en relación a una condición control donde los participantes leían durante 20 minutos. Los resultados mostraron un mejor rendimiento en tarea (i.e., tiempos de reacción más cortos) tras el ejercicio físico en comparación con la condición control de lectura. Este mayor rendimiento estuvo acompañado por una mayor disminución de la potencia de alpha en localizaciones frontales ante los estímulos respecto a la condición control. Los autores concluyeron que esta menor amplitud evocada de alpha ante los estímulos tras la realización del ejercicio físico podría representar una mejora en la capacidad atencional debido a una posible facilitación del procesamiento arriba-abajo de la información. Es importante tener en cuenta que este estudio, al igual que la mayor parte de la literatura existente sobre oscilaciones y ejercicio físico, no exploró el papel de otras bandas de frecuencia ni otras localizaciones.

Cabe destacar aquí la existencia de un pequeño grupo de trabajos que han explorado la actividad cerebral evocada por estímulos puntuales durante la realización de ejercicio físico por medio de la medición de los potenciales cerebrales evocados<sup>31</sup> (ERPs; del inglés *event related potentials*; Yagi, Coburn, Estes, & Arruda, 1999; Grego et al., 2004; Pontifex & Hillman, 2007; Hillman et al., 2009; Kamiyo et al., 2009; Gwin, Gramann, Makeig, & Ferris, 2010; Schmidt-Kassow, Heinemann, Abel, & Kaiser, 2013; Bullock, Cecotti, & Giesbrecht, 2015; Vogt, Herpers, Scherfgen, Strüder, & Schneider, 2015; Olson et al., 2016). Los resultados de estos estudios son parcialmente contradictorios, mostrando cambios sutiles en amplitud y latencia de algunos potenciales evocados, principalmente el P300, durante y después del ejercicio. Algunos de estos estudios apuntan a un posible aumento de la amplitud del P300 que podría indicar la posibilidad de una mejor capacidad para distribuir los recursos atencionales en

---

<sup>29</sup> Aunque no se han encontrado diferencias en función del sexo de los participantes, se debe tener en cuenta que las mujeres están subrepresentadas en esta literatura.

<sup>30</sup> Tarea ampliamente utilizada para medir función ejecutiva, desarrollada en 1935 por John Ridley Stroop. Durante su realización, los participantes deben indicar el color de la tinta en la que se presenta una cadena de letras. Dada la tendencia predominante de los participantes a leer, cuando la cadena de letras forma una palabra de color (e.g., "AZUL" presentada en tinta roja), los participantes deben inhibir esa tendencia de lectura para responder al color de la tinta, lo que produce un conflicto que suele provocar un aumento del tiempo de reacción.

<sup>31</sup> Los potenciales evocados son desviaciones de voltaje positivas o negativas ante la aparición de un estímulo puntual. Se obtienen mediante el uso de técnicas de promediado a partir de la señal de voltaje del EEG y ofrecen información relevante sobre los mecanismos que subyacen al funcionamiento cognitivo (cf., Luck & Kappenman, 2012).

condiciones de esfuerzo físico e inmediatamente después del cese del mismo. Sin embargo, la evidencia hasta el momento es muy escasa, y los resultados respecto a la latencia del P300 y el comportamiento de otros componentes son muy contradictorios (Hillman, Pontifex, & Themanson, 2009).

Parte de los resultados contradictorios de la literatura sobre oscilaciones cerebrales y ejercicio físico —también presente en los estudios de ERPs— es la ausencia de una condición de control apropiada. La mayoría de los estudios mencionados anteriormente (Yagi, Coburn, Estes, & Arruda, 1999; Pontifex & Hillman, 2007; Hillman et al., 2009; Schmidt-Kassow, Heinemann, Abel, & Kaiser, 2013; Vogt, Herpers, Scherfgen, Strüder, & Schneider, 2015; Chang, Chu, Wang, Song, & Wei, 2015) obtuvieron sus resultados comparando la actividad cerebral durante y/o después de una sesión de ejercicio respecto a una condición de reposo, sin ejercicio, lo que representa una gran limitación para la interpretación de los resultados obtenidos debido a dos efectos muy conocidos en investigación: el efecto placebo<sup>32</sup> y efecto doble tarea<sup>33</sup>. Los estudios que evalúan actividad cerebral durante o después de la realización de una sesión puntual de ejercicio físico, en comparación a una condición control sin ejercicio, no tienen en cuenta los posibles efectos de las expectativas en sus resultados. Los voluntarios que participan en un experimento generalmente tienen expectativas con respecto a los objetivos e hipótesis del experimento (cf., Orne, 1962). En ese sentido, el ejercicio físico ha sido tradicionalmente asociado con el bienestar tanto físico como mental. Por lo tanto, es probable que los participantes esperen mejoras después de una sesión de ejercicio físico con respecto a una sesión de descanso y que esto influya en su implicación, y por ende en su rendimiento. Algo que ha afectado a los estudios que evalúan actividad cerebral durante el ejercicio en comparación a una condición control sin ejercicio, además de la ausencia de una condición control adecuada, es que en su mayoría no tienen en cuenta los posibles efectos de las diferentes demandas de cada una de las condiciones. Realizar una tarea cognitiva simultáneamente a la realización de un ejercicio físico requiere una distribución eficiente de los recursos, puesto que se considera que estos son limitados. Esta redistribución de recursos puede afectar de forma crucial al funcionamiento cerebral y el rendimiento cognitivo.

En términos generales, la literatura existente hasta el momento indica la presencia de cambios notables en la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de una sesión de ejercicio físico puntual que perduran durante varios minutos tras el cese del ejercicio. Sin embargo, todavía no se ha establecido un patrón claro de comportamiento de las oscilaciones cerebrales bajo condiciones de esfuerzo físico, y los posibles cambios transitorios en el funcionamiento cerebral asociados al procesamiento de la información.

## **Ejercicio físico y atención**

La relación entre el ejercicio físico y las funciones cognitivas ha sido uno de los temas que más interés ha despertado en las últimas décadas. La evidencia acumulada hasta la fecha sugiere que la práctica de ejercicio físico de forma regular<sup>34</sup> podría estar

---

<sup>32</sup> El efecto placebo es el conjunto de efectos positivos producidos por un elemento que por sí mismo no tiene influencia alguna sobre la variable que se estudia. Puede tener efectos tanto a nivel psicológico como fisiológicos (Beecher, 1955).

<sup>33</sup> El efecto de doble tarea ocurre cuando un individuo realiza dos tareas de forma simultánea. Ambas tareas interfieren entre sí ya que se cree que compiten por los mismos recursos cognitivos que se consideran limitados (Moscovitch, 1994). Suele provocar un deterioro en el rendimiento de una o ambas tareas.

<sup>34</sup> La Organización Mundial de la Salud recomienda al menos 30 minutos de ejercicio físico moderado 5 veces a la semana en población adulta para evitar problemas de salud asociados al sedentarismo (cf., Control & Prevention, 2008).

asociada a adaptaciones cerebrales a nivel funcional y estructural, que darían lugar a mejoras en diversos procesos cognitivos, y especialmente en procesos de control ejecutivo como atención, planificación, inhibición de respuesta, memoria de trabajo, etc.,<sup>35</sup> (Hillman, Erickson, & Kramer, 2008; Voss et al., 2011; Erickson, Hillman, & Kramer, 2015). Estos beneficios parecen ser extensibles a todas las franjas de edad, aunque los resultados más contundentes se han observado tanto en niños como en ancianos (Hillman, Erickson, & Kramer, 2008). En población adulta, aunque la evidencia es más escasa que en otras etapas<sup>36</sup>, los datos también apuntan a la existencia de una relación beneficiosa ejercicio-cognición (Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012).

Algo común en toda la literatura, independientemente de la franja de edad estudiada, es la escasez de estudios que hayan explorado los correlatos neurales y cognitivos durante la realización de ejercicio físico. La mayor parte de la investigación ha estado centrada en determinar la existencia de una relación positiva entre la práctica de ejercicio físico regular y las funciones cognitivas. Sin embargo, se sabe muy poco sobre el funcionamiento cerebral y cognitivo durante una sesión puntual de ejercicio físico. Entender la dinámica regulatoria a nivel cerebral durante la realización de ejercicio físico, y cómo esto se traduce en mejoras puntuales a nivel neural y cognitivo podría representar un paso clave para comprender los beneficios a largo plazo de la práctica regular de ejercicio físico.

Existen varios metanálisis que han explorado los efectos de una sesión puntual de ejercicio físico sobre la cognición (Etnier et al., 1997; Sibley & Etnier, 2003; Lambourne & Tomporowski, 2010; McMorris & Hale, 2012; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2015). En general, los resultados indican que una sesión de ejercicio físico tiene un efecto positivo, aunque pequeño, principalmente sobre las funciones ejecutivas. Funciones como atención, memoria de trabajo, resolución de problemas, flexibilidad cognitiva, fluidez verbal, toma de decisiones y control inhibitorio han mostrado mejoras significativas durante y después de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico.

La atención es una función cognitiva de alto nivel inherente a la mayoría de funciones ejecutivas. Como se detalla en el apartado previo de oscilaciones cerebrales y atención, la capacidad de monitorizar las fuentes de información relevantes durante la realización de una tarea es imprescindible para alcanzar un rendimiento óptimo en cualquier contexto. En el caso del ejercicio físico aeróbico de alta intensidad, los procesos atencionales cobran especial relevancia, debido a la necesidad de monitorizar las señales provenientes de órganos y sistemas fisiológicos para regular el esfuerzo, de forma simultánea a las señales provenientes del exterior que podrían ser potencialmente relevantes para la ejecución del ejercicio (e.g., evitar obstáculos en el camino). La literatura existente muestra una posible facilitación de los procesos atencionales durante y después de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico (Etnier et al., 1997; Sibley & Etnier, 2003; Lambourne & Tomporowski, 2010; McMorris & Hale, 2012; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2015). En términos de comportamiento, estas mejoras se han observado en el rendimiento (tiempo de reacción —RT [del inglés *reaction time*]— y precisión de respuesta —ACC [del inglés *accuracy*]—) principalmente en tareas con altas demandas ejecutivas (e.g., tarea de

---

<sup>35</sup> La investigación en animales apunta en la misma dirección, mostrando una relación positiva del ejercicio físico con el funcionamiento cerebral y los procesos cognitivos (cf., Hillman, Erickson, & Kramer, 2008).

<sup>36</sup> La etapa adulta se caracteriza por una relativa estabilidad en el desarrollo cerebral y cognitivo respecto a otras etapas (Monti, Hillman, & Cohen, 2012). Cualquier efecto, ya sea a nivel cerebral o cognitivo, se observará con mayor facilidad en poblaciones con capacidades cognitivas en desarrollo (i.e., infancia) o en personas inmersas en posibles procesos de deterioro cognitivo (i.e., senectud).



Stroop y tarea de flancos<sup>37</sup>). Estos resultados comportamentales también han sido asociados a cambios en los ERPs (cf., Basso & Suzuki, 2017), particularmente en las etapas posteriores del procesamiento de la información (e.g., Pontifex & Hillman, 2007b; Bullock et al., 2015), aunque los efectos también se han visto en etapas perceptivas más tempranas (Popovich & Staines, 2015), lo que sugiere la existencia de posibles beneficios en la entrada sensorial.

Sin embargo, la relación ejercicio-atención no es tan sencilla como parece. Todos los metanálisis advierten de la gran variabilidad en los protocolos experimentales de los estudios en este campo, y de la existencia de una serie de variables moderadoras que resultan claves para explicar esta relación. En particular, la literatura apunta a la intensidad y la duración del ejercicio como dos de los principales factores moderadores. Los mayores beneficios en el procesamiento atencional se han encontrado durante y/o después de la realización de ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada-alta, que oscila entre el 60% y 80% del volumen de oxígeno máximo ( $VO_{2max}$ <sup>38</sup>), mientras que intensidades más altas o más bajas se han relacionado con un deterioro en el rendimiento o efectos nulos (e.g., Chmura, Kryzstofiak, Ziemia, Nazar, & Kaciuba-Uścilko, 1997; González-Fernández, Etnier, Zabala, & Sanabria, 2017). Por otra parte, los diferentes metanálisis muestran que el ejercicio debe extenderse en el tiempo al menos 20 minutos para poder observar beneficios a nivel atencional durante y/o después del ejercicio. Duraciones inferiores o superiores<sup>39</sup> suelen resultar en deterioros del rendimiento o efectos nulos (Etnier et al., 1997; Sibley & Etnier, 2003; Lambourne & Tomporowski, 2010; McMorris & Hale, 2012; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2015). Estos datos apoyan la teoría de Yerkes and Dodson (1908)<sup>40</sup>, la cual postula que el rendimiento en una tarea compleja<sup>41</sup> aumenta a medida que lo hace el nivel de activación, hasta alcanzar un punto donde el rendimiento es óptimo, a partir del cual si el nivel de activación sigue aumentando, el rendimiento comienza a deteriorarse<sup>42</sup> (ver Figura 3). Siguiendo esta lógica, algunos autores han especulado con la posibilidad de que los mecanismos fisiológicos subyacentes a la relación ejercicio-cognición podrían requerir de un tiempo e intensidad adecuados para alcanzar un umbral específico a partir del cual los cambios en las dinámicas de los diferentes sistemas fisiológicos podrían traducirse en beneficios significativos a nivel cognitivo (Chang et al., 2012).

---

<sup>37</sup> Tarea creada por Barbara A. Eriksen y Charles W. Eriksen en 1974. Consiste en la presentación aleatoria de un conjunto de flechas flanqueadas por otras que apuntan en la misma dirección (i.e., ensayos congruentes) o en la dirección opuesta (i.e., ensayos incongruentes). Los participantes deben indicar la dirección de la flecha central lo más rápido posible sin cometer errores. Esta tarea es una de las medidas clásicas de control ejecutivo (cf., Eriksen & Eriksen, 1974)).

<sup>38</sup> El  $VO_{2max}$  se define como la máxima capacidad del organismo para utilizar oxígeno durante un esfuerzo máximo. Es considerado el principal indicador fisiológico de la capacidad aeróbica y el estado de forma cardiovascular de una persona (Kenney, Wilmore, & Costill, 2018).

<sup>39</sup> En sesiones de ejercicio superiores a 20 minutos, factores como la fatiga o la deshidratación pueden jugar un papel relevante en la relación ejercicio-cognición (e.g., Cian et al., 2000; Cian, Barraud, Melin, & Raphel, 2001; Tomporowski, 2003).

<sup>40</sup> Esta teoría también es conocida como teoría de la U invertida por su representación gráfica (ver Figura 3).

<sup>41</sup> Para tareas simples, el rendimiento aumenta a medida que lo hace el nivel de activación, hasta alcanzar un punto a partir del cual, si el nivel de activación sigue aumentando, el rendimiento se mantiene, no mejora más pero tampoco se deteriora. Su representación gráfica sería una asíntota horizontal.

<sup>42</sup> Esta relación arousal-rendimiento es aplicable a la realización de tareas complejas. Si la tarea a realizar es simple, Yerkes y Dodson afirman que aumentos progresivos del nivel de activación no provocan deterioros en el rendimiento (Yerkes & Dodson, 1908).

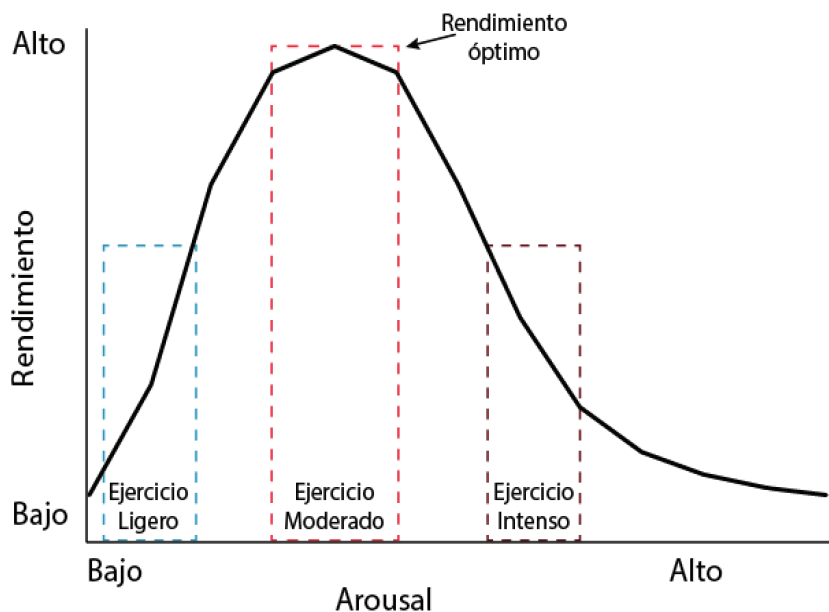


Figura 3. Adaptación al ejercicio físico de teoría de la U invertida de Yerkes y Dodson (1908) sobre la relación entre el nivel de arousal y el rendimiento en tareas complejas.

Años más tarde, Easterbrook (1959) amplió la teoría de Yerkes y Dodson (1908) proponiendo que a medida que aumenta el nivel de activación, se produce una restricción progresiva en la cantidad de estímulos que pueden ser procesados. Cuando el nivel de activación es bajo, somos capaces de atender tanto estímulos relevantes como irrelevantes, lo que repercute en un bajo rendimiento en tarea. Si aumentamos el nivel de activación hasta un punto óptimo, los procesos perceptivo-atencionales se optimizan, priorizando sólo los estímulos relevantes para la tarea, lo que se traduce en un aumento del rendimiento. Niveles más altos de activación provocan que el foco atencional se reduzca aún más y solo podamos procesar una pequeña cantidad de estímulos relevantes, lo que de nuevo repercute en un deterioro del rendimiento. Si tras el punto óptimo de activación, cesa la estimulación (e.g., dejamos de realizar ejercicio físico), el rendimiento comienza a deteriorarse a medida que el nivel de activación vuelve a los valores iniciales (i.e., un nivel de activación bajo). Esta propuesta explica bien los resultados encontrados por las diferentes revisiones metanalíticas respecto al momento de administración de la tarea cognitiva. La evidencia acumulada indica que el procesamiento atencional se ve más favorecido cuando las tareas se realizan durante el ejercicio o entorno a los primeros 20 minutos tras su finalización (Etnier et al., 1997; Sibley & Etnier, 2003; Lambourne & Tomporowski, 2010; McMorris & Hale, 2012; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2015). Según la propuesta de Easterbrook (1959), durante los primeros minutos tras el cese del ejercicio la activación se mantiene cercana a los niveles óptimos, lo que repercute positivamente en el rendimiento en la tarea si esta se administra en ese instante. Si la tarea se administra más tarde, el nivel de activación ya estaría cercano a los niveles basales perdiéndose así los efectos facilitadores del ejercicio.

Las teorías para explicar el rendimiento cognitivo basadas en el nivel de activación dieron lugar a nuevas propuestas teóricas que han ido un paso más lejos en la explicación de esta relación. Entre ellas destaca el modelo de Kahneman<sup>43</sup> (1973) que propone que la atención tiene recursos limitados y la distribución de estos sería clave para

<sup>43</sup> Daniel Kahneman, psicólogo de origen israelí. Recibió el premio Nobel en 2002, junto a Vernon Smith, por la aplicación de diferentes aspectos de la psicología en las ciencias económicas, principalmente respecto a la toma de decisiones en condiciones de incertidumbre.

alcanzar un rendimiento óptimo. Aplicando los postulados esta teoría a la relación ejercicio-cognición, en condiciones de activación óptima los recursos se distribuyen adecuadamente entre la realización de la tarea cognitiva y la tarea física obteniendo así un rendimiento alto. Sin embargo, en estados de mayor activación (e.g., ejercicio aeróbico de alta intensidad), el individuo no es capaz de distribuir esos recursos, puesto que la tarea física es muy demandante y requiere la totalidad de los recursos para su correcta ejecución. Si por el contrario, el individuo decide voluntariamente asignar recursos a la tarea cognitiva, no será capaz de mantener el rendimiento físico. Según Kahneman, esta distribución de los recursos no depende exclusivamente del nivel de activación, sino también de una serie de factores que configuran una especie de “política de distribución de recursos” que es distinta para cada individuo<sup>44</sup>.

En la misma línea conceptual que los postulados de Kahneman (1973), cabe destacar el modelo de la hipofrontalidad transitoria propuesto por Dietrich (2006). Este modelo asume que, durante la realización de un ejercicio físico intenso, las áreas cerebrales implicadas en el control motor requieren una mayor cantidad de recursos que es compensada por una retirada de los recursos destinados a áreas prefrontales, que están directamente implicadas en los procesos de control ejecutivo, provocando así una inhibición temporal de la actividad en estas áreas que repercute en el rendimiento (Dietrich, 2006). Esto explicaría los hallazgos con respecto a la influencia del nivel de forma física durante una sesión puntual de ejercicio físico en los procesos atencionales. Se ha visto que los efectos facilitadores durante el ejercicio aeróbico de intensidad moderada-alta son mayores cuando los participantes están en buena forma física en comparación con participantes sedentarios Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012. De esta forma, los participantes con menor capacidad física necesitarían más recursos para realizar el ejercicio físico y, por lo tanto, dispondrían de una menor cantidad de recursos para la tarea cognitiva.

Muchos autores también han resaltado la importancia de las alteraciones bioquímicas que se producen durante el ejercicio en sistemas de neurotransmisores cerebrales como la dopamina o la norepinefrina (Brisswalter, Collardeau, & René, 2002; Tomporowski, 2003). El reciente metanálisis llevado a cabo por McMorris y Hale (2015) apoya parcialmente la hipótesis sobre la existencia de un nivel de activación fisiológico/bioquímico a nivel central y periférico que podría inducir beneficios a nivel cognitivo. Sin embargo, la evidencia hasta el momento sobre este tema es escasa, y no permite hacer grandes especulaciones.

En resumen, existe evidencia en la literatura que sugiere que, bajo condiciones específicas, una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico puede estar asociada a mejoras en el procesamiento atencional, que se traducen en respuestas comportamentales más rápidas y precisas, así como en ciertos correlatos neurales. La mayoría de teorías propuestas para explicar estos efectos facilitadores de una sesión puntual ejercicio físico, así como de las adaptaciones funcionales a largo plazo, se fundamentan directa o indirectamente en el nivel de arousal o activación durante el ejercicio. Sin embargo, como se ha mencionado anteriormente, la dinámica cerebral durante la realización de una sesión de ejercicio físico es aún desconocida. Una mayor comprensión de los correlatos neurales en condiciones de esfuerzo físico es fundamental para comprender la evolución de las adaptaciones inducidas por el ejercicio a largo plazo. Esto podría ayudar a desarrollar estrategias eficaces respecto a la utilización del ejercicio físico como herramienta para

---

<sup>44</sup> Otros autores como Sanders (1983) o Audiffren y colaboradores (2009) han ampliado este enfoque con nuevos mecanismos fisiológicos para explicar la relación ejercicio-cognición.



mejorar el desarrollo cognitivo en niños, el funcionamiento cognitivo en adultos, y retrasar y/o prevenir el deterioro cognitivo en el envejecimiento de las personas.

---

## **CAPÍTULO III. Objetivos**

---

## **Planteamiento de la investigación**

A pesar de la existencia de importantes lazos evolutivos entre el ejercicio físico, el funcionamiento cerebral y los procesos cognitivos, se sabe muy poco acerca de los cambios que ocurren a nivel cerebral y cognitivo en condiciones de esfuerzo físico. El objetivo principal de esta tesis es comprender la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria durante y después de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico de alta intensidad, así como los correlatos neurales asociados al procesamiento atencional de estímulos relevantes en condiciones de esfuerzo físico, como primer paso para determinar la naturaleza de los efectos beneficiosos del ejercicio físico sobre la salud física y mental. Para ello, se llevaron a cabo tres estudios experimentales desde un enfoque basado en neurociencia cognitiva, combinando el registro psicofisiológico de la actividad cerebral mediante EEG con medidas comportamentales. De este objetivo principal de la tesis se desprenden cuatro objetivos específicos:

- 1) Investigar la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria durante y después de una sesión de ejercicio físico aeróbico de alta intensidad en comparación con una sesión control de baja intensidad.
- 2) Comprobar si durante y/o después de una sesión de ejercicio físico aeróbico de alta intensidad se observan mejoras en el procesamiento atencional de estímulos relevantes en comparación con una sesión de baja intensidad.
- 3) Investigar si las posibles mejoras en el procesamiento atencional de estímulos están acompañadas de cambios específicos en la actividad espectral del EEG asociada a estímulos relevantes.
- 4) Determinar si existen interacciones entre los diferentes ritmos cerebrales en función de la intensidad del ejercicio, y si el comportamiento global de estas interacciones configura patrones de interacción entre ritmos cerebrales específicos del ejercicio físico en función de la intensidad.

La hipótesis general de esta tesis es que el ejercicio físico aeróbico de alta intensidad produce cambios en el funcionamiento del sistema nervioso central que inciden beneficiosamente en los procesos atencionales. Específicamente, se espera:

- 1) En base al metanálisis de Crabbe y Dishman (2004), un mayor aumento de potencia en todo el espectro de frecuencia durante y después de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada-alta con respecto a una sesión de ejercicio de baja intensidad (i.e., condición control).
- 2) Conductualmente, un mayor rendimiento cognitivo —en términos de tiempos de reacción y exactitud de respuesta— asociado a cambios transitorios en la actividad cerebral oscilatoria, evocados por estímulos relevantes durante la realización de tareas atencionales, durante y después de la realización de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada-alta con respecto a una sesión de ejercicio de baja intensidad.
- 3) Un patrón diferencial de interacciones entre ritmos cerebrales durante la realización de ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada-alta,

distinto en su topología y conectividad, con respecto al ejercicio físico aeróbico de baja intensidad, y estados de reposo.

### **Estudio 1. Actividad cerebral oscilatoria durante una sesión de ejercicio físico aeróbico: respuesta neural tónica y transitoria a una tarea oddball.**

El objetivo principal de este primer estudio fue explorar la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria durante una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada-alta en comparación con una sesión control de baja intensidad, y comprobar si esa dinámica podría estar asociada a mejoras en el procesamiento atencional de estímulos relevantes en una tarea oddball.

El diseño de este primer estudio se basó principalmente en el metanálisis realizado por Crabbe y Dishman (2004), el cual sugiere que el incremento de la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de ejercicio físico aeróbico de alta intensidad no estaría limitado a la banda de frecuencia alpha en localizaciones frontales, sino a todo el espectro de frecuencias y localizaciones corticales. De hecho, en sus conclusiones, Crabbe y Dishman recomiendan no limitar las futuras investigaciones al estudio de una única banda de frecuencia y localización, sino reportar los cambios de amplitud en todo el espectro de frecuencias y localizaciones posibles. Sin embargo, hasta la fecha, ningún estudio ha abordado esta cuestión mediante un enfoque de análisis global, sin asunciones previas sobre bandas de frecuencia o localizaciones de interés.

Para este primer estudio, se diseñó un experimento intrasujeto, donde los participantes —adultos jóvenes en buena forma física— completaron dos sesiones de ejercicio físico aeróbico a dos intensidades distintas, correspondientes al 80% y al 30% del  $VO_{2max}$ . La elección de la intensidad moderada-alta (i.e., 80% de  $VO_{2max}$ ) estuvo basada en las conclusiones de los metanálisis que apuntan a esta intensidad del ejercicio como la ideal para inducir mejoras a nivel cognitivo (Brisswalter, Collardeau y René, 2002; Chang & Etnier, 2009; Hillman, Kamijo, & Pontifex, 2012). La condición de intensidad baja (i.e., 30% de  $VO_{2max}$ ) se incluyó como condición control, en lugar de una condición en reposo (i.e., sin ejercicio), para igualar ambas condiciones en términos de doble tarea (i.e., ejercicio físico + tarea cognitiva). Durante ambas sesiones, se registró la actividad cerebral oscilatoria mediante EEG, con la hipótesis de partida de que la actividad cerebral oscilatoria sería mayor, a nivel general en todo el espectro de frecuencias y localización cortical, durante el ejercicio a intensidad moderada-alta en comparación con el ejercicio de baja intensidad.

Para testar si los posibles cambios en la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de ejercicio físico podrían a su vez estar relacionados con mejoras en el procesamiento atencional, se incluyó una tarea oddball que los participantes debían realizar de forma simultánea al ejercicio físico. Además, este estudio fue un paso más allá al analizar, por primera vez, los cambios espectrales evocados por los estímulos de la tarea durante el ejercicio físico. Para ello se utilizó una tarea oddball de tres estímulos, caracterizada por una alta dificultad de discriminación entre el estímulo objetivo y el estímulo estándar, y la presencia de un segundo estímulo objetivo muy saliente, características que han sido asociadas a incrementos en la respuesta neural evocada (Sawaki and Kayatama, 2007). De esta forma, se pretendió amplificar las posibles diferencias neurales y comportamentales en función de la intensidad del ejercicio.

Se hipotetizó, en base a la evidencia previa, que los participantes mostrarían un mayor rendimiento cognitivo, en términos de exactitud de la respuesta, durante el ejercicio de intensidad moderada-alta, con respecto al ejercicio de baja intensidad, que estaría asociado a un patrón diferencial de cambios transitorios en la respuesta neural

evocada por los estímulos relevantes de la tarea. Sin embargo, no hubo hipótesis claras sobre la dirección y naturaleza de estos efectos.

## **Estudio 2. Actividad cerebral oscilatoria durante una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico y el efecto del curso temporal en el procesamiento ejecutivo.**

Los resultados del Estudio 1 revelaron, en línea con las conclusiones del metanálisis de Crabbe y Dishman (2004), una mayor amplitud en la mayor parte del espectro de frecuencias del EEG durante la sesión de ejercicio físico de intensidad moderada-alta respecto a la sesión control de baja intensidad. Curiosamente, esta mayor amplitud espectral durante el ejercicio de intensidad moderada-alta estuvo acompañado por una menor reactividad de las bandas theta, alpha y beta ante los estímulos de la tarea oddball durante el ejercicio de intensidad moderada-alta, en comparación con una sesión de intensidad ligera. Estos cambios transitorios de la actividad cerebral oscilatoria podrían revelar una facilitación en el procesamiento atencional de estímulos externos relevantes en condiciones de esfuerzo físico de alta intensidad. No obstante, estas respuestas neurales evocadas por los estímulos de la tarea no estuvieron acompañadas por diferencias a nivel comportamental, quizás debido a un posible efecto techo en la tarea.

En general, los resultados del Estudio 1, están en línea con algunos autores que han relacionado el ejercicio físico intenso con una mayor activación/arousal, que explicaría los posibles efectos beneficiosos del ejercicio a nivel neural y cognitivo (Enders et al., 2016; Langner & Eickhoff, 2013; Oken, Salinsky, & Elsas, 2006). Sin embargo, el diseño experimental del Estudio 1 no permite establecer asociaciones directas entre la práctica de ejercicio físico de alta intensidad y el aumento de la actividad cerebral oscilatoria por dos razones principales: 1) no es posible asegurar que la mayor potencia espectral observada durante el ejercicio de intensidad moderada-alta respecto al ejercicio de baja intensidad sea debido a un aumento o disminución de la potencia, ya que no existe una condición de reposo sobre la que comparar, es decir, el diseño experimental solo permite ver diferencias entre intensidades; 2) la presencia de una tarea cognitiva (i.e., tarea oddball) simultánea al ejercicio físico podría, presumiblemente, influir en el funcionamiento cerebral. Esto impide establecer asociaciones directas entre el ejercicio físico y los cambios en la actividad cerebral oscilatoria, es decir, los cambios observados a lo largo del espectro de frecuencias no pueden ser atribuidos al ejercicio físico o a la tarea cognitiva, sino a una interacción de ambas actividades.

El Estudio 2 se diseñó con el objetivo de investigar si efectivamente el ejercicio físico de alta intensidad podría estar asociado a un aumento general de todo el espectro de frecuencias del EEG, y si este aumento es observable en toda la corteza cerebral. Para ello, se mantuvo el diseño intrasujeto del Estudio 1, con dos sesiones de ejercicio físico a intensidades moderada-alta y ligera. Sin embargo, en esta ocasión, se añadió un periodo de reposo de 15 min antes de la realización de cada sesión de ejercicio físico para tener un estado basal sobre el que comparar un posible aumento o disminución de la potencia espectral en función de la intensidad. Además, en esta ocasión, la realización de la tarea cognitiva tuvo lugar tras el cese del ejercicio, lo que permitió el análisis de la actividad cerebral oscilatoria durante el ejercicio sin la influencia de la tarea cognitiva. En base al Estudio 1 y al trabajo de Crabbe y Dishman (2004), se esperaba observar una mayor potencia en todo el espectro de frecuencias del EEG y localizaciones durante el ejercicio de intensidad moderada-alta con respecto al ejercicio de intensidad de luz. Sin embargo, esta mayor potencia sería el reflejo de un mayor incremento de la potencia espectral respecto al periodo de reposo previo al ejercicio.

Para explorar una posible facilitación de los procesos atencionales tras la realización de una sesión puntual de ejercicio físico de intensidad moderada-alta, los

participantes completaron dos tareas de flancos después del ejercicio físico. La primera dentro de los primeros 10-20 minutos tras el cese del ejercicio donde se esperaba observar una mayor facilitación atencional —tanto a nivel comportamental como neural— del ejercicio de intensidad moderada-alta, respecto al ejercicio de baja intensidad, en base a las revisiones metanalíticas anteriores (Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; Lambourne y Tomporowski, 2010; Verburgh et al., 2014). La segunda tarea de flancos se completó tras un período de reposo de 15 min después de la primera tarea donde no se esperaba encontrar diferencias en función de la intensidad del ejercicio.

Es importante destacar que, en este segundo estudio, se reemplazó la tarea oddball por una tarea de flancos, tarea que ha sido ampliamente utilizada para medir procesos de control ejecutivo de la atención, principalmente de control inhibitorio (Bush, Luu and Posner, 2000; Fan et al., 2005). Esta tarea destaca por sus altas demandas ejecutivas y ha sido señalada como la tarea que mejor capta los efectos facilitadores a nivel cognitivo tras la realización del ejercicio (Hillman, Pontifex and Themanson, 2009).

### **Estudio 3. Interacciones entre ritmos cerebrales en condiciones de esfuerzo físico**

Los resultados de los Estudios 1 y 2 revelaron la existencia de un aumento general de la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico, que parece retornar a niveles basales en los primeros minutos tras el cese del ejercicio. Sin embargo, los resultados de Estudio 1 también sugieren que el funcionamiento cerebral en condiciones de esfuerzo físico no se puede explicar simplemente como un aumento general de la actividad cerebral oscilatoria, sino más bien como un patrón complejo caracterizado por un estado de actividad cerebral oscilatoria incrementada, en el que se dan respuestas neurales transitorias asociadas al procesamiento de estímulos.

En general, los dos primeros estudios de esta tesis doctoral aportan una visión global del funcionamiento cerebral oscilatorio en condiciones de esfuerzo físico. No obstante, la aproximación utilizada en ellos no permite ver más allá del aumento general de la actividad, o las dinámicas de los diferentes ritmos cerebrales asociadas al procesamiento de información. Sin embargo, la dinámica cerebral se caracteriza por su alta complejidad. De hecho, los ritmos cerebrales pueden ser considerados como sistemas no lineales y transitorios, que operan en diferentes escalas temporales y que coexisten habitualmente en un mismo estado o función cognitiva. Esto sugiere que los ritmos cerebrales podrían interactuar entre sí, y que su funcionamiento colectivo como una red integrada podría ser fundamental para dar lugar a comportamientos complejos como por ejemplo el ejercicio físico de alta intensidad.

En este tercer estudio, el objetivo fue detectar y cuantificar si los diferentes ritmos cerebrales interactúan entre sí, y si su comportamiento como red integrada puede configurar un patrón específico de interacción entre ritmos cerebrales que permita diferenciar el ejercicio físico de un estado de reposo, así como entre un ejercicio de intensidad moderada-alta y un ejercicio de baja intensidad. Para ello, se llevó a cabo un re-análisis de los datos obtenidos en el Estudio 2, manteniendo el diseño experimental centrado en la comparación entre sesiones de ejercicio físico a diferentes intensidades. Para abordar estos objetivos, se desarrolló una novedosa aproximación analítica basada en el análisis temporal de los patrones de amplitud de los diferentes ritmos cerebrales que podría ayudar a entender el papel de las oscilaciones cerebrales en la mediación de los efectos facilitadores del ejercicio físico sobre los procesos cognitivos.

La hipótesis de partida en este tercer estudio fue que los ritmos cerebrales interactúan continuamente entre sí, y que estas interacciones son esenciales para facilitar los diferentes estados fisiológicos y funciones cognitivas. Específicamente, esperábamos

observar un patrón de interacciones entre los diferentes ritmos cerebrales durante la realización del ejercicio físico diferente, en cuanto a su configuración como red (i.e., cantidad y fuerza de las interacciones), al patrón de interacciones durante el estado de reposo. Además, esperamos que esta configuración de interacciones permitiera diferenciar las sesiones de ejercicio físico en función de la intensidad del mismo. Dada la ausencia de literatura previa sobre este tema y la novedad de la aproximación desarrollada, no había hipótesis claras sobre la magnitud y dirección de las posibles diferencias.

---

## CAPÍTULO IV. Study 1

### Oscillatory brain activity during acute exercise: Tonic and transient neural response to an oddball task

---

**The content of this chapter has been published as:**

**Ciria, L. F.**, Luque-Casado, A., Sanabria, D., Holgado, D., Ivanov, P. C., & Perakakis, P. (2019). Oscillatory brain activity during acute exercise: Tonic and transient neural response to an oddball task. *Psychophysiology*, e13326.

<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/psyp.13326>



## **Abstract**

Intense physical exercise exerts measurable changes at various physiological levels that are well documented in the literature. However, despite the key role of the brain in processing inputs from internal organ systems and the external environment to coordinate and optimize behavior, little is known about brain dynamics during exercise. The present study investigates tonic and transient oscillatory brain activity in a group of participants performing an oddball task during a single bout of aerobic exercise. Twenty young males (19–32 years) were recruited for two experimental sessions on separate days. EEG activity was recorded during a session of cycling at 80% (moderate-to-high intensity) of  $VO_{2max}$  (maximum rate of oxygen consumption) while participants responded to infrequent targets (red square and big blue circle) presented among frequent nontargets (small blue circle). This was compared to a (baseline) light intensity session (30%  $VO_{2max}$ ) to control any potential effect of dual tasking (i.e., pedaling and performing the oddball task). A cluster-based nonparametric permutations test revealed an increase in power across the entire frequency spectrum during the moderate-to-high intensity exercise compared to light intensity. Furthermore, the more salient target (red square) elicited a lower increase in (stimulus-evoked) theta power in the 80%  $VO_{2max}$  than in the light intensity condition. Alpha and lower beta power decreased less in the standard trials (small blue circle) during the moderate-to-high exercise condition than in the light exercise condition. The present study unveils, for the first time, a complex brain activity pattern during vigorous exercise while attending to task-relevant stimuli.

## Introduction

The brain plays a major role during strenuous physical exercise (e.g., cycling or running), managing afferent and efferent information from organs and body systems (Kayser, 2003) as well as monitoring external stimuli that may be potentially relevant for behavior (e.g., bumps, obstacles, cracks, etc.), making physical exercise a highly demanding cognitive task (Walsh, 2014). However, while the dynamics and regulatory mechanisms of body systems and organs like muscles, joints, heart, lungs, etc., under physical exercise are well documented (Ashkenazy, Hausdorff, Ivanov, & Stanley, 2002; Baillet et al., 2017; Ivanov, Hu, Hilton, Shea, & Stanley, 2007; Karasik et al., 2002; McArdle, Katch, & Katch, 2010), little is known about brain dynamics when exercising (Johansen-Berg & Duzel, 2016; Walsh, 2014). Here, we provide novel evidence on oscillatory brain activity during a single 20-min bout of moderate-to-high aerobic exercise to pinpoint brain function under physical exertion while, at the same time, attending to relevant external stimuli presented by means of an oddball task.

Previous studies on brain oscillations during intense physical exercise have mainly reported an activity increase in the alpha frequency band at frontal locations (Boutcher, 1993; Kubitz & Pothakos, 1997; Petruzzello, Landers, Hatfield, Kubitz, & Salazar, 1991). This selective effect of acute exercise on the alpha frequency band in anterior sites has been taken as a potential neural mechanism underlying the beneficial effects of acute exercise on mood (Boutcher, 1993; Lattari et al., 2014; Petruzzello et al., 1991) and cognitive function (Chang, Chu, Wang, Song, & Wei, 2015; Dietrich, 2006). Notably, Crabbe and Dishman (2004), in the only meta-analysis to date addressing this issue, carried out a quantitative synthesis of the results from published studies that examined the effect of acute exercise on brain electrocortical activity. They found that the few studies that explored changes during or after exercise showed increases in all frequency bands that were similar in size to the increase in alpha (Crabbe & Dishman, 2004). Further, these changes did not vary significantly between electrode sites. This metaanalysis failed to report the selective enhancement of frontal alpha during exercise supported by previous empirical research, instead suggesting a power increase across the entire frequency spectrum over the whole brain surface. In fact, Crabbe and Dishman recommended the reporting, if possible, of a broad spectrum of frequencies prior to interpreting changes in brain function in response to exercise. In this line, a recent study from our laboratory (Ciria, Perakakis, Luque-Casado, & Sanabria, 2018) tested empirically this hypothesis, reporting that oscillatory brain activity increased during exercise compared to a resting state and that this increase was higher during moderate-to-high intensity exercise compared to a light intensity exercise baseline condition. The results showed that the global pattern of increased oscillatory brain activity was not specific to any concrete surface localization in slow frequencies, while in faster frequencies this effect was located in parieto-occipital sites. This previous work was focused on the averaged steady-state spectral activation under physical exertion but did not investigate transient modulations of brain rhythms in response to task-relevant stimuli during strenuous physical exercise.

Understanding brain function during intense exercise, as noted above, also requires the study of how relevant external stimuli are processed. Physical exertion like running or cycling involves the monitoring and regulation of internal body systems, as well as focused attention, to process and respond efficiently to the potentially relevant information from the dynamic and highly uncertain external environment (e.g., avoiding a pothole on the road while cycling). Indeed, focused or sustained attention is crucial for proper cognitive function that allows both adaptation to environmental demands and the capacity to modify behavior (Sarter, Givens, & Bruno, 2001). Sustained attention under

physical exertion has been traditionally measured by means of oddball tasks whereby participants had to detect infrequent and unexpected targets presented among frequent nontarget stimuli (Grego et al., 2004; Gwin, Gramann, Makeig, & Ferris, 2010; Schmidt-Kassow, Heinemann, Abel, & Kaiser, 2013; Yagi, Coburn, Estes, & Arruda, 1999). This unspeeded task is particularly suitable for research on brain function during physical exercise as it has low motor demands and involves high uncertainty of the target onset. In fact, together with temporal uncertainty, the low probability of target appearance has been shown to be one of the major factors in taxing sustained attention (Parasuraman & Mouloua, 1987).

To date, behavioral studies have pointed to an enhanced attentional processing while participants exercise at moderate- to-high intensity (Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; Verburch, Konigs, Scherder, & Oosterlaan, 2014) while lower or higher intensities (as a function of the participant's anaerobic threshold) result in performance decline or in no significant variations (with respect to peak performance; e.g., Chmura, Kryzstofiak, Ziembra, Nazar, & Kaciuba-Uścilko, 1997; González-Fernández, Etnier, Zabala, & Sanabria, 2017). In addition to behavioral measurements, several studies have provided insights into how neural correlates of (task-relevant) stimulus processing are modulated during moderate-to-high intensity exercise by means of ERPs (Bullock, Cecotti, & Giesbrecht, 2015; Grego et al., 2004; Gwin et al., 2010; Schmidt-Kassow et al., 2013; Yagi et al., 1999). Here, we take a step further by analyzing, for the first time, power spectral changes time-locked to the (task) stimulus as a way of depicting brain oscillations associated with the processing of relevant stimuli under intense physical exercise.

Event-related spectral perturbations (ERSPs) relate to transient decrease or increase in oscillatory brain activity locked to an event, which is thought to reflect the state of synchrony in a population of neurons (Pfurtscheller, 1992; Pfurtscheller & Aranibar, 1977), and may provide complementary information to that of the ERPs. Even though the analysis of ERSP could further elucidate the underlying mechanism of attentional processing under physical exertion, no study so far has explored neural responses during a single bout of exercise using this approach. This is particularly noteworthy since brain oscillatory activity has been shown to be a key mechanism supporting sustained attention performance (Klimesch, Sauseng, Hanslmayr, Gruber, & Freunberger, 2007).

To achieve the objectives of this study, our participants performed a three-stimulus oddball task characterized by a target/nontarget difficulty discrimination and the presence of a very salient target stimulus that would lead to a high stimulus-locked neural response. Notice that several authors have suggested that the conflicting findings of previous ERPs studies may be due to the use of oddball tasks that were not challenging enough to yield significant effects under physical exertion (Clayton, Yeung, & Cohen Kadosh, 2015; Hillman, Pontifex, & Themanson, 2009). For instance, Yagi and collaborators (1999) found that participants under physical exertion exhibited a smaller P300 amplitude and shorter P300 latency than in pre-exercise measures. However, Grego et al. (2004) found a steady increase of P300 amplitude and latency during exercise. By implementing a challenging oddball task (i.e., increasing the difficulty of target/nontarget discrimination), we aimed to amplify the possible behavioral and neural differences as a function of exercise intensity. Crucially, participants completed the oddball task while exercising at two different intensities (in two separate experimental sessions), corresponding to the 80% and 30% of their  $VO_{2max}$  (i.e., maximum rate of oxygen consumption). This selection was motivated by previous evidence pointing to moderate-

to-high acute exercise (between 60% and 80%  $VO_{2max}$ ) as the key intensity to induce cognitive enhancement (Brisswalter, Collardeau, & René, 2002; Chang & Etnier, 2009; Hillman, Kamijo, & Pontifex, 2012). The 30% condition was included as the light intensity exercise baseline (instead of a rest nonexercise condition) to control, as much as possible, potential dual-tasking effects (i.e., participants were both exercising and performing the oddball task).

We expected, based on previous evidence (Crabbe & Dishman, 2004; Ciria et al., 2018), a higher power increase across the entire frequency spectrum during moderate-to-high intensity exercise in comparison with the (baseline) light intensity exercise. This finding would once again jeopardize the extended idea of a selective effect in the alpha band (Ciria et al., 2018). Behaviorally, we predicted higher cognitive performance in the moderate-to-high exercise condition than in the light intensity exercise condition. We also expected a distinctive oscillatory brain ERSP pattern during moderate-to-high exercise (compared to the light intensity exercise), although we did not have clear hypotheses about the direction and nature of the effects. For this reason, we implemented a stepwise cluster-based, nonparametric permutations test without prior assumptions on any frequency range or site of interest (see Method for details).

## **Method**

### *Participants*

We recruited 20 young males with a high level of aerobic fitness (age between 18–31 years old, average age 23.9 years) from the University of Granada (Spain). All participants met the inclusion criteria of reporting at least 8 hr of cycling or triathlon training per week, normal or corrected-to-normal vision, reported no neurological, cardiovascular, or musculoskeletal disorders, and were taking no medication. Note that high-fit cyclists and triathletes were selected because they are capable of maintaining a pedaling cadence at moderate-to-high intensity during long periods of time. Furthermore, they are able to keep a fixed posture over time, which reduces EEG movement artifacts considerably. Their fitness level was verified by an incremental effort test (see below). Participants were required to maintain a regular sleep-wake cycle for at least 1 day before each experimental session and to abstain from stimulating beverages or any intense physical activity 24 hr before each session. All subjects gave written informed consent before the study. The protocol was in accordance with both the ethical guidelines of the University of Granada and the Declaration of Helsinki.

### *Apparatus and materials*

All participants were fitted with a Polar RS800 CX monitor (Polar Electro Oy, Kempele, Finland) to record their heart rate during the incremental exercise test. We used a ViaSprint 150 P cycle ergometer (Ergoline GmbH, Germany) to induce physical effort and to obtain power values, and a JAEGER Master Screen gas analyzer (CareFusion GmbH, Germany) to provide a measure of gas exchange during the effort test. Oddball stimuli were presented on a 21" BENQ screen maintaining a fixed distance of 100 cm between the head of participants and the center of the screen. E-Prime software (Psychology Software Tools, Pittsburgh, PA) was used for stimulus presentation and behavioral data collection.

### *Fitness assessments*

Participants came to the laboratory at least 1 week before the first experimental session to provide the informed consent, complete an anthropometric evaluation (height,

weight, and body mass index), and to familiarize with the oddball task. Subsequently, they performed an incremental cycle-ergometer test to obtain their  $VO_{2max}$ , which was used in the following experimental sessions to adjust the exercise intensity individually. The incremental effort test started with a 3-min warm-up at 30 watts (W), with the power output increasing 10 W every minute. Each participant set his preferred cadence (between 60–90 revolutions per min<sup>-1</sup>) during the warm-up period and was asked to maintain this cadence during the entire protocol. The test began at 60 W and was followed by an incremental protocol of 30 W every 3 min. Each step of the incremental protocol consisted of 2 min of stabilized load and 1 min of progressive load increase (5 W every 10 s). The oxygen uptake ( $VO_{2ml} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ ), respiratory exchange ratio (i.e.,  $CO_2$  production  $\cdot O_2$  consumption<sup>-1</sup>), relative power output ( $W \cdot \text{kg}^{-1}$ ) and heart rate (bpm) were continuously recorded throughout the test.

### *Experimental sessions*

Participants completed two counterbalanced experimental sessions of approximately 100 min each. To avoid possible fatigue and/or training effects, visits to the laboratory were scheduled on different days allowing 48–72 hr between sessions. On each experimental session, after a 10-min warm-up on a cycle-ergometer at a power load of 30% of their individual  $VO_{2max}$ , participants performed an oddball task for 20 min while pedaling either at 30% (light intensity exercise session) or 80% (moderate intensity exercise session) of their  $VO_{2max}$ . Upon completion of the oddball task, a 10-min cool-down period at 30% of intensity followed (see Table 1). Each participant set his preferred cadence (between 60–90 revolutions per min<sup>-1</sup>) before the warm-up and was asked to maintain this cadence throughout the session in order to match conditions, as much as possible, in terms of dual-task demands.

**Table 1. Mean and 95% confidence intervals of descriptive exercise-intensity parameters for the moderate-to-high intensity and light intensity conditions.**

	Moderate-to-high intensity (80% $VO_{2max}$ )	Light intensity (30% $VO_{2max}$ )
<b>Exercise period parameters</b>		
Mean power load (W)	233.4 [222, 242]	87.5 [83, 90]
Mean relative power load (W/kg)	3.0 [2.8, 3.2]	1.1 [1.0, 1.2]
W = watts; kg = kilograms		

### *Oddball task*

The visual oddball task was based on that reported in Sawaki and Katayama (2007). It consisted of a random presentation of three visual stimuli: a frequent small blue circle (approximately  $1.15^\circ \times 1.15^\circ$ ), a rare big blue circle (approximately  $1.30^\circ \times 1.30^\circ$ ), and a rare red square (approximately  $2.00^\circ \times 2.00^\circ$ ). Small blue circles were considered as standard stimuli (nontarget), while big blue circles (Target 1) and red squares (Target 2) were considered as target stimuli. Stimuli were displayed sequentially on the center of the screen on a black background. Each trial started with the presentation of a blank screen for 1.200 ms. Then, the stimulus was presented at a random time interval (between 0 and



800 ms) for 150 ms. Participants were instructed to respond to both targets by pressing a button connected to the cycle-ergometer handlebar with the thumb of their dominant hand and to not respond when standard stimuli were shown. Participants were encouraged to respond as accurately as possible. The target stimuli were randomly presented in 20% of trials (10% of Target 1, 10% of Target 2) and the nontarget stimulus in the remaining 80% of trials. A total of 600 stimuli were presented. The task lasted for approximately 20 min. No breaks were allowed.

#### *EEG recording and analysis*

EEG data were recorded at 1000 Hz using a 30-channel acti-CHamp System (Brain Products GmbH, Munich, Germany) with active electrodes positioned according to the 10–20 EEG International system and referenced to the Cz electrode. The cap was adapted to individual head size, and each electrode was filled with Signa Electro-Gel (Parker Laboratories, Fairfield, NJ) to optimize signal transduction. Participants were instructed to avoid postural movements as much as possible and to keep their gaze on the center of the screen during the task. Electrode impedances were kept below 10 k $\Omega$ . EEG preprocessing was conducted using custom MATLAB scripts and the EEGLAB (Delorme & Makeig, 2004) and Fieldtrip (Oostenveld, Fries, Maris, & Schoffelen, 2011) MATLAB toolboxes. EEG data were resampled at 500 Hz, band-pass filtered offline from 1 and 40 Hz to remove signal drifts and line noise, and rereferenced to a common average reference. Horizontal electrooculograms (EOG) were recorded by bipolar external electrodes for the offline detection of ocular artifacts. The potential influence of electromyographic (EMG) activity in the EEG signal was minimized by using the available EEGLAB routines (Delorme & Makeig, 2004). Independent component analysis was used to detect and remove EEG components reflecting eyeblinks (Hoffmann & Falkenstein, 2008). Abnormal spectra epochs that spectral power deviated from the mean by  $\pm 50$  dB in the 0–2 Hz frequency window (useful for catching eye movements) and by +25 or –100 dB in the 20–40 Hz frequency window (useful for detecting muscle activity) were rejected. On average, 2.54% of trials per participant were discarded.

The present experiment was carefully designed following all methodological and data processing recommendations to obtain reliable EEG data under physical exertion (see Pontifex & Hillman, 2008; Thompson, Steffert, Ros, Leach, & Gruzelier, 2008). The signal-to-noise ratio was maximized by (a) choosing stationary cycling with fixed pedaling cadence to minimize movement-related artifacts, (b) testing a sample of well-trained cyclists accustomed to maintain a fixed posture over prolonged periods of time, (c) using active electrodes and a cap fixation system that reduces electrode impedance), (d) using artifact and noise reduction techniques (band-pass filter and rejection of single trials based on spectral power deviation in concrete frequency ranges), and (e) including a control light intensity exercise condition (instead of a nonexercise condition) matched, as much as possible, in terms of movement demands.

#### *Spectral power analysis*

Electrodes presenting abnormal power spectrum were identified via visual inspection and replaced by spherical interpolation. Processed EEG data from each experimental period (warm-up, exercise, cool down) were subsequently segmented to 1-s epochs. The spectral decomposition of each epoch was computed using fast Fourier transform (FFT) applying a symmetric Hamming window, and the obtained power values were averaged across experimental periods.

#### *ERSP analysis*

Task-evoked spectral EEG activity was assessed by computing ERS in epochs extending from  $-500$  ms to  $500$  ms time-locked to stimulus onset for frequencies between  $4$  and  $40$  Hz. Spectral decomposition was performed using sinusoidal wavelets with three cycles at the lowest frequency and increasing by a factor of  $0.8$  with increasing frequency. Power values were normalized with respect to a  $-300$  ms to  $0$  ms prestimulus baseline and transformed into the decibel scale.

### *Statistical analysis*

Spectral power main effects of intensity condition (light intensity, moderate-to-high intensity) were separately tested for significance at each period (warm-up, exercise, cool down). We used a stepwise, cluster-based, nonparametric permutations test (Maris & Oostenveld, 2007; Fieldtrip toolbox) without prior assumptions on any frequency range or area of interest. The algorithm performed a  $t$  test for dependent samples on all individual Electrodes  $\times$  Frequencies Pairs and clustered samples with positive and negative  $t$  values that exceeded a threshold ( $p < 0.05$ , two-tailed) based on spatial and spectral adjacency. These comparisons were performed for each frequency bin of  $1$  Hz and for each electrode. Cluster level statistics were then calculated by taking the sum of the  $t$  values within each cluster. The trials from the two data sets (light intensity, moderate-to-high intensity) were randomly shuffled, and the maximum cluster-level statistic for these new shuffled data sets was calculated. The above procedure was repeated  $5,000$  times to estimate the distribution of maximal cluster-level statistics obtained by chance. The proportion of random partitions that resulted in a larger test statistic than the original one determined the two-tailed Monte Carlo  $p$  value.

In addition, ERS main effects of intensity condition (light intensity, moderate-to-high intensity) for each stimulus (Target 1, Target 2, and standard) were also analyzed by applying the cluster-based permutations test. In order to reduce the possibility that the Type II error rate was inflated by multiple comparisons correction, we grouped data into four frequency bands: theta ( $4$ – $8$  Hz), alpha ( $8$ – $14$  Hz), lower beta ( $14$ – $20$  Hz), and upper beta 1 ( $20$ – $40$  Hz). Note that the time window of interest in target trials was restricted to the first  $300$  ms after target onset in order to avoid an overlap with behavioral responses based on average reaction time (RT). The time window of interest for standard trials was fixed to the first  $500$  ms after the stimulus onset. Behavioral data from both sessions were analyzed using a within-participant factor of intensity condition (light intensity, moderate-to-high intensity) for RT and accuracy (ACC) as dependent variables. All analyses were completed using statistical nonparametric permutation tests with a Monte Carlo approach (Ernst, 2004; Pesarin & Salmaso, 2010).

The EEG and behavioral data are available at the ZENODO repository:

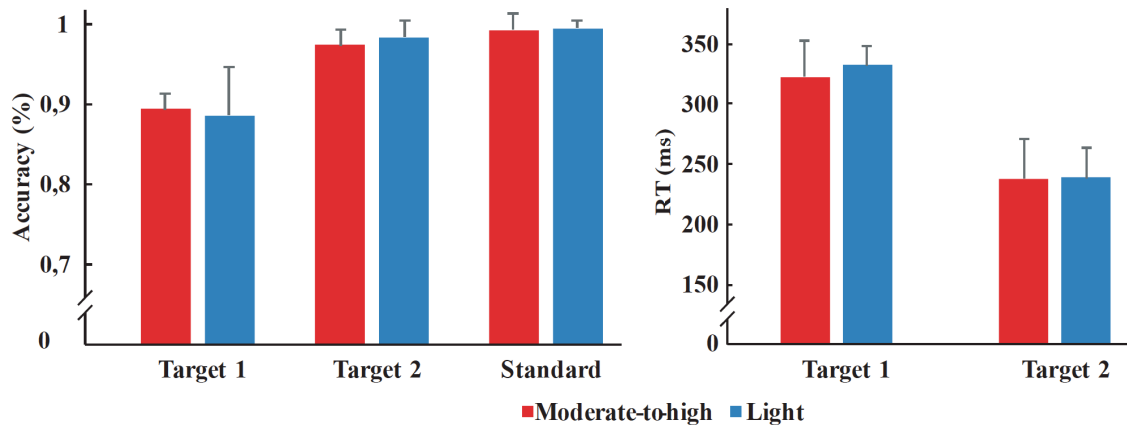
<https://zenodo.org/record/1404656#.W4ZeM5P-jOQ>.

## **Results**

### *Behavioral performance*

Table 1 provides mean and 95% confidence intervals of descriptive exercise-intensity parameters.

The analysis of participants' RTs and ACC (see Figure 4) did not reveal statistically significant differences between intensity conditions (all  $ps > 0.05$ ).

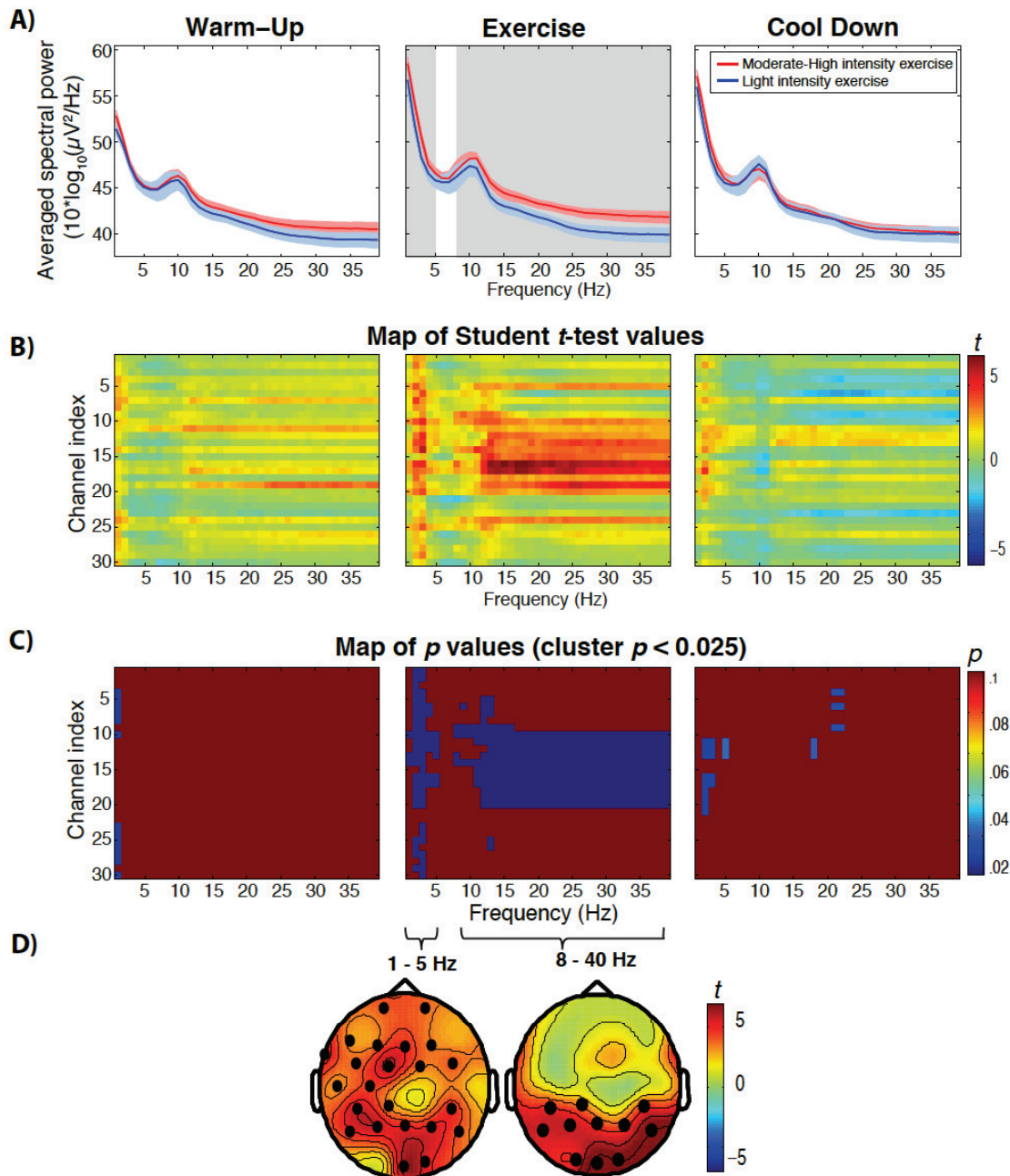


**Figure 4.** Mean and 95% confidence intervals of behavioral performance (accuracy and reaction time) for the moderate-to-high intensity (red) and light intensity conditions (blue). The analysis of accuracy and RT for standard, Target 1, and Target 2 stimuli did not yield significant differences.

### *Spectral power analysis*

The analysis of tonic spectral power showed a significant difference between intensity conditions for the exercise period (all  $ps < 0.025$ ). The cluster-based permutation tests revealed differences between intensity conditions in low frequencies (1–5 Hz), cluster  $p < 0.001$  (28 electrodes), and also in fast frequencies (8–40 Hz), cluster  $p = 0.02$  (18 electrodes). The analysis showed an overall increase in the power of frequencies during the moderate-to-high intensity exercise period in comparison to light intensity (see Figure 5). There were no statistically significant between-conditions differences in warm-up and cool down periods (all cluster  $ps \geq .1$ ).



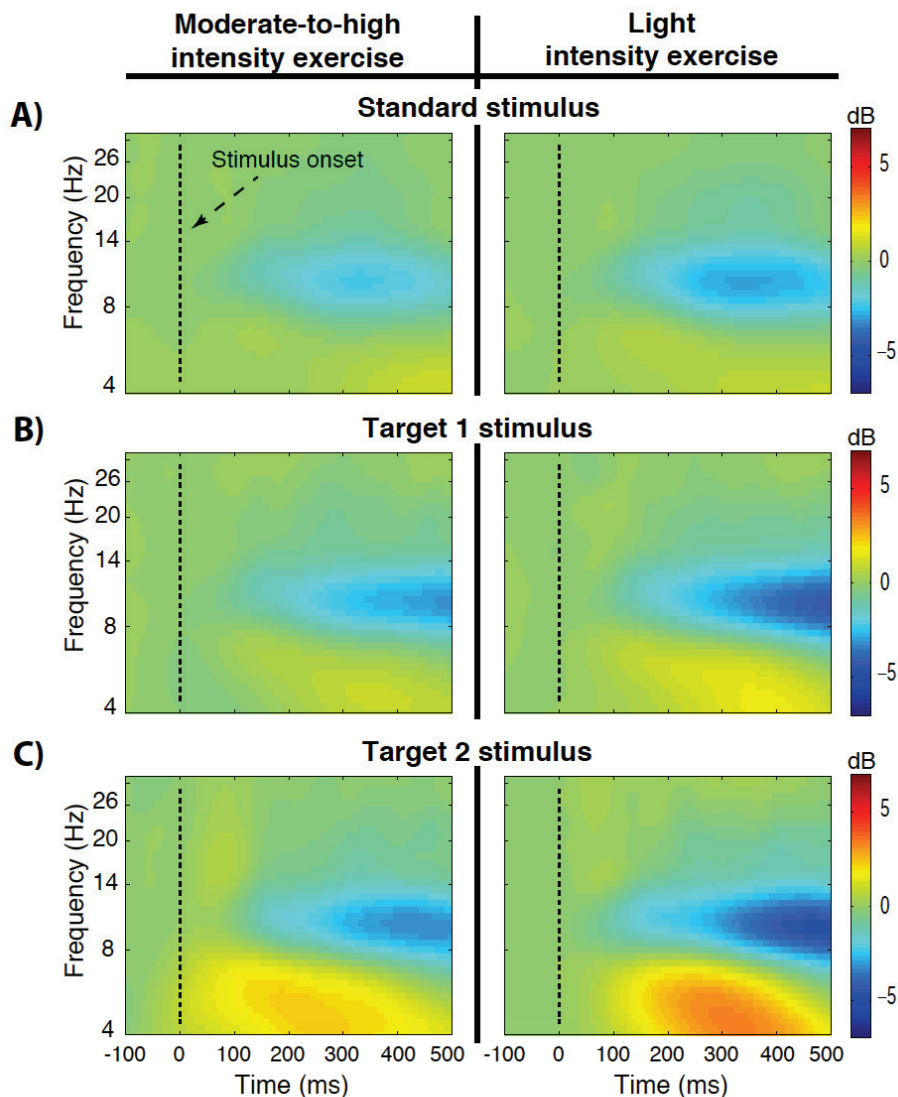


**Figure 5. Modulation of brain power spectrum as a function of exercise intensity.** (a) Differences in the averaged EEG power spectrum across subjects between moderate-to-high intensity (red) and light intensity (blue) exercise at the three experimental periods. Red and blue shaded areas represent 95% confidence intervals. Statistically significant differences are marked by gray area. During exercise, the overall power of the entire frequency spectrum, with exception of the theta range, was higher during moderate-to-high intensity exercise compared to light intensity exercise. (b) Parametric paired  $t$ -test maps comparing the relative power across frequency bands (x axes) and channels (y axes) during moderate-to-high intensity and light intensity exercise (blue: decreases; red: increases). (c) Each image illustrates the statistical significance ( $p$  values) of the  $t$  maps depicting only the significant clusters with  $p < 0.025$ . (d) Topographies depict  $t$ -test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization during moderate-to-high exercise and the increase in high frequencies in parieto-occipital areas during moderate-to-high exercise. No significant between-intensity differences were found at warm-up and cool down.

### ERSP analysis

Figure 6 shows the time-locked oscillatory activity of the oddball task during both exercise periods. The analysis of the ERSP revealed a significant difference between

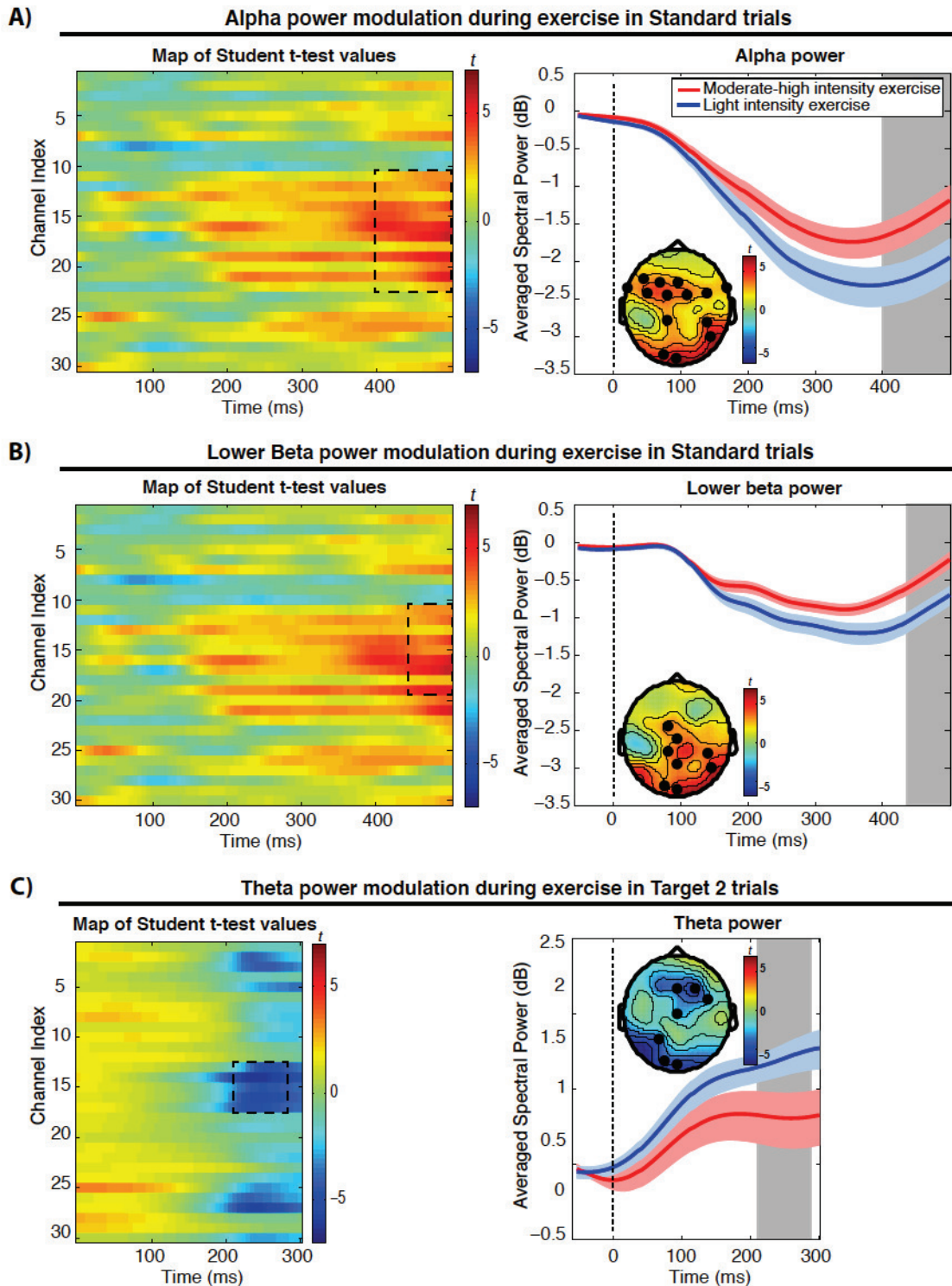
intensity conditions for standard trials in alpha and lower beta bands and for the Target 2 trials in theta band (all  $ps < 0.025$ ). The cluster-based permutation tests revealed differences between intensity conditions in the alpha band (8–14 Hz) in the latency range from 400 to 500 ms poststimulus, cluster  $p < 0.013$  (16 electrodes), showing a higher alpha spectral power (or lower power suppression) during moderate-to-high intensity exercise compared to light intensity (see Figure 7a). The analysis also revealed differences between intensity conditions in the lower beta band (14–20 Hz) in the latency range from 450 to 500 ms poststimulus, cluster  $p < 0.017$  (8 electrodes), showing a higher spectral power (or lower power suppression) in the moderate-to-high intensity condition than in the light intensity condition (see Figure 7b).



**Figure 6. Event-related spectral perturbation of oddball task during exercise.** Time-locked spectral power averaged across all channels during moderate-to-high intensity (left) and light intensity (right) exercise for all stimuli (standard, Target 1, Target 2). Each panel illustrates time–frequency power across time (x axes) and frequency (y axes) during moderate intensity and light intensity exercise (blue: decreases; red: increases).

The analysis of Target 2 trials showed significant differences between intensity conditions in theta band (4–8 Hz) in the latency range from 230 to 270 ms poststimulus, cluster  $p < 0.008$  (seven electrodes). Target 2 trials (red squares) during moderate-to-high

intensity exercise condition evoked lesser theta power than during light intensity exercise condition (see Figure 7c). The analysis of the other frequency bands for Target 1, Target 2, and standard trials did not yield significant differences (all  $ps \geq 0.05$ ).



**Figure 7. Event-related spectral perturbation significant main differences as a function of intensity condition.** (a) Alpha frequency band parametric paired t-test maps comparing the averaged spectral power across subjects over time (x axes) and frequency (y axes) during moderate-to-high intensity and light intensity exercise in standard trials. The enclosed areas denote significant cluster of channels and time with  $p < 0.025$ . Right panel shows alpha power across time at the occipital-parietal cluster in standard trials. Shaded area represents the latency range where significant differences between intensity conditions were found. Red and blue shaded areas represent 95% confidence intervals. The topography depicts

the *t*-test distribution across surface localizations, showing the spatial characteristics of the lower power suppression of alpha during moderate-to-high exercise compared to light intensity exercise condition. (b) Parametric paired *t*-test maps comparison between moderate-to-high exercise and light exercise in lower beta frequency band to standard trials. Right panel shows the lower power suppression of beta during moderate-to-high exercise compared to the light intensity exercise condition across time at the parieto-occipital cluster in standard trials. (c) Theta frequency band parametric paired *t*-test maps comparing moderate-to-high intensity and light intensity exercise in Target 2 trials. Right panel shows theta power across time at the globally localized cluster in Target 2 trials, revealing the spatial characteristics of the lower power increase of theta during moderate-to-high exercise compared to the light intensity exercise condition. The time window of interest in target trials was restricted to the first 300 ms in order to avoid neural activity overlapping with behavioral responses

## Discussion

The present study investigated oscillatory brain activity during a single bout of aerobic exercise (cycling) at 80% of the maximum aerobic capacity compared to a light intensity exercise (control) session, while participants performed a visual oddball task. We found that acute exercise at moderate-to-high intensity induced a complex brain activity pattern at the tonic and transient (event-related) level, which was characterized by a higher spectral power across the entire EEG frequency spectrum, with the exception of the theta frequency range, compared to light intensity exercise. Interestingly, the heightened spectral power activity during moderate-to-high intensity exercise was accompanied by a lesser power suppression of alpha and lower beta bands time-locked to the standard stimuli and a lesser power increase of the theta band to the more salient target, compared to the light intensity exercise.

The overall power increase across the frequency spectrum during moderate-to-high intensity exercise compared to light intensity is in line with previous research (Ciria et al., 2018; Crabbe & Dishman, 2004). Indeed, the only meta-analysis to date that has addressed this issue (Crabbe & Dishman, 2004) found no evidence of the selective effect of exercise on the alpha frequency band at frontal locations suggested by previous empirical research (Boutcher, 1993; Kubitz & Pothakos, 1997; Petruzzello, Hall, & Ekkekakis, 2001; Petruzzello et al., 1991). Here, the between-intensity differences were not specific to brain location in slow frequencies, while in faster frequencies the differences arose from parieto-occipital sites. These results partially contradict previous studies that have shown changes in oscillatory brain activity during exercise localized in anterior sites (Bailey, Hall, Folger, & Miller, 2008; Kubitz & Pothakos, 1997).

Several studies have suggested that the theta frequency band is selectively enhanced by the presentation of novel stimuli, linking it to the orienting responses associated with novelty processing (Demiralp, Ademoglu, Comerchero, & Polich, 2001; Demiralp, Ademoglu, Istefanopoulos, Başar-Eroglu, & Başar, 2001). Moreover, alpha activity suppression has been associated with cognitive engagement to the task (Jensen & Mazaheri, 2010; Klimesch, Sauseng, & Hanslmayr, 2007) during oddball paradigms (Yordanova & Kolev, 1998; Yordanova, Kolev, & Polich, 2001). Thus, the present theta and alpha results could well reveal an enhanced ability to attend to relevant external stimuli during moderate-to-high intensity exercise that was not captured by the behavioral index of performance (e.g., due to a ceiling effect). On the contrary, they could simply reflect neural changes that were not related to sustained attention and/or acute exercise. Even if our study was designed to tax sustained attention, the lack of behavioral differences makes any interpretation highly speculative. In any case, the reduced theta power to Target 2 trials (the more salient stimuli) and the lower suppression of alpha to the standard trials, together with the lower beta power during the moderate-to-high intensity exercise session when compared to the light intensity session, suggest that the



effect of acute exercise over stimulus processing cannot be explained as a mere overall increase of oscillatory brain activity.

Electrocortical activity under physical exertion is often contaminated by artifacts of noncerebral origin (breathing, heart rate, sweating, increased movement, etc.). Higher intensity exercise could therefore result in a lower signal-to-noise ratio. However, the present experiment was carefully designed following all methodological and data processing recommendations to obtain reliable EEG data under physical exertion (see Pontifex & Hillman, 2008; Thompson et al., 2008). These practical aspects of EEG recording, along with the increasingly sophisticated recording systems, have demonstrated the offer of a promising means for minimizing, if perhaps not entirely eradicating, the issues with movement-related EEG artifacts (e.g., Brümmer, Schneider, Strüder, & Askew, 2011; Ciria et al., 2018; Holgado et al., 2018; Ludyga, Gronwald, & Hottenrott, 2016; Schmidt-Kassow et al., 2013; Schneider, Brümmer, Abel, Askew, & Strüder, 2009). In addition, the choice of a light intensity exercise condition as a control condition (instead of a nonexercise condition) offers a proper means of matching, as much as possible, both conditions in terms of motion-related artifacts, but also in terms of dualtask demands. If we assume that movement coordination is a cognitive task in itself with its own load and specific requirements for attentional resources allocation (e.g., Walsh, 2014), a different exercise intensity would imply a different cognitive load. However, a control condition involving quite similar coordination demands (in our case, pedaling at low intensity) is essential to interpreting posterior cognitive benefits as induced by physical exertion alone, minimizing the possible confound of prior engagement in motor coordination. Interestingly, although the moderate-to-high intensity exercise could imply higher demands, the ERSP results showed a lower event-related brain oscillatory activity in comparison to the light intensity exercise. Therefore, we believe that any variation in brain function was due to the physiological changes induced by the particular exercise intensity.

Exercising elicits a wide set of physiological changes such as increases in core temperature, cortical blood flow, heart rate, and catecholamine concentration (McMorris & Hale, 2015), which have generally been recognized as a potential mechanism underlying the effect of acute exercise on brain function. Interestingly, we found a higher global increase of oscillatory brain activity during the moderate-to-high intensity session than the light intensity session. This latter result is consistent with recent accounts that have linked acute exercise to enhanced activation/arousal (that relates to the overall activation/excitability of cortical neurons; Enders et al., 2016; Langner & Eickhoff, 2013; Oken, Salinsky, & Elsas, 2006). However, the ERSP results in our study suggest that the effect of acute exercise cannot be explained as an overall increase of oscillatory brain activity but to a task-specific brain function during exercise (at moderate-to-high intensity).

To conclude, the present study contributes to the understanding of brain dynamics during acute exercise demanding both the monitoring of internal and external inputs, possibly one of the most challenging behaviors.

### **Acknowledgments**

This work was supported by a research grant from the Ministerio de Economía y Competitividad (PSI2013- 46385-P) to D.S. and a predoctoral grant from the Ministerio de Economía y Competitividad (BES-2014-069050) to L.F.C. P.C.I. acknowledges support from W. M. Keck Foundation, and the Office of Naval Research (ONR grant No. 000141010078). The funders had no role in study design, data collection and analysis,

decision to publish, or preparation of the manuscript. We thank all the participants who took part in the experiment.

## References

- Ashkenazy, Y., Hausdorff, J. M., Ivanov, P. C., & Stanley, H. E. (2002). A stochastic model of human gait dynamics. *Physica A: Statistical Mechanics and Its Applications*, 316(1), 662–670. [https://doi.org/10.1016/S0378-4371\(02\)01453-X](https://doi.org/10.1016/S0378-4371(02)01453-X)
- Bailey, S. P., Hall, E. E., Folger, S. E., & Miller, P. C. (2008). Changes in EEG during graded exercise on a recumbent cycle ergometer. *Journal of Sports Science & Medicine*, 7(4), 505–511.
- Baillet, M., Dilharreguy, B., Pérès, K., Dartigues, J.-F., Mayo, W., & Catheline, G. (2017). Activity/rest cycle and disturbances of structural backbone of cerebral networks in aging. *NeuroImage*, 146, 814–820. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.09.051>
- Boutcher, S. (1993). Emotion and aerobic exercise. In R. N. Singer, M. Murphy, & L. K. Tennant (Eds.), *Handbook of research on sport psychology* (pp. 799–814). New York, NY: Macmillan.
- Brisswalter, J., Collardeau, M., & René, A. (2002). Effects of acute physical exercise characteristics on cognitive performance. *Sports Medicine*, 32(9), 555–566. <https://doi.org/10.2165/00007256-200232090-00002>
- Brümmer, V., Schneider, S., Strüder, H. K., & Askew, C. D. (2011). Primary motor cortex activity is elevated with incremental exercise intensity. *Neuroscience*, 181, 150–162. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2011.02.006>
- Bullock, T., Cecotti, H., & Giesbrecht, B. (2015). Multiple stages of information processing are modulated during acute bouts of exercise. *Neuroscience*, 307, 138–150. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.08.046>
- Chang, Y.-K., Chu, C.-H., Wang, C.-C., Song, T.-F., & Wei, G.-X. (2015). Effect of acute exercise and cardiovascular fitness on cognitive function: An event-related cortical desynchronization study. *Psychophysiology*, 52(3), 342–351. <https://doi.org/10.1111/psyp.12364>
- Chang, Y.-K., & Etnier, J. L. (2009). Exploring the dose-response relationship between resistance exercise intensity and cognitive function. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, 31(5), 640–656. <https://doi.org/10.1123/jsep.31.5.640>
- Chang, Y. K., Labban, J. D., Gapin, J. I., & Etnier, J. L. (2012). The effects of acute exercise on cognitive performance: A meta-analysis. *Brain Research*, 1453, 87–101. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2012.02.068>
- Chmura, J., Kryzstofiak, H., Ziemba, A. W., Nazar, K., & Kaciuba-Uścilko, H. (1997). Psychomotor performance during prolonged exercise above and below the blood lactate threshold. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 77(1–2), 77–80. <https://doi.org/10.1007/s004210050303>
- Ciria, L. F., Perakakis, P., Luque-Casado, A., & Sanabria, D. (2018). Physical exercise increases overall brain oscillatory activity but does not influence inhibitory control in young adults. *NeuroImage*, 181, 203–210. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.07.009>
- Clayton, M. S., Yeung, N., & Cohen Kadosh, R. (2015). The roles of cortical oscillations in sustained attention. *Trends in Cognitive Sciences*, 19(4), 188–195. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.02.004>

- Crabbe, J. B., & Dishman, R. K. (2004). Brain electrocortical activity during and after exercise: A quantitative synthesis. *Psychophysiology*, 41(4), 563–574. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2004.00176.x>
- Delorme, A., & Makeig, S. (2004). EEGLAB: An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134(1), 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>
- Demiralp, T., Ademoglu, A., Comerchero, M., & Polich, J. (2001). Wavelet analysis of P3a and P3b. *Brain Topography*, 13(4), 251–267. <https://doi.org/10.1023/A:1011102628306>
- Demiralp, T., Ademoglu, A., Istefanopulos, Y., Başar-Eroglu, C., & Başar, E. (2001). Wavelet analysis of oddball P300. *International Journal of Psychophysiology*, 39(2), 221–227. [https://doi.org/10.1016/S0167-8760\(00\)00143-4](https://doi.org/10.1016/S0167-8760(00)00143-4)
- Dietrich, A. (2006). Transient hypofrontality as a mechanism for the psychological effects of exercise. *Psychiatry Research*, 145(1), 79–83. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2005.07.033>
- Enders, H., Cortese, F., Maurer, C., Baltich, J., Protzner, A. B., & Nigg, B. M. (2016). Changes in cortical activity measured with EEG during a high-intensity cycling exercise. *Journal of Neurophysiology*, 115(1), 379–388. <https://doi.org/10.1152/jn.00497.2015>
- Ernst, M. D. (2004). Permutation methods: A basis for exact inference. *Statistical Science*, 19(4), 676–685. <https://doi.org/10.1214/088342304000000396>
- González-Fernández, F., Etnier, J. L., Zabala, M., & Sanabria, D. (2017). Vigilance performance during acute exercise. *International Journal of Sport Psychology*, 48(4), 435–447. <https://doi.org/10.7352/IJSP2017.48.435>
- Grego, F., Vallier, J.-M., Collardeau, M., Bermon, S., Ferrari, P., Candito, M., ... Brisswalter, J. (2004). Effects of long duration exercise on cognitive function, blood glucose, and counterregulatory hormones in male cyclists. *Neuroscience Letters*, 364(2), 76–80. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2004.03.085>
- Gwin, J. T., Gramann, K., Makeig, S., & Ferris, D. P. (2010). Removal of movement artifact from high-density EEG recorded during walking and running. *Journal of Neurophysiology*, 103(6), 3526–3534. <https://doi.org/10.1152/jn.00105.2010>
- Hillman, C. H., Kamijo, K., & Pontifex, M. B. (2012). The relation of ERP indices of exercise to brain health and cognition. In H. Boecker, C. H. Hillman, L. Scheef, & H. K. Strüder (Eds.), *Functional neuroimaging in exercise and sport sciences* (pp. 419–446). New York, NY: Springer. Retrieved from [http://link.springer.com/10.1007/978-1-4614-3293-7\\_18](http://link.springer.com/10.1007/978-1-4614-3293-7_18)
- Hillman, C. H., Pontifex, M. B., & Themanson, J. R. (2009). Acute aerobic exercise effects on event-related brain potentials. *Exercise and Cognitive Function*, 8, 161–178.
- Hoffmann, S., & Falkenstein, M. (2008). The correction of eye blink artefacts in the EEG: A comparison of two prominent methods. *PLoS ONE*, 3(8), e3004. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003004>
- Holgado, D., Zandonai, T., Zabala, M., Hopker, J., Perakakis, P., Luque-Casado, A., Ciria, L.F., Guerra-Hernández, E., & Sanabria, D. (2018). Tramadol effects on physical performance and sustained attention during a 20-min indoor cycling



- time-trial: A randomised controlled trial. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 21(7), 654–660. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2017.10.032>
- Ivanov, P. C., Hu, K., Hilton, M. F., Shea, S. A., & Stanley, H. E. (2007). Endogenous circadian rhythm in human motor activity uncoupled from circadian influences on cardiac dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20702–20707. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709957104>
  - Jensen, O., & Mazaheri, A. (2010). Shaping functional architecture by oscillatory alpha activity: Gating by inhibition. *Frontiers in Human Neuroscience*, 4. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2010.00186>
  - Johansen-Berg, H., & Duzel, E. (2016). Neuroplasticity: Effects of physical and cognitive activity on brain structure and function. *NeuroImage*, 131, 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.03.081>
  - Karasik, R., Sapir, N., Ashkenazy, Y., Ivanov, P. C., Dvir, I., Lavie, P., & Havlin, S. (2002). Correlation differences in heartbeat fluctuations during rest and exercise. *Physical Review E*, 66(6), 062902. <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.66.062902>
  - Kayser, B. (2003). Exercise starts and ends in the brain. *European Journal of Applied Physiology*, 90(3–4), 411–419. <https://doi.org/10.1007/s00421-003-0902-7>
  - Klimesch, W., Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition-timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 53(1), 63–88. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.06.003>
  - Klimesch, W., Sauseng, P., Hanslmayr, S., Gruber, W., & Freunberger, R. (2007). Event-related phase reorganization may explain evoked neural dynamics. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 31(7), 1003–1016. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.03.005>
  - Kubitz, K. A., & Pothakos, K. (1997). Does aerobic exercise decrease brain activation? *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 19(3), 291–301. <https://doi.org/10.1123/jsep.19.3.291>
  - Langner, R., & Eickhoff, S. B. (2013). Sustaining attention to simple tasks: A meta-analytic review of the neural mechanisms of vigilant attention. *Psychological Bulletin*, 139(4), 870–900. <https://doi.org/10.1037/a0030694>
  - Lattari, E., Portugal, E., Moraes, H., Machado, S. M., Santos, T., & Deslandes, C. A. (2014). Acute effects of exercise on mood and EEG activity in healthy young subjects: A systematic review. *CNS & Neurological Disorders-Drug Targets*, 13(6), 972–980. <https://doi.org/10.2174/1871527313666140612125418>
  - Ludyga, S., Gronwald, T., & Hottenrott, K. (2016). Effects of high vs. low cadence training on cyclists' brain cortical activity during exercise. *Journal of Science and Medicine in Sport*, 19(4), 342–347. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2015.04.003>
  - Maris, E., & Oostenveld, R. (2007). Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *Journal of Neuroscience Methods*, 164(1), 177–190. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024>
  - McArdle, W. D., Katch, F. I., & Katch, V. L. (2010). *Exercise Physiology: Nutrition, Energy, and Human Performance*. Philadelphia, PA: Lippincott Williams & Wilkins.
  - McMorris, T., & Hale, B. J. (2015). Is there an acute exercise-induced physiological/biochemical threshold which triggers increased speed of cognitive

- functioning? A meta-analytic investigation. *Journal of Sport and Health Science*, 4(1), 4–13. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2014.08.003>
- Oken, B. S., Salinsky, M. C., & Elsas, S. M. (2006). Vigilance, alertness, or sustained attention: Physiological basis and measurement. *Clinical Neurophysiology*, 117(9), 1885–1901. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.01.017>
  - Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., & Schoffelen, J.-M. (2011). FieldTrip: Open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data. *Computational Intelligence and Neuroscience*, 2011, 1–9. <https://doi.org/10.1155/2011/156869>
  - Parasuraman, R., & Mouloua, M. (1987). Interaction of signal discriminability and task type in vigilance decrement. *Perception & Psychophysics*, 41(1), 17–22. <https://doi.org/10.3758/BF03208208>
  - Pesarin, F., & Salmaso, L. (2010). The permutation testing approach: A review. *Statistica*, 70(4), 481.
  - Petruzzello, S. J., Hall, E. E., & Ekkekakis, P. (2001). Regional brain activation as a biological marker of affective responsivity to acute exercise: Influence of fitness. *Psychophysiology*, 38(1), 99–106. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3810099>
  - Petruzzello, S. J., Landers, D. M., Hatfield, B. D., Kubitz, K. A., & Salazar, W. (1991). A meta-analysis on the anxiety-reducing effects of acute and chronic exercise: Outcomes and mechanisms. *Sports Medicine*, 11(3), 143–182. <https://doi.org/10.2165/00007256-199111030-00002>
  - Pfurtscheller, G. (1992). Event-related synchronization (ERS): An electrophysiological correlate of cortical areas at rest. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 83(1), 62–69. [https://doi.org/10.1016/0013-4694\(92\)90133-3](https://doi.org/10.1016/0013-4694(92)90133-3)
  - Pfurtscheller, G., & Aranibar, A. (1977). Event-related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 42(6), 817–826.
  - Pontifex, M. B., & Hillman, C. H. (2008). Neuroelectric measurement of cognition during aerobic exercise. *Methods*, 45(4), 271–278. <https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2008.04.003>
  - Sarter, M., Givens, B., & Bruno, J. P. (2001). The cognitive neuroscience of sustained attention: Where top-down meets bottom-up. *Brain Research Reviews*, 35(2), 146–160. [https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(01\)00044-3](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(01)00044-3)
  - Sawaki, R., & Katayama, J. I. (2007). Difficulty of discrimination modulates attentional capture for deviant information. *Psychophysiology*, 44(3), 374–382. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2007.00506.x>
  - Schmidt-Kassow, M., Heinemann, L. V., Abel, C., & Kaiser, J. (2013). Auditory–motor synchronization facilitates attention allocation. *NeuroImage*, 82, 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.05.111>
  - Schneider, S., Brümmer, V., Abel, T., Askew, C. D., & Strüder, H. K. (2009). Changes in brain cortical activity measured by EEG are related to individual exercise preferences. *Physiology & Behavior*, 98(4), 447–452. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2009.07.010>
  - Thompson, T., Steffert, T., Ros, T., Leach, J., & Gruzelier, J. (2008). EEG applications for sport and performance. *Methods*, 45(4), 279–288. <https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2008.07.006>

- Verburgh, L., Konigs, M., Scherder, E. J. A., & Oosterlaan, J. (2014). Physical exercise and executive functions in preadolescent children, adolescents and young adults: A meta-analysis. *British Journal of Sports Medicine*, 48(12), 973–979. <https://doi.org/10.1136/bjsports-2012-091441>
- Walsh, V. (2014). Is sport the brain's biggest challenge? *Current Biology*, 24(18), R859–R860. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.08.003>
- Yagi, Y., Coburn, K. L., Estes, K. M., & Arruda, J. E. (1999). Effects of aerobic exercise and gender on visual and auditory P300, reaction time, and accuracy. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 80(5), 402–408. <https://doi.org/10.1007/s004210050611>
- Yordanova, J., & Kolev, V. (1998). Event-related alpha oscillations are functionally associated with P300 during information processing. *NeuroReport*, 9(14), 3159–3164. <https://doi.org/10.1097/00001756-199810050-00007>
- Yordanova, J., Kolev, V., & Polich, J. (2001). P300 and alpha event-related desynchronization (ERD). *Psychophysiology*, 38(1), 143–152. <https://doi.org/10.1111/1469-8986.3810143>

---

## CAPÍTULO V. Study 2

**Physical exercise increases overall brain oscillatory activity but does not influence inhibitory control in young adults**

---

**The content of this chapter has been published as:**

**Ciria, L. F., Perakakis, P., Luque-Casado, A., & Sanabria, D. (2018).** Physical exercise increases overall brain oscillatory activity but does not influence inhibitory control in young adults. *NeuroImage*, *181*, 203-210.

<https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.07.009>

## **Abstract**

Extant evidence suggests that acute exercise triggers a tonic power increase in the alpha frequency band at frontal locations, which has been linked to benefits in cognitive function. However, recent literature has questioned such a selective effect on a particular frequency band, indicating a rather overall power increase across the entire frequency spectrum. Moreover, the nature of task-evoked oscillatory brain activity associated to inhibitory control after exercising, and the duration of the exercise effect, are not yet clear. Here, we investigate, for the first, time steady state oscillatory brain activity during and following an acute bout of aerobic exercise at two different exercise intensities (moderate-to-high and light), by means of a data-driven cluster-based approach to describe the spatio-temporal distribution of exercise-induced effects on brain function without prior assumptions on any frequency range or site of interest. We also assess the transient oscillatory brain activity elicited by stimulus presentation, as well as behavioural performance, in two inhibitory control (flanker) tasks, one performed after a short delay following the physical exercise and another completed after a rest period of 15' post-exercise to explore the time course of exercise-induced changes on brain function and cognitive performance. The results show that oscillatory brain activity increases during exercise compared to the resting state, and that this increase is higher during the moderate-to-high intensity exercise with respect to the light intensity exercise. In addition, our results show that the global pattern of increased oscillatory brain activity is not specific to any concrete surface localization in slow frequencies, while in faster frequencies this effect is located in parieto-occipital sites. Notably, the exercise-induced increase in oscillatory brain activity disappears immediately after the end of the exercise bout. Neither transient (event-related) oscillatory activity, nor behavioural performance during the flanker tasks following exercise showed significant between-intensity differences. The present findings help elucidate the effect of physical exercise on oscillatory brain activity and challenge previous research suggesting improved inhibitory control following moderate-to-high acute exercise.

## Introduction

Inhibitory control seems to benefit from a previous acute bout of exercising (e.g., cycling or running) at a moderate-to-high intensity (Davranche and McMorris, 2009). This effect has been associated with increased neural efficiency as a function of the exercise demands (Erickson et al., 2015). However, the neurophysiological pathways by which exercise exerts its beneficial effect on cognition remain unclear. In particular, there is scant evidence on the exact effect of exercise on brain oscillations and their possible mediation in enhancing cognitive performance. To address these issues, here we investigate oscillatory brain activity during an acute 30' bout of moderate-to-high aerobic exercise, as well as its impact on subsequent inhibitory control.

Previous research on brain dynamics under physical effort has reported a selective tonic power increase in the alpha frequency band in anterior sites (Kubitz and Pothakos, 1997; Boutcher, 1993; Petruzzello et al., 1991), which was linked to the beneficial effects of acute exercise on mood (Lattari et al., 2014; Boutcher, 1993; Petruzzello et al., 1991) and cognitive function (Chang et al., 2015; Dietrich, 2006). Accumulating evidence, however, points to an overall power increase across the entire EEG frequency spectrum (Ciria et al., 2017; Crabbe and Dishman, 2004), which does not seem to be specific to any particular frequency band or brain location. In fact, the potential exercise-induced effect on other EEG frequency bands and scalp localizations remains poorly understood. To our knowledge, no study so far has attempted to adequately address this crucial issue by applying a data-driven cluster-based analysis (bottom-up, without prior assumptions on any frequency range or site of interest).

Regarding exercise-induced changes in event-related brain oscillatory activity, even less is known. To date, the only study investigating this issue (Chang et al., 2015) reported that improved cognitive performance was accompanied by a greater target-evoked decrement of alpha frequency power during a Stroop task. This effect was observed within the first 15' after the cessation of the exercise (between 50% and 60% of the heart rate reserve) relative to a control (reading) condition in old adults. The authors concluded that acute exercise may provide neural resources for attentional investment and top-down processes to facilitate cognition. These results are in line with previous meta-analyses (Verburgh et al., 2014; Chang et al., 2012; Lambourne and Tomporowski, 2010) pointing to moderate-to-high acute exercise (between the 60% and 80%  $\text{VO}_{2\text{max}}$ ) during more than 20' as the key intensity and duration to induce cognitive enhancement (particularly in executive processing) between 10 and 20' after the end of the exercise. However, the study by Chang et al., 2015 was restricted to the alpha frequency band at frontal locations. Once again, a stepwise cluster-based analysis will provide novel and complementary information for a deeper understanding of the transient exercise-induced changes in event-related brain oscillatory activity.

The present study was therefore designed to investigate the following open questions: 1) does exercise produce an overall increase of the entire EEG frequency spectrum or is the effect localized at specific frequency bands and electrode sites? 2) does moderate-to-high aerobic exercise exert a positive effect on the behavioural performance at an inhibitory control task delivered after the cessation of the exercise? 3) is this positive effect accompanied by specific transient, event-related modulations of particular brain rhythms? 4) for how long do the exercise-induced cognitive benefits last after the termination of the exercise?

To this aim, we compared the oscillatory brain activity (by means of a stepwise cluster-based analysis) of a set of healthy young adults during two acute bouts of aerobic exercise (cycling) at different intensities (in two separate experimental sessions), corresponding to the 80% and 20% of their ventilatory anaerobic threshold (VAT), during



30'. The 20% condition was included as the light intensity exercise baseline condition (instead of a rest non-exercise condition) to match conditions in terms of movement. Further, to explore the time course of exercise-induced changes on brain function and cognitive performance, we included two inhibitory control (flanker; Eriksen and Eriksen (1974) tasks. One was performed within the first 10–20' after exercise cessation, where the largest effects of moderate-to-high acute exercise are expected according to previous meta-analytical reviews (Verburgh et al., 2014; Chang et al., 2012; Lambourne and Tomporowski, 2010). The second flanker task was delivered following a 15' resting period after the first task. Based on prior empirical evidence (Ciria et al., 2017; Crabbe and Dishman, 2004) we should expect a higher power increase across the entire EEG frequency spectrum during moderate-to-high intensity exercise with respect to the light intensity exercise and rest. Further, we should expect a higher cognitive performance and a distinctive oscillatory brain activity pattern of (task relevant) stimulus processing in the first flanker task, while no prior assumptions can be made regarding between-intensity differences in the second flanker task.

## **Method**

### *Participants*

We recruited 20 young males (19–32 years old, average age 23.8 years old) from the University of Granada (Spain). All participants met the inclusion criteria of normal or corrected to normal vision, reported no neurological, cardiovascular or musculoskeletal disorders, were taking no medication and reporting less than 3 h of moderate exercise per week. Participants were required to maintain regular sleep-wake cycle for at least one day before each experimental session and to abstain from stimulating beverages or any intense exercise 24 h before each session. From the 20 participants, one was excluded from the analyses because he did not attend to the last experimental session and another one because of technical issues. Thus, only data from the remaining 18 participants are reported. All subjects gave written informed consent before the study and received 20 euros for their participation. The protocol was approved in accordance with both the ethical guidelines of the University of Granada and the Declaration of Helsinki of 1964.

### *Apparatus and materials*

All participants were fitted with a Polar RS800 CX monitor (Polar Electro Oy, Kempele, Finland) to record their heart rate (HR) during the incremental exercise test. We used a ViaSprint 150 P cycle ergometer (Ergoline GmbH, Germany) to induce physical effort and to obtain power values, and a JAEGER Master Screen gas analyser (CareFusion GmbH, Germany) to provide a measure of gas exchange during the effort test. Flanker task stimuli were presented on a 21-inch BENQ screen maintaining a fixed distance of 100 cm between the head of the participants and the center of the screen. E-Prime software (Psychology Software Tools, Pittsburgh, PA, USA) was used for stimulus presentation and behavioural data collection.

### *VAT determination test*

Participants came to the laboratory, one week before the first experimental session to provide the informed consent, complete an anthropometric evaluation (height, weight and body mass index) and to familiarize with the cycle-ergometer and the cognitive task. Subsequently, they performed an incremental cycle-ergometer test to obtain their VAT which was used in the experimental sessions to adjust the exercise intensity individually. The incremental effort test started with a 3' warm-up at 30 Watts (W), with the power output increasing 10W every minute. Each participant set his preferred cadence (between



60 and 90 rpm • min<sup>-1</sup>) during the warm-up period and was asked to maintain this cadence during the entire protocol. The test began at 60W and was followed by an incremental protocol of 30W every 3'. Each step of the incremental protocol consisted of 2' of stabilized load and 1 min of progressive load increase (5W every 10''). The oxygen uptake (VO<sub>2</sub> ml • min<sup>-1</sup> • kg<sup>-1</sup>), respiratory exchange ratio (RER; i.e., CO<sub>2</sub> production • O<sub>2</sub> consumption<sup>-1</sup>), relative power output (W • Kg<sup>-1</sup>) and heart rate (bpm) were continuously recorded throughout the test. VAT is considered to be a sensitive measure for evaluating aerobic fitness and cardiorespiratory endurance performance (Londeree, 1997; Wasserman, 1984). It was defined as the VO<sub>2</sub> at the time when RER exceeded the cut-off value of 1.0 (Davis et al., 1976; Yeh et al., 1983) and did not drop below that level during the 2' constant load period or during the next load step, never reaching the 1.1 RER (See Luque-Casado et al., 2013; Luque-Casado et al., 2016a; Luque-Casado et al., 2016b, for a similar protocol). The submaximal cardiorespiratory fitness test ended once the VAT was reached.

### Procedure

Participants completed two counterbalanced experimental sessions of approximately 120' each. Sessions were scheduled on different days allowing a time interval of 48–72 h between them to avoid possible fatigue and/or training effects. In each experimental session (see Figure 8), participants were prepared for the EEG recordings before a 15' resting state period sitting in a comfortable chair with closed eyes. Subsequently, they performed 10' warm-up on a cycle-ergometer at a power load of 20% of their individual VO<sub>2</sub> VAT, following by 30' exercise at 80% (moderate-intensity exercise session) or at 20% (light intensity exercise session) of their VO<sub>2</sub> VAT (see Table 1). Upon completion of the exercise, a 10' cool down period at 20% VO<sub>2</sub> VAT of intensity followed. Each participant set his preferred cadence (between 60 and 90 rpm • min<sup>-1</sup>) before the warm-up and was asked to maintain this cadence throughout the session in order to match conditions in terms of dual-task demands. Later, participants waited sitting in a comfortable chair until their heart rate returned to within their 130% of heart rate at rest (average waiting time 5' 44''). The first flanker task was then performed for 60', followed by a 15' resting period with closed eyes. Finally, they again completed the 6' flanker task.

	Resting 1	Warm-Up (20% VO <sub>2max</sub> )	Exercise (80% VO <sub>2max</sub> ) ----- (20% VO <sub>2max</sub> )	Cool Down (20% VO <sub>2max</sub> )	Flanker task 1	Resting 2	Flanker task 2
Time (min)	15'	10'	30'	10'	6'	15'	6'

Figure 8. Time course of experimental sessions.

### Flanker task

We used a modified version of the Eriksen flanker task based on that reported in Eriksen and Eriksen (1974). The task consisted of a random presentation of a set arrows (2.5° x 0.5°) flanked by other arrows that faced the same or the opposite direction. In the congruent trials, the central arrow is flanked by arrows in the same direction (e.g., <<<<<< or >>>>>>), while in the incongruent trials, the central arrow is flanked by arrows in the opposite direction (e.g., <<◇<< or >>◇>>). Stimuli were displayed sequentially on the center of the screen on a black background. Each trial started with the presentation of a white fixation cross in a black background with random duration between 1000 and 1500

ms. Then, the stimulus was presented during 150 ms and a variable interstimulus interval (1000–1500 ms). Participants were instructed to respond by pressing the left tab button with their left index finger when the central arrow (regardless of condition) faced to the left and the right tab button with their right index finger when the central arrow faced to the right. Participants were encouraged to respond as quick as possible, being accurate. A total of 120 trials were randomly presented (60 congruent and 60 incongruent trials) in each task. Each task lasted for 6' approximately without breaks.

#### *EEG recording and analysis*

EEG data were recorded at 1000 Hz using a 30-channel actiCHamp System (Brain Products GmbH, Munich, Germany) with active electrodes positioned according to the 10–20 EEG International System and referenced to the Cz electrode. The cap was adapted to individual head size, and each electrode was filled with Signa Electro-Gel (Parker Laboratories, Fairfield, NJ). Participants were instructed to avoid body movements as much as possible, and to keep their gaze on the center of the screen during the exercise. Electrode impedances were kept below 10 k $\Omega$ . EEG preprocessing was conducted using custom Matlab scripts and the EEGLAB (Delorme and Makeig, 2004) and Fieldtrip (Oostenveld et al., 2011) Matlab toolboxes. EEG data were resampled at 500 Hz, bandpass filtered offline from 1 to 40 Hz to remove signal drifts and line noise, and re-referenced to a common average reference. Horizontal electrooculograms (EOG) were recorded by bipolar external electrodes for the offline detection of ocular artifacts. The potential influence of electromyographic (EMG) activity in the EEG signal was minimized by using the available EEGLAB routines (Delorme and Makeig, 2004). Independent component analysis was used to detect and remove EEG components reflecting eye blinks (Hoffmann and Falkenstein, 2008). Abnormal spectra epochs which spectral power deviated from the mean by -50 dB in the 0–2 Hz frequency window (useful for catching eye movements) and by +25 or -100 dB in the 20–40 Hz frequency window (useful for detecting muscle activity) were rejected. On average, 5.1% of epochs per participant were rejected.

#### *Spectral power analysis*

Processed EEG data from each experimental period (Resting 1, Warmup, Exercise, Cool Down, Flanker Task 1, Resting 2, Flanker Task 2) were subsequently segmented to 1-s epochs. The spectral decomposition of each epoch was computed using Fast Fourier Transformation (FFT) applying a symmetric Hamming window and the obtained power values were averaged across experimental periods.

#### *Event-related spectral perturbation (ERSP) analysis*

Task-evoked spectral EEG activity was assessed by computing ERSP in epochs extending from -500 ms to 500 ms time-locked to stimulus onset for frequencies between 4 and 40 Hz. Spectral decomposition was performed using sinusoidal wavelets with 3 cycles at the lowest frequency and increasing by a factor of 0.8 with increasing frequency. Power values were normalized with respect to a -300 ms to 0ms pre-stimulus baseline and transformed into the decibel scale. The EEG data and Matlab code used for the analyses presented here are available at the ZENODO repository: <https://doi.org/10.5281/zenodo.1237654>.

#### *Statistical analysis*

The behavioural data analyses were performed both for RTs and accuracy at each flanker task using statistical non-parametric permutation tests with a Monte Carlo

approach (Ernst, 2004; Pesarin and Salmaso, 2010). First of all, the significant main effect of task condition (congruent, incongruent) was tested separately for each flanker tasks, with RT and accuracy as dependent variables. Afterwards, we used the congruency effect (i.e., the subtraction of the two task conditions: incongruent vs congruent) as dependent variable with the within-participants factor of intensity condition (moderate-to-high intensity, light intensity) separately for each of the two flanker tasks.

A stepwise, cluster-based, non-parametric permutation test approach (Maris and Oostenveld, 2007) was used to examine the spectral power main effect of intensity condition (moderate-to-high intensity, light intensity), separately at each period (resting 1, warm-up, exercise, cool down, task 1, resting 2, task 2) without prior assumptions on any frequency range or brain area of interest. We performed a t-test for dependent samples on all individual electrodes and frequencies pairs (30 channels 40 frequencies), clustering samples with t-values that exceeded a threshold ( $p < 0.05$ ) based on spatial and spectral adjacency. The significance of clusters was defined using 5000 permutations (see Ciria et al., 2017 for a similar approach).

For the ERSP analysis, we first tested the main effect of task condition (congruent, incongruent) separately at each flanker task (task 1, task 2) by applying the cluster-based permutation test. Subsequently, we analysed the ERSP main effect of intensity condition (moderate-to-high intensity, light intensity) using the congruency effect as dependent variable. The congruency effect was calculated through the subtraction of the two task conditions to yield the difference in ERSP activity between incongruent and congruent trials (cf., Fan et al., 2005). The ERSP main effect of intensity condition was separately calculated for each flanker task (task 1, task 2) by applying the cluster-based permutation test. Note that the EEG frequency spectrum was grouped into four frequency bands in order to reduce the possibility that the type II error rate was inflated by multiple comparisons correction: Theta (4–8 Hz), Alpha (8–14 Hz), lower Beta (14–20 Hz) and upper Beta (20–40 Hz). Additionally, the time window of interest was restricted to the first 500 ms after stimulus onset in order to avoid an overlap with behavioural responses based on average reaction time (RT).

## Results

### *Behavioural performance*

Nonparametric permutation tests showed significant differences between task conditions (congruent, incongruent) for RTs and accuracy in both flanker tasks (all  $ps < .001$ ). Data revealed higher accuracy and faster RTs for congruent trials with respect to the incongruent trials (see Table 2). Moreover, in the first flanker task there was no difference in the congruency RT effect (Incongruent RT – Congruent RT) between intensity conditions (both moderate-to-high and light intensity yielded a congruency effect of 117 ms). Similarly, in the second flanker task, the congruency RT effect was almost the same, 107 ms and 105 ms, for the moderate-to-high and light intensity conditions, respectively. Something similar was evident for the accuracy dependent measure (see Table 2). Not surprisingly, the analysis of congruency effect for RTs and accuracy with the within-participants factor of intensity condition (moderate-to-high intensity, light intensity) did not reveal statistically significant differences in any of the two flanker tasks (all  $ps > .05$ ).

**Table 2. Mean and 95% confidence intervals of descriptive exercise-intensity parameters and behavioural performance for the moderate-to-high intensity and low intensity sessions.**

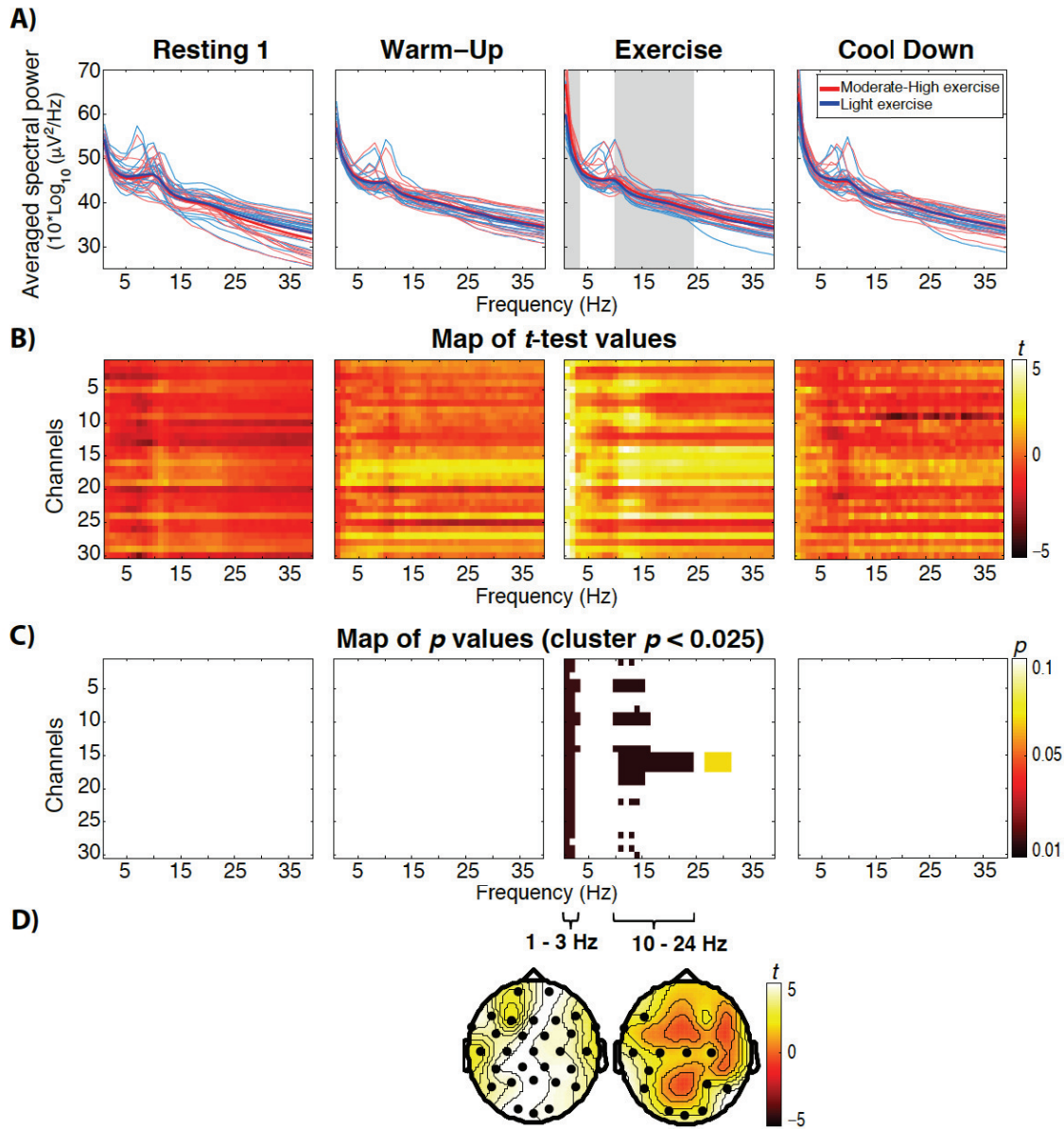
	Moderate-to-high intensity (80% VO <sub>2</sub> VAT)		Light intensity (20% VO <sub>2</sub> VAT)	
<b>Exercise period parameters</b>				
Mean power load (W)	124.2 [108, 137.5]		31.1 [27, 34.3]	
Mean relative power load (W/kg)	1.5 [1.4, 1.7]		.3 [.3, .4]	
<b>Behavioural performance</b>				
	<b>Accuracy (%)</b>	<b>RT (ms)</b>	<b>Accuracy (%)</b>	<b>RT (ms)</b>
<b>Task 1</b>				
Congruent	99 [98, 100]	391 [369, 410]	99 [98, 100]	393 [375, 408]
Incongruent	87 [80, 92]	508 [466, 543]	86 [79, 90]	510 [468, 545]
<b>Task 2</b>				
Congruent	99 [98, 100]	389 [368, 405]	99 [98, 100]	390 [369, 407]
Incongruent	90 [83, 94]	496 [458, 527]	91 [86, 94]	495 [459, 527]
VAT = ventilatory anaerobic threshold; W = wattios; kg = kilograms; RT = reaction time				

During the review process of this article and to address the legitimate concern of one of the Reviewers regarding the absence of behavioural between-intensity differences, we decided to calculate the Bayes Factor (BF<sub>10</sub>) for the congruency RT effect. The results showed moderate evidence in favour of the null hypothesis in Flanker task 1: BF<sub>10</sub> = 0.243. A similar result was observed in Flanker task 2: BF<sub>10</sub> = 0.261. Based on the BF analysis and the 0 difference in the congruency effect between conditions, we consider that there are enough reasons to accept the absence of an effect rather than lack of statistical power (see Supplementary Figure 1 to further appreciate the consistency of the RT congruency null effect across subjects in each Flanker task as a function of exercise intensity).

### *Spectral power analysis*

The analysis of tonic spectral power showed a significant main effect of intensity condition for the exercise period (all *ps* <.01). Two statistically significant positive clusters (frequency-localization) were found: one global cluster (30 electrodes) in low frequencies (1–3 Hz), *p* = .009, and one centro-occipital cluster (16 electrodes) in fast frequencies (10–24 Hz), *p* = .006. The analysis revealed an overall increase in the power of frequencies during the moderate-to-high intensity exercise period in comparison to

light intensity (see Figure 9). There were no statistically significant between-session differences in any of the other periods (all cluster  $ps \geq .1$ ).

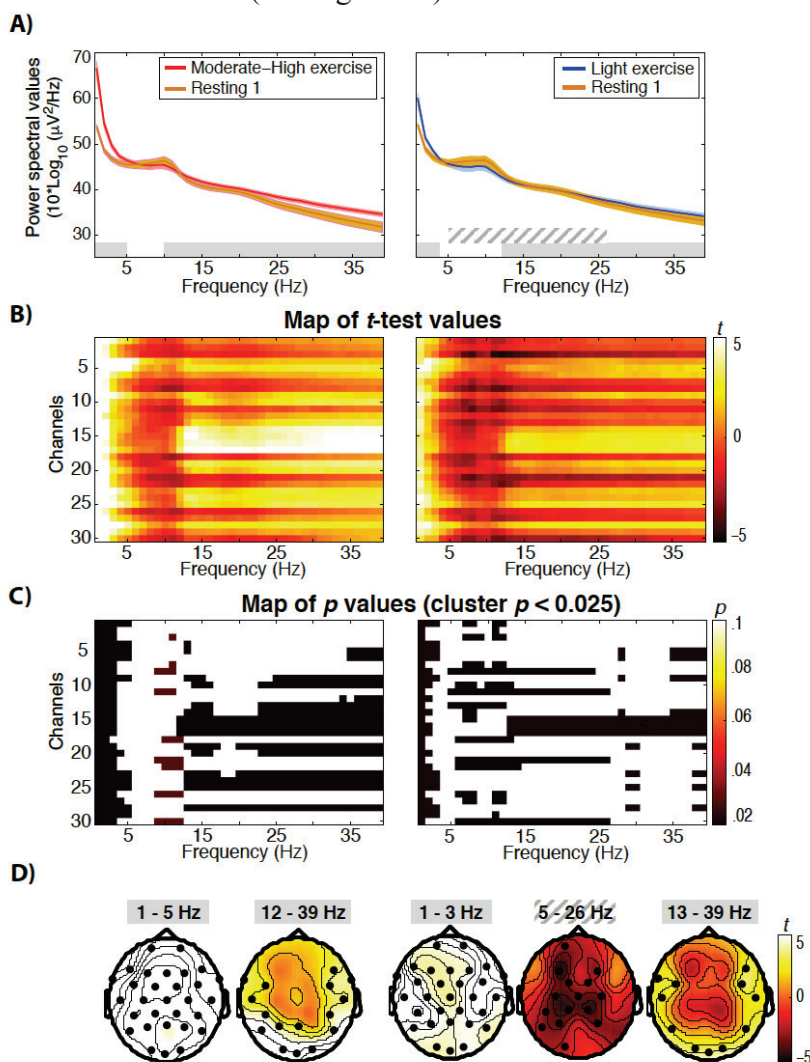


**Figure 9. Differences in brain power spectrum as a function of exercise intensity.** (A) Averaged EEG power spectrum across all channels between moderate-to-high intensity (red lines) and light intensity (blue lines) exercise for each subject at rest 1, warm-up, exercise and cool down. Bold lines (red and blue) represent averaged EEG power spectrum across subjects. Statistically significant differences are marked by grey area. (B) Parametric paired  $t$ -test maps comparing the relative power across frequency bands (x-axes) and channels (y-axes) during moderate-to-high intensity and light intensity exercise at rest 1, warm-up, exercise and cool down. (C) Each image illustrates the statistical significance ( $p$  values) of the  $t$ -maps depicting only the significant clusters with  $p < 0.025$ . (D) Topographies depict  $t$ -test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization during moderate-to-high exercise, and the increase in high frequencies in centro-occipital areas during moderate-to-high exercise. Note that the analysis of the other periods did not yield significant between-intensity differences.

The differences of brain power spectrum as a function of exercise intensity could have been due to an increase or decrease of EEG spectral power with respect to the resting state. To address this issue, we analysed the difference of brain spectral power during exercise with respect to the resting 1 period, separately for each exercise intensity condition. The cluster-based analysis of tonic spectral power showed a significant main



effect of period (Resting 1 vs. Exercise) for the moderate-to-high intensity exercise (all  $ps < .025$ ) with two positive clusters: one global cluster (30 electrodes) in low frequencies (1–5 Hz),  $p = .01$ , and one tempo-occipital cluster (17 electrodes) in fast frequencies (12–39 Hz),  $p = .002$ . The analysis revealed an overall increase in the power of low and fast frequencies during the moderate-to-high intensity exercise period in comparison to the resting 1 period (see Figure 10). Similarly, the analysis of the light intensity exercise showed a significant main effect of period (all  $ps < .025$ ) with two positive clusters: one global cluster (30 electrodes) in low frequencies (1–3 Hz),  $p = .023$ , and one tempo-occipital cluster (11 electrodes) in fast frequencies (13–39 Hz),  $p = .017$ . The analysis also revealed a significant negative cluster at central locations (17 electrodes) in frequencies between 5 and 26 Hz,  $p = .010$ . The analysis showed an overall increase in the power of frequencies between 1 and 3 Hz, and 13 and 39 Hz during the light intensity exercise compared with the resting 1 period, parallel with a lower power between 5 and 26 Hz in central electrodes (see Figure 10).



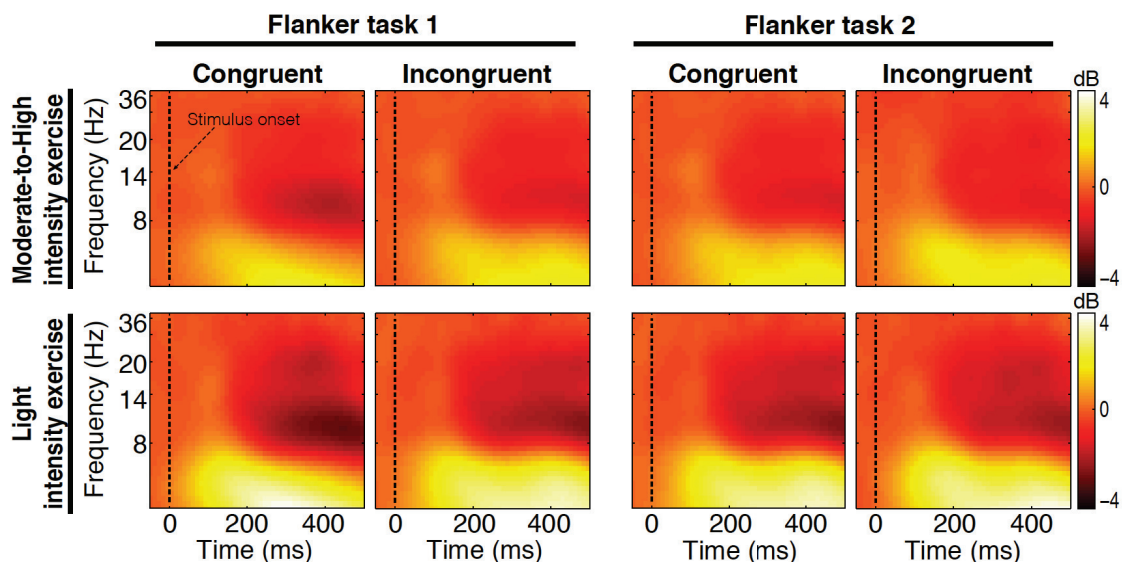
**Figure 10. EEG spectral power as a function of exercise intensity with respect to the first resting period.** (A) Left panel represent the difference in the averaged EEG power spectrum across channels and subjects between moderate-to-high intensity (red lines) and resting 1 (yellow lines). Right panel shows the averaged EEG power spectrum difference between light intensity (blue lines) and resting 1 (yellow lines). Red, blue and yellow shaded areas represent 95% confidence intervals. Grey areas represent significant positive clusters and dashed grey area represents significant negative cluster. (B) Parametric paired  $t$ -test maps comparing the relative power across frequency bands (x-axes) and channels (y-axes) during exercise periods compared to the resting 1. (C) Each image illustrates the statistical significance ( $p$  values) of the  $t$ -maps depicting only the significant clusters with  $p < 0.025$ . (D) Topographies depict  $t$ -test distribution in all electrodes,

showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization and the increase in high frequencies in parieto-occipital areas during both exercise intensities with respect to the resting state. The grey dashed frequency range represents the power decrease of frequencies between 5 and 26 Hz at central locations during light intensity exercise compared with resting state.

Following the recommendation from one anonymous Reviewer, we examined the current source density (CSD) data to explore the potential effect of voltage volume conduction in the spectral power results of our experiment (see supplementary material for details). The CSD analysis showed that oscillatory brain activity increased during exercise compared to the resting state, and that this increase was higher during the moderate-to-high intensity exercise with respect to the light intensity exercise (see Supplementary Figures 2–3).

### ERSP analysis

The analysis of ERSP activity (see Figure 11) revealed a significant main effect of task condition (incongruent vs congruent) for the flanker task 1 (all  $ps < .001$ ). A statistically significant globally-located positive cluster (23 electrodes) in theta band between 300 and 500 ms after the onset of the stimuli,  $p < .001$ , and a significant cluster in the alpha frequency band composed by 24 electrodes between 260 and 500 ms,  $p < .001$ , were found. The analysis of task 2 showed a similar main effect of task condition (all  $ps < .001$ ). Two positive clusters were found, one in the theta frequency band (24 electrodes) between 300 and 500 ms,  $p < .001$ , and another one in the alpha band with 21 electrodes between 270 and 440 ms,  $p < .001$ . The task condition analysis revealed a higher increase in the power of theta frequency band paralleled by a lower power suppression of alpha frequency band after the onset of incongruent trials compared to the congruent trials in both flanker tasks. The analysis of the congruency effect as a function of exercise intensity did not yield any significant difference either in the first flanker task or the second flanker task (all  $ps > .05$ ; see Supplementary Figures 4–7 for a summary of the ERSP of Flanker tasks at frontal, central, parietal and occipital regions).



**Figure 11. Event-related spectral perturbation of flanker tasks.** Event-locked spectral power averaged at all channels for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases).



## Discussion

In the present study, we investigated the oscillatory brain activity during and following an acute bout of exercise in a group of healthy young adults as well as the impact of exercise on inhibitory control. To this end, two sessions of aerobic (cycling) exercise (i.e., moderate-to-high intensity exercise and light intensity exercise) were compared in terms of steady state EEG spectral activity. We also measured behavioural performance together with the transient (event-related) oscillatory activity during two flanker tasks (separated by a resting period) performed after the bout of acute exercise. Moderate-to-high intensity exercise, as well as light intensity exercise, induced an overall increase in the steady state oscillatory activity with respect to the resting state. This power increase was higher during the moderate-to-high intensity exercise compared to the light intensity exercise. Interestingly, the exercise-induced increase in oscillatory brain activity returned to resting levels immediately after the end of the exercise. Crucially, and in sharp contrast with previous reports (Chang et al., 2012, 2015; Verburgh et al., 2014; Lambourne and Tomporowski, 2010), neither the transient (event-related) oscillatory activity, nor behavioural performance during the flanker tasks following exercise showed significant between-intensity differences.

The overall power increase of the entire frequency spectrum during moderate-to-high intensity exercise with respect to light intensity is in line with previous research (Ciria et al., 2017; Crabbe and Dishman, 2004). The present results empirically confirm the absence of a selective effect of acute exercise on the alpha frequency range in anterior sites which had been taken as a potential neural mechanism underlying the beneficial effects of acute exercise on mood (Lattari et al., 2014; Boutcher, 1993; Petruzzello et al., 1991) and cognitive function (Chang et al., 2015; Dietrich, 2006). Our findings point to a generalized arousal effect of exercise that seems to influence brain oscillatory activity in several frequencies and locations. Note, though, that the relationship between changes in overall brain oscillatory activity during acute exercise and any variation in stimulus processing and/or cognitive performance (during or after exercise) is not as straightforward as it may appear. Indeed, recent accounts (Ciria et al., 2017; Ludyga et al., 2016; Erickson et al., 2015) suggest that the effect of acute exercise over cognition and stimulus processing cannot be explained as a mere overall increase of oscillatory brain activity. For instance, Ciria et al. reported a reduced ERSP in the theta band elicited by the most salient stimulus in an oddball task performed during a moderate-to-high intensity acute bout of exercise with respect to the light intensity exercise condition. No differences were observed at the behavioural level. We concluded that it seems more plausible that exercise induces an efficient pattern of brain functioning, which in turn may result in improved cognitive performance.

Notably, between-intensity differences in slow frequencies were found across the entire scalp map, while differences in faster frequencies emerged from parieto-occipital locations, supporting the results reported by Ciria et al. (2017). Further, both exercise sessions elicited a global pattern of increased oscillatory brain activity with respect to the (first) resting period that was not specific to a concrete surface localization in slow frequencies, and localized in parieto-occipital electrode sites in faster frequencies. Nevertheless, resting was characterized by a similar power spectrum profile to the one elicited by moderate-to-high exercise in the range of 6–11 Hz, while resting EEG power was even higher than light intensity exercise EEG power between 5 and 26 Hz at central locations. It is important to note that participants were instructed to keep their eyes closed during the resting state period, which is known to drastically increase the power of alpha frequency band (Klimesch, 1999). The decision to record an eyes-closed resting state, which may be seen as a limitation of our study, was made in order to obtain a baseline

EEG recording without the influence of any visual stimulation. The pronounced alpha peak obtained in the eyes-closed condition, however, is the likely explanation for the lower alpha power during light intensity exercise in comparison to the resting state, and also for the absence of significant alpha differences between moderate-to-high exercise and the resting state.

Taken together, our findings indicate a generalized exercise-induced activation/arousal effect, similar to other physiological changes resulting from vigorous exercise, such as increases in core temperature, cortical blood flow, heart rate, or catecholamine concentrations (McMorris and Hale, 2015). The direction and magnitude of these physiological changes depend on the intensity of the exercise, which has been highlighted as a key moderating variable to explain brain function and cognitive performance under physical exertion (Gonzalez-Fernandez et al., 2017; Chang et al., 2012; McMorris and Hale, 2012; Brisswalter et al., 2002). However, the absence of ERSP and behavioural differences after the end of the exercise as a function of exercise intensity do not support previous evidence pointing to a transient stimuli-sensitive modulation of specific brain rhythms associated with cognitive performance enhancement (Chang et al., 2015).

Our experiment was designed following the recommendations of all relevant meta-analytic studies in order to induce enhancement in inhibitory control by means of physical exercise (Verburgh et al., 2014; Chang et al., 2012; Lambourne and Tomporowski, 2010). Accordingly, we chose the key exercise intensity (between the 60% and 80%  $VO_{2max}$ ), optimal duration (more than 20 min), a widely used inhibitory control (Flanker task), and the recommended time window to observe the largest benefits (between 10 and 20 min after the end of the exercise). The main difference of our study in comparison to other investigations with similar experimental designs (Hillman et al., 2009; Kamijo et al., 2009; Hogan et al., 2013) was the choice of light intensity exercise, instead of a resting state, as the control condition. From our point of view, this is an important methodological improvement for two reasons. First, our control condition matched the experimental conditions in terms of movement demands. It is reasonable to assume, as many authors do (e.g., Walsh, 2014), that movement coordination is a cognitive task in itself with its own load and specific requirements for attentional resources allocation. We consider therefore that a control condition involving similar coordination demands (in our case pedaling at low intensity) is essential to interpret posterior cognitive benefits as induced by physical exertion alone, without the possible confound of prior engagement in motor coordination.

Second, a light intensity baseline condition can also control for the possible influence of participants' expectations on their own performance. Participants who take part in an experiment usually have expectations regarding the goals and hypotheses of the experiment (cf., Orne, 1962). Physical exercise has been traditionally associated with wellness (physical and mental). Thus, it is likely that participants expect improvements after an acute session of exercise with respect to a resting session. In other words, any impact of exercise could be influenced by a placebo-like effect.

The moment at which our participants completed the first flanker task (with respect to Chang et al.'s study) might be also seen as a factor contributing to our null result. However, this seems unlikely, since the inhibitory task was performed within the key time window after the end of the exercise where the largest exercise-induced benefits have been found (Chang et al., 2012; Lambourne and Tomporowski, 2010). Despite the fact that a null result (no difference in the magnitude of the congruency effect between the two effort conditions) does not imply the veracity of the alternative hypothesis, it seems to be clear that the time window where the largest cognitive benefits are expected

should be revised to determine the duration of single-session exercise-induced effects on inhibitory control.

To conclude, the data we report here demonstrate an overall increase of oscillatory brain activity while exercising which seems to be unspecific of frequency range or brain location. Further, these results suggest that the heightened oscillatory power increase during exercise returns to resting levels immediately after the cessation of the exercise. Finally, the findings of the present study challenge the idea that inhibitory control benefits from a previous bout of moderate-to-high aerobic exercise.

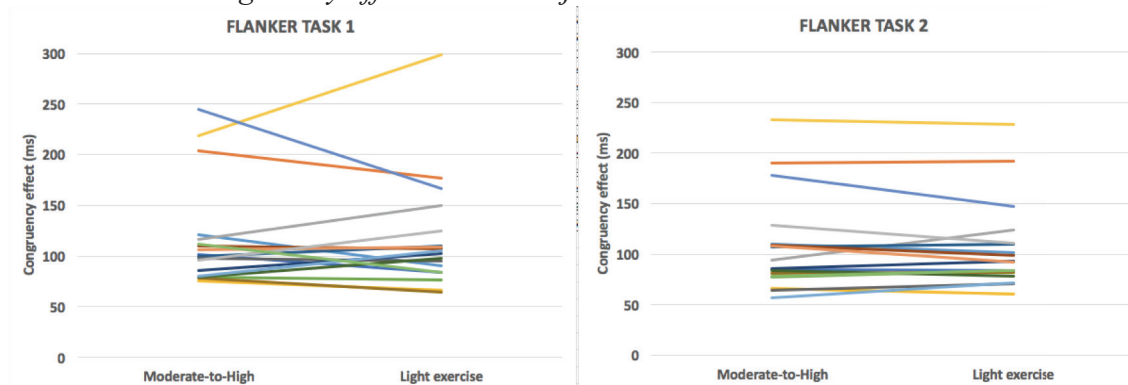
### Acknowledgments

This work was supported by the “Ministerio de Economía y Competitividad” (grant numbers PSI2013-46385-P and PSI2016-75956-P) to Daniel Sanabria and a predoctoral grant from the Spanish Ministerio de Economía, Industria y Competitividad (BES-2014-069050) to Luis F. Ciria. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript. We thank to all the participants who took part in the experiment.

### Supplementary data

The following is the supplementary data related to this chapter:

#### *Reaction time congruency effect across subjects*



**Supplementary Figure 1. Reaction time congruency effect of individual subjects in each Flanker task as a function of exercise intensity.** Each line, with different color, represents the averaged RT congruency effect (incongruent minus congruent) of each subject in each session.

#### *Current source density analysis*

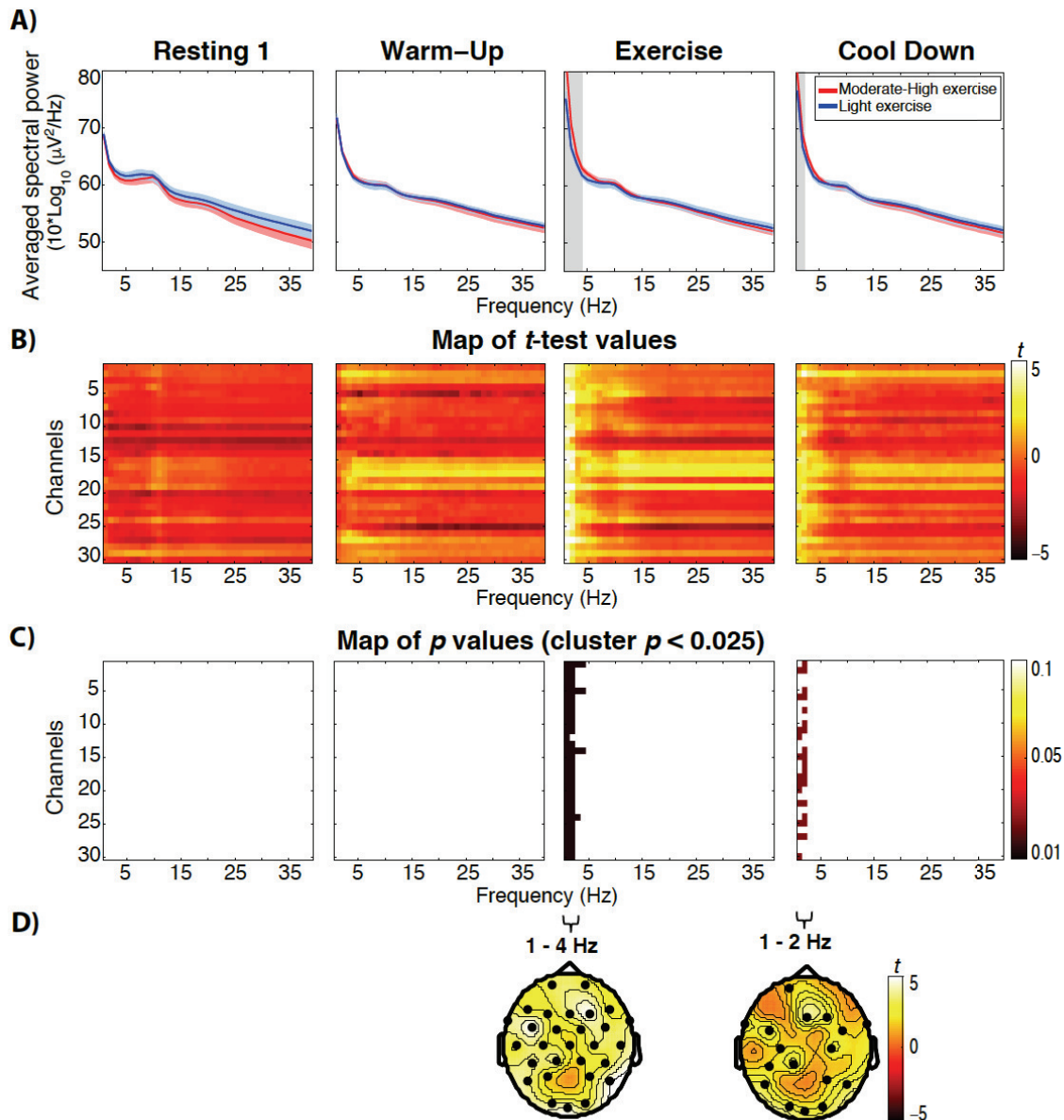
In the course of the review process of this article and to address the legitimate concern of one of the Reviewers about the potential effect of voltage volume conduction in the spectral power activity results of our experiment, we examined the CSD data. Before spectral calculations, EEG epochs were converted to CSD using the method described by Kayser & Tenke (2006), which is based on the spherical spline surface Laplacian algorithm (Perrin et al., 1989).

The analysis of CSD showed a significant main effect of intensity condition for the exercise and cool down periods (all  $ps < .02$ ; see Supplementary Figure 2). A statistically significant positive cluster (frequency-localization) was found for the exercise period (30 electrodes) in low frequencies (1-4 Hz),  $p = .005$ . For the cool down period, a positive global cluster (20 electrodes) was also found in low frequencies (1-2 Hz),  $p = .019$ . The analysis revealed an increase in the power of low frequencies during the moderate-to-high intensity condition in comparison to light intensity. There were no

statistically significant between session differences in any of the other periods (all cluster  $ps \geq .1$ ).

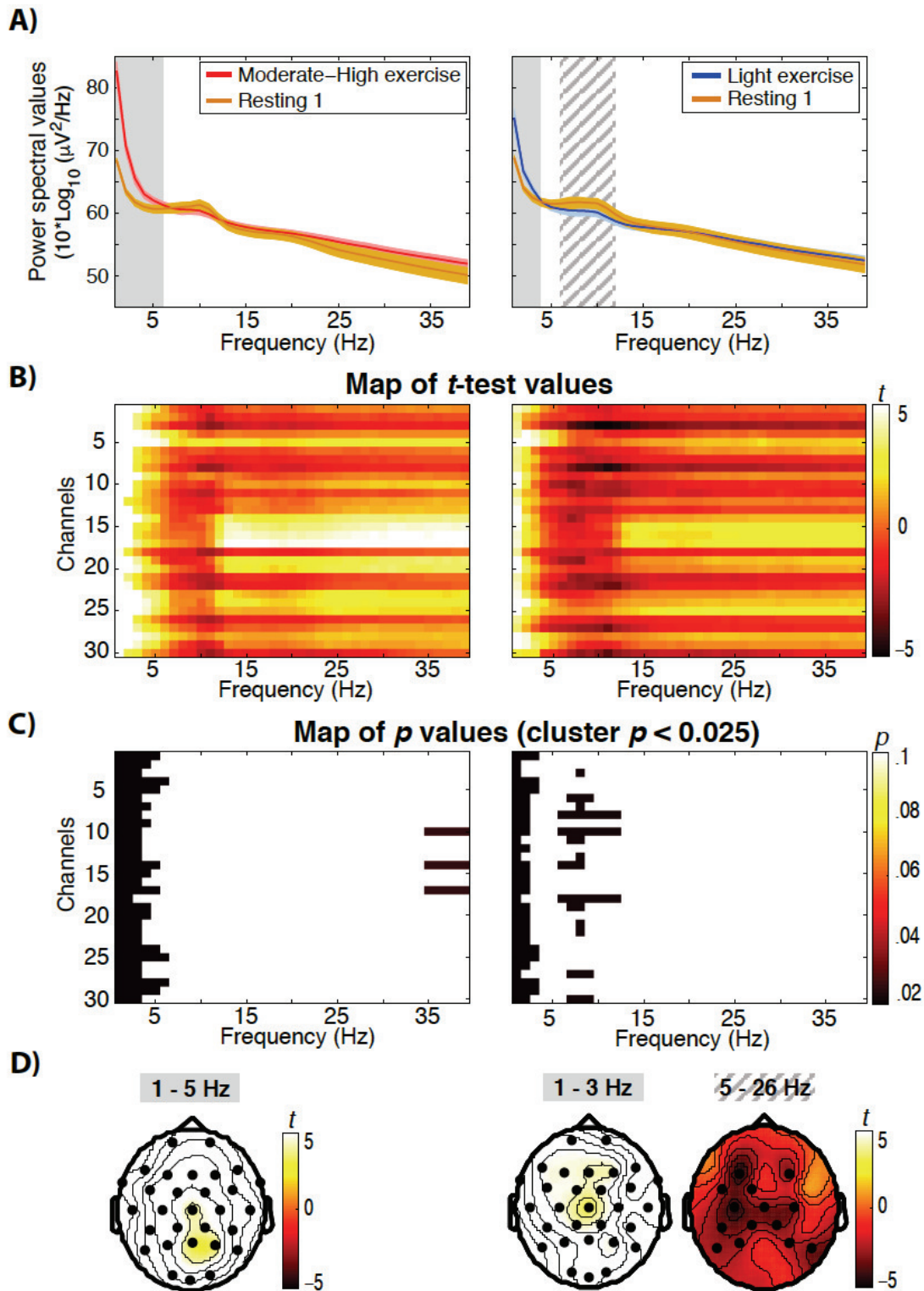
We also analyzed the difference of CSD during exercise compared to the resting 1 period, separately for each exercise intensity condition (see Supplementary Figure 3). The cluster-based analysis showed a significant main effect of period (Resting 1 vs. Exercise) for the moderate-to-high intensity exercise, with one positive global cluster (30 electrodes) in low frequencies (1-6 Hz),  $p = .007$ . The analysis revealed an increase in the power of low frequencies during the moderate-to-high intensity exercise period in comparison to the resting 1 period. Similarly, the analysis of the light intensity exercise showed a significant main effect of period (all  $ps < .025$ ) with a positive global cluster (30 electrodes) in low frequencies (1-3 Hz),  $p = .012$ , and a negative cluster (14 electrodes) in faster frequencies (6-12 Hz),  $p = .025$ . The analysis showed an increase in the power of frequencies between 1 and 3 Hz during the light intensity exercise compared with the resting 1 period, parallel with a lower power between 6 and 12 Hz in central electrodes.

Crucially, the CSD results are in line with the voltage-based results, showing an increased oscillatory brain activity pattern during exercise compared to the resting state. As in voltage-based results, this increase was higher during the moderate-to-high intensity exercise compared to the light intensity exercise. However, some significant differences found in voltage-based data, mainly in fast frequencies, did not reach the significance threshold after CSD transformation. Nevertheless, CSD  $t$ -test maps (i.e., panel B in Supplementary Figure 2 and Supplementary Figure 3) showed clear trends pointing to the same effects showed in voltage-based results.



**Supplementary Figure 2. CSD differences as a function of exercise intensity.** (A) Differences in the averaged EEG power spectrum across subjects between moderate-to-high intensity (red lines) and light intensity (blue lines) exercise at resting 1, warm-up, exercise and cool down. Red and blue shaded areas represent 95% confidence intervals. Statistically significant differences are marked by grey area. (B) Parametric paired  $t$ -test maps comparing the relative power across frequency bands (x-axes) and channels (y-axes) during moderate-to-high intensity and light intensity exercise at resting 1, warm-up, exercise and cool down. (C) Each image illustrates the statistical significance ( $p$  values) of the  $t$ -maps depicting only the significant clusters with  $p < 0.025$ . (D) Topographies depict  $t$ -test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization during moderate-to-high exercise, as well as during cool down. Note that the analysis of the other periods did not yield significant between-intensity differences.

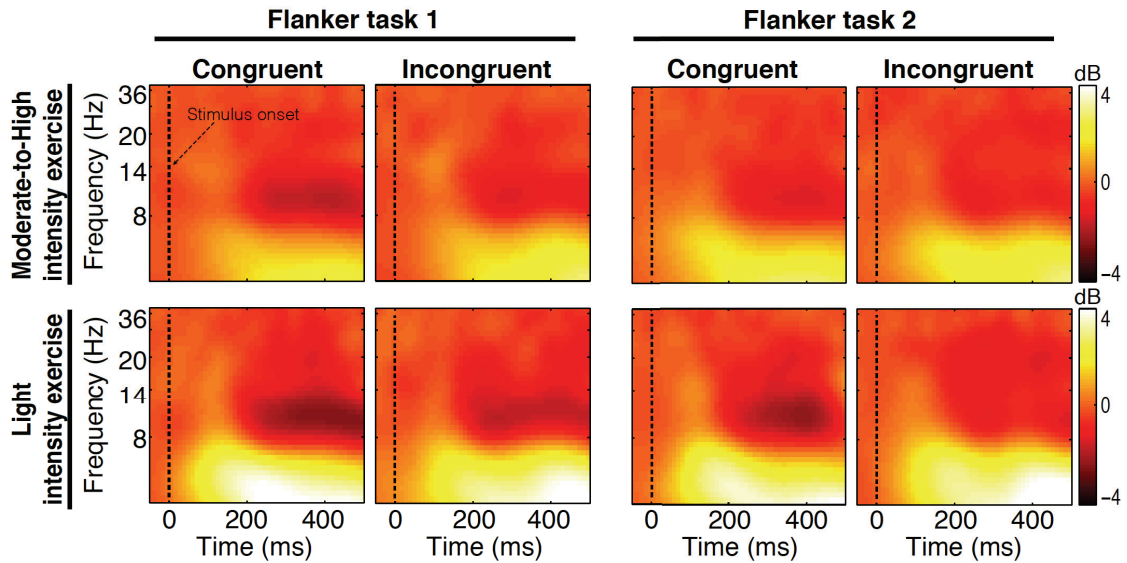




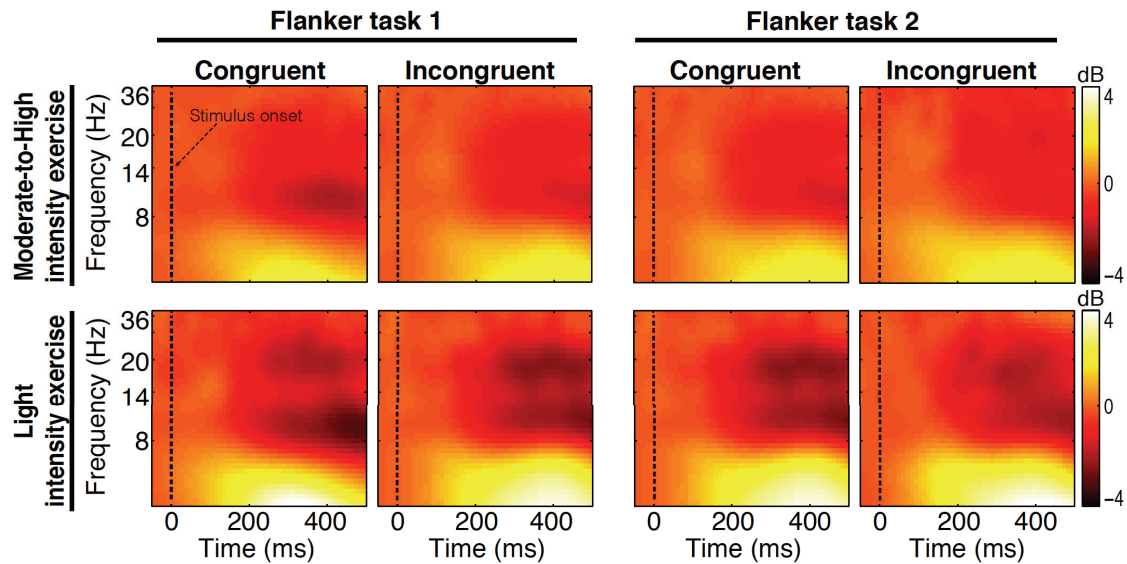
**Supplementary Figure 3. CSD differences as a function of exercise intensity with respect to the first resting period.** (A) Left panel represent the difference in the averaged EEG power spectrum across subjects between moderate-to-high intensity (red lines) and resting 1 (yellow lines). Right panel shows the averaged EEG power spectrum difference between light intensity (blue lines) and resting 1 (yellow lines). Red, blue and yellow shaded areas represent 95% confidence intervals. Grey areas represent significant positive clusters and dashed grey area represents significant negative cluster. (B) Parametric paired  $t$ -test maps comparing the relative power across frequency bands (x-axes) and channels (y-axes) during exercise periods compared to the resting 1. (C) Each image illustrates the statistical significance ( $p$  values) of the  $t$ -maps depicting only the significant clusters with  $p < 0.025$ . (D) Topographies depict  $t$ -test distribution in all electrodes, showing the spatial characteristics of the increase in power of low frequencies across the whole surface localization. The grey dashed

frequency range represents the power decrease of frequencies between 6 and 12 Hz at central locations during light intensity exercise compared with resting state.

*ERSP activity as a function of brain location.*

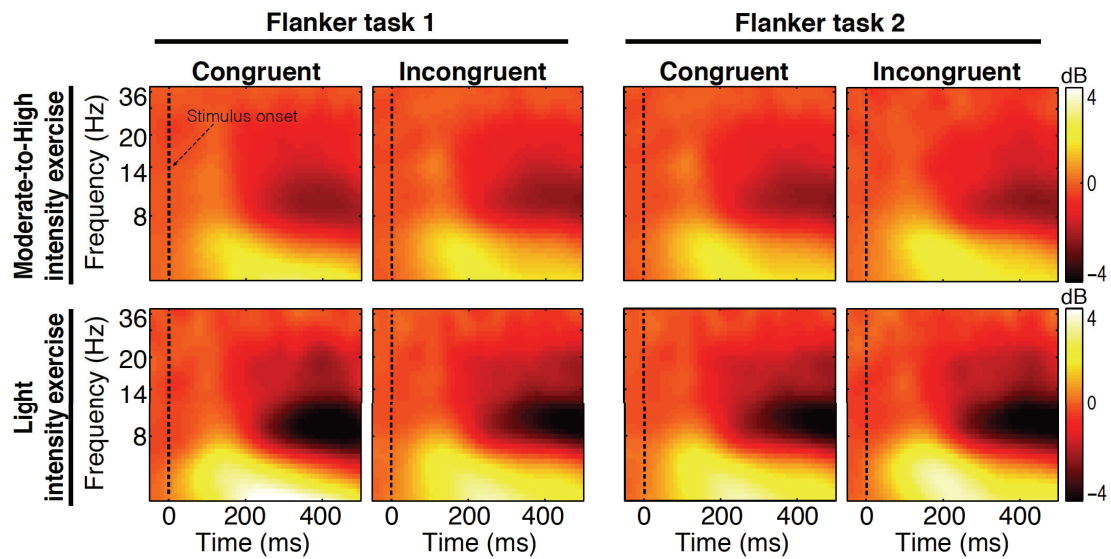


**Supplementary Figure 4. Event-related spectral perturbation of flanker tasks at frontal channels.** Event-locked spectral power averaged at frontal channels (Fp1 – Fz – Fp2) for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases).

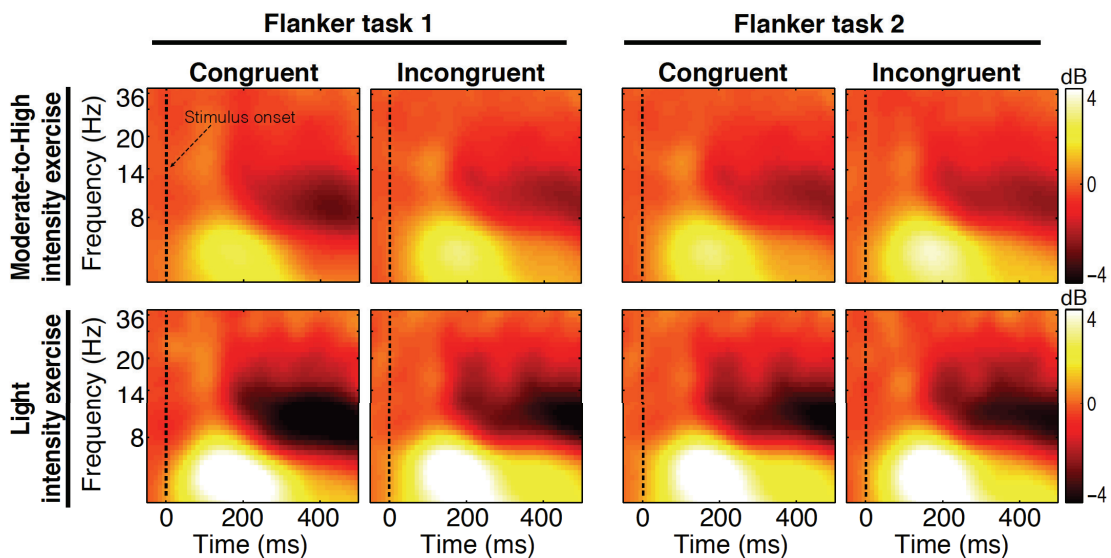


**Supplementary Figure 5. Event-related spectral perturbation of flanker tasks at central channels.** Event-locked spectral power averaged at central channels (C3 – Cz – C4) for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases).





**Supplementary Figure 6. Event-related spectral perturbation of flanker tasks at parietal channels.** Event-locked spectral power averaged at parietal channels (P3 – Pz – P4) for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases).



**Supplementary Figure 7. Event-related spectral perturbation of flanker tasks at occipital channels.** Event-locked spectral power averaged at occipital channels (O1 – Oz – O2) for moderate-to-high intensity (first row) and light intensity (second row) exercise for congruent and incongruent stimuli and each task (Flanker task 1 and Flanker task 2). Each panel illustrates time-frequency power across time (x-axes) and frequency (y-axes) during moderate-intensity and light-intensity exercise (red: decreases; white: increases).

## References

- Boutcher, S., 1993. Emotion and Aerobic Exercise. *Handbook of Research on Sport Psychology*, pp. 799–814.
- Brisswalter, J., Collardeau, M., Rene, A., 2002. Effects of acute physical exercise characteristics on cognitive performance. *Sports Med.* 32, 555–566.

- Chang, Y.K., Chu, C.H., Wang, C.C., Song, T.-F., Wei, G.X., 2015. Effect of acute exercise and cardiovascular fitness on cognitive function: an event-related cortical desynchronization study. *Psychophysiology* 52, 342–351.
- Chang, Y.K., Labban, J.D., Gapin, J.I., Etnier, J.L., 2012. The effects of acute exercise on cognitive performance: a meta-analysis. *Brain Res.* 1453, 87–101. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2012.02.068>.
- Ciria, L.F., Luque-Casado, A., Sanabria, D., Ivanov, P.C., Holgado, D., Perakakis, P., 2017. Tonic and Transient Oscillatory Brain Activity during Acute Exercise. bioRxiv, 201749.
- Crabbe, J.B., Dishman, R.K., 2004. Brain electrocortical activity during and after exercise: a quantitative synthesis. *Psychophysiology* 41, 563–574. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2004.00176.x>.
- Davis, J.A., Vodak, P., Wilmore, J.H., Vodak, J., Kurtz, P., 1976. Anaerobic threshold and maximal aerobic power for three modes of exercise. *J. Appl. Physiol.* 41, 544–550.
- Davranche, K., McMorris, T., 2009. Specific effects of acute moderate exercise on cognitive control. *Brain Cognit.* 69, 565–570. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2008.12.001>.
- Delorme, A., Makeig, S., 2004. EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single trial EEG dynamics including independent component analysis. *J. Neurosci. Meth.* 134, 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>.
- Dietrich, A., 2006. Transient hypofrontality as a mechanism for the psychological effects of exercise. *Psychiatr. Res.* 145, 79–83. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2005.07.033>.
- Erickson, K.I., Hillman, C.H., Kramer, A.F., 2015. Physical activity, brain, and cognition. *Curr Opin Behav Sci* 4, 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.01.005>.
- Eriksen, B.A., Eriksen, C.W., 1974. Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Percept. Psychophys.* 16, 143–149.
- Ernst, M.D., 2004. Permutation methods: a basis for exact inference. *Statist. Sci.* 19, 676–685. <https://doi.org/10.1214/088342304000000396>.
- Fan, J., McCandliss, B.D., Fossella, J., Flombaum, J.I., Posner, M.I., 2005. The activation of attentional networks. *Neuroimage* 26 (2), 471–479.
- Gonzalez-Fernandez, F., Etnier, J.L., Zabala, M., Sanabria, D., 2017. Vigilance performance during acute exercise. *Int. J. Sport Psychol.* 48, 435–447.
- Hillman, C.H., Pontifex, M.B., Raine, L.B., Castelli, D.M., Hall, E.E., Kramer, A.F., 2009. The effect of acute treadmill walking on cognitive control and academic achievement in preadolescent children. *Neuroscience* 159 (3), 1044–1054.
- Hoffmann, S., Falkenstein, M., 2008. The correction of eye blink artefacts in the EEG: a comparison of two prominent methods. *PLoS One* 3 (8), e3004.
- Hogan, M., Kiefer, M., Kubesch, S., Collins, P., Kilmartin, L., Brosnan, M., 2013. The interactive effects of physical fitness and acute aerobic exercise on electrophysiological coherence and cognitive performance in adolescents. *Exp. Brain Res.* 229 (1), 85–96.
- Kamijo, K., Hayashi, Y., Sakai, T., Yahiro, T., Tanaka, K., Nishihira, Y., 2009. Acute effects of aerobic exercise on cognitive function in older adults. *J Gerontol: Ser B* 64 (3), 356–363.

- Klimesch, W., 1999. EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Res. Rev.* 29, 169–195. [https://doi.org/10.1016/S0165-0173\(98\)00056-3](https://doi.org/10.1016/S0165-0173(98)00056-3).
- Kubitz, K.A., Pothakos, K., 1997. Does aerobic exercise decrease brain activation? *J. Sport Exerc. Psychol.* 19, 291–301.
- Lambourne, K., Tomporowski, P., 2010. The effect of exercise-induced arousal on cognitive task performance: a meta-regression analysis. *Brain Res.* 1341, 12–24. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.03.091>.
- Lattari, E., Portugal, E., Moraes, H., Machado, S., M Santos, T., C Deslandes, A., 2014. Acute effects of exercise on mood and EEG activity in healthy young subjects: a systematic review. *CNS Neurol. Disord. - Drug Targets* 13, 972–980.
- Londeree, B.R., 1997. Effect of training on lactate/ventilatory thresholds: a meta analysis. *Med Sci Sport Exer* 29, 837–843. <https://doi.org/10.1097/00005768-199706000-00016>.
- Ludyga, S., Gronwald, T., Hottenrott, K., 2016. Effects of high vs. low cadence training on cyclists' brain cortical activity during exercise. *J. Sci. Med. Sport* 19, 342–347. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2015.04.003>.
- Luque-Casado, A., Perakakis, P., Ciria, L.F., Sanabria, D., 2016a. Transient autonomic responses during sustained attention in high and low fit young adults. *Sci Rep* 6. <https://doi.org/10.1038/srep27556>.
- Luque-Casado, A., Perakakis, P., Hillman, C.H., Kao, S.C., Llorens, F., Guerra, P., Sanabria, D., 2016b. Differences in sustained attention capacity as a function of aerobic fitness. *Med Sci Sport Exer* 48 (5), 887–895.
- Luque-Casado, A., Zabala, M., Morales, E., Mateo-March, M., Sanabria, D., 2013. Cognitive performance and heart rate variability: the influence of fitness level. *PLoS One* 8, e56935. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056935>.
- Maris, E., Oostenveld, R., 2007. Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG data. *J. Neurosci. Meth.* 164, 177–190. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024>.
- McMorris, T., Hale, B.J., 2015. Is there an acute exercise-induced physiological/biochemical threshold which triggers increased speed of cognitive functioning? A meta-analytic investigation. *J Sport Health Sci* 4, 4–13. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2014.08.003>.
- McMorris, T., Hale, B.J., 2012. Differential effects of differing intensities of acute exercise on speed and accuracy of cognition: a meta-analytical investigation. *Brain Cognit.* 80, 338–351. <https://doi.org/10.1016/j.bandc.2012.09.001>.
- Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., Schoffelen, J.-M., 2011. FieldTrip: open source software for advanced analysis of MEG, EEG, and invasive electrophysiological data. *Comput. Intell. Neurosci.* 2011, 1–9. <https://doi.org/10.1155/2011/156869>.
- Orne, M.T., 1962. On the social psychology of the psychological experiment: with particular reference to demand characteristics and their implications. *Am. Psychol.* 17 (11), 776.
- Pesarin, F., Salmaso, L., 2010. The permutation testing approach: a review. *Statistica* 70, 481.
- Petruzzello, S.J., Landers, D.M., Hatfield, B.D., Kubitz, K.A., Salazar, W., 1991. A metaanalysis on the anxiety-reducing effects of acute and chronic exercise: outcomes and mechanisms. *Sports Med.* 11, 143–182. <https://doi.org/10.2165/00007256-199111030-00002>.

- Verburgh, L., Konigs, M., Scherder, E.J.A., Oosterlaan, J., 2014. Physical exercise and executive functions in preadolescent children, adolescents and young adults: a metaanalysis. *Br. J. Sports Med.* 48, 973–979. <https://doi.org/10.1136/bjsports-2012-091441>.
- Walsh, V., 2014. Is sport the brain's biggest challenge? *Current Biology.* 24 (18), R859–R860.
- Wasserman, K., 1984. The anaerobic threshold measurement to evaluate exercise performance. *Am. Rev. Respir. Dis.* 129, S35–S40. <https://doi.org/10.1164/arrd.1984.129.2P2.S35>.
- Yeh, M.P., Gardner, R.M., Adams, T.D., Yanowitz, F.G., Crapo, R.O., 1983. “Anaerobic threshold”: problems of determination and validation. *J. Appl. Physiol.* 55, 1178–1186.

---

## **CAPÍTULO VI. Study 3**

### **Brain rhythms interaction under physical exertion**

---

## **Abstract**

Extant evidence suggests that brain dynamics under physical exertion are characterized by the presence of distinct rhythms with complex spatio-temporal behaviors, which has been linked to improved cognitive processing. However, it remains unknown whether different brain rhythms interact with each other, and whether their collective behavior as a dynamical network of interactions lead to distinct physiologic states and integrated physiologic functions. Here, we develop a novel approach to study brain function under physical exertion through the analysis of temporal patterns in the amplitude of brain waves activation that could help uncovering the role of brain rhythm interactions in mediating exercise-induced neural and cognitive effects. We investigated pairwise interactions among brain rhythms during an acute bout of physical exercise as a function of exercise intensity, as well as the collective behavior of brain rhythms in transition from rest to physical exertion, by means of a data-driven approach without prior assumptions. The results revealed, for the first time, an interplay between brain rhythms that behave as a complex network of dynamical interactions that evolves across different physiologic states. We found a pronounced transition in the interaction pattern between brain waves from resting state to moderate-to-high intensity exercise characterized by a transient on/off nature of brain wave interactions. These findings suggest that brain rhythms could collectively adjust and coordinate their activation in response to changes in physiologic regulation during physical exertion.

## Introduction

The human brain exhibits high degree of complexity under physical exertion characterized by continuous fluctuations and transient, nonlinear and scale-invariant temporal dynamics (Sarbadhikari and Chakrabarty, 2001; Ivanov et al., 2009; Ciria et al., 2018; Ciria et al., 2019). These brain dynamics have been associated with increased neural efficiency that lead to benefits in cognitive performance (Basso and Suzuki, 2017; Ciria et al., 2019). Although several measures derived from linear and nonlinear characteristics of brain dynamics have been established as markers of brain function positively associated with cognitive performance during physical exercise (Bullock et al., 2015; Ludyga et al., 2016; Olson et al., 2016; Ciria et al., 2019) to date, the physiological mechanisms underlying this relationship are far from clear. Here, we provide an innovative approach to study brain function under physical exertion through the analysis of temporal patterns in the amplitude of brain waves activation that could help uncovering the role of brain rhythm interactions in mediating exercise-induced neural and cognitive benefits.

Previous research on oscillatory brain activity under physical exertion has focused on the study of gradual changes in the amplitude of individual brain rhythms, mainly on the alpha frequency band (Petruzzello et al., 1991; Boutcher, 1993; Kubitz and Pothakos, 1997; Chang et al., 2015), with few attempts to examine the simultaneous (and independent) behaviour of several brain rhythms (Oda et al., 1999; Bullock et al., 2017; Ciria et al., 2018; Ciria et al., 2019), or couplings of pairs of frequency bands (Nybo and Secher, 2004; Bailey et al., 2008). In general, these studies point to an overall power increase of the oscillatory brain activity during exercise, which does not seem to be specific to any particular frequency band or brain location (Crabbe and Dishman, 2004; Ciria et al., 2018; Ciria et al., 2019). Further, according to the results of the only meta-analysis to date addressing this issue (Crabbe and Dishman, 2004), the heightened oscillatory brain activity during exercise may remain increased even several minutes after the cessation of the exercise.

The aforementioned investigations focus on exploring the role of individual brain rhythms and their association with specific physiologic states and functions (Buzsáki, 2006). This classical approach is underpinned by the fact the brain rhythms have been associated to different neural generators and functionality (Sauseng and Klimesch, 2008). However, the human brain is an integrated network of interconnected and interacting neurons that continuously coordinate their activations to facilitate complex physiologic states and functions (Fuster, 1997; Varela et al., 2001). In fact, altering or disrupting these neural communications can lead to dysfunction of individual systems or to collapse of the entire organism (Buchman, 2006). Thus, investigating the nature of the dynamical interactions between brain rhythms and their collective role as an integrated network can be of both great practical significance and substantial theoretical interest by leading to a deeper understanding of brain function under physical exertion. Surprisingly, no study so far has attempted to address this crucial issue.

Here, we aim to detect and quantify how different brain rhythms dynamically interact during a single session of vigorous physical exercise, and whether the interaction network among brain rhythms evolves across different physiological states. To these aims, we reanalyzed the dataset from our previous study (Ciria et al., 2018) focusing on brain pairwise interactions among brain rhythms during an acute bout of physical exercise as a function of exercise intensity, as well as the collective behavior of brain rhythms in transition from rest to physical exertion. In this experiment, a set of healthy young adults exercised during two acute bouts of aerobic exercise (cycling) at different intensities (in two separate experimental sessions), corresponding to the 80% and 20% of their



ventilatory anaerobic threshold (VAT), during 30 minutes. It is important to note that, to date, extant evidence points to moderate-to-high acute aerobic exercise (between the 70% and 90% VAT) during more than 20 minutes as the key intensity and duration to induce cognitive improvements (particularly in executive processing) between 10 and 20 minutes after the end of the exercise (Lambourne and Tomporowski, 2010; Chang et al., 2012; Verburgh et al., 2014; Erickson et al., 2015; Basso and Suzuki, 2017). In turn, lower or higher intensities result in performance decline or in no significant variations (Chmura et al., 1997; González-Fernández et al., 2017). The light intensity exercise baseline condition (20% VAT) was included, instead of a rest non-exercise session, in order to match conditions, as much as possible, in terms of movement.

Based on the main hypothesis that brain rhythms continuously coordinate their activations, and that such coordination mechanism may be essential to facilitate physiologic states and functions, we expected a distinctive interaction patterns among brain waves during moderate-to-high intensity exercise with respect to the light intensity exercise and rest. However, taking into account the sparse literature about the brain rhythms interaction, we did not have clear hypotheses about the direction and nature of the effects.

## **Method**

### *Participants.*

Participants characteristics and experimental procedure are described in Ciria et al., (2018).

### *EEG recording.*

EEG data were recorded at 1000 Hz using a 30-channel actiCHamp System (Brain Products GmbH, Munich, Germany) with active electrodes positioned according to the 10-20 EEG International System and referenced to the Cz electrode. The cap was adapted to individual head size, and each electrode was filled with Signa Electro-Gel (Parker Laboratories, Fairfield, NJ). Participants were instructed to avoid body movements as much as possible, and to keep their gaze on the center of the screen during the exercise. Electrode impedances were kept below 10 k $\Omega$ . EEG preprocessing was conducted using custom Matlab scripts and the EEGLAB (Delorme and Makeig, 2004) and Fieldtrip (Oostenveld et al., 2011) Matlab toolboxes. EEG data were resampled at 500 Hz, bandpass filtered offline from 1 and 40 Hz to remove signal drifts and line noise, and re-referenced to a common average reference. Horizontal electrooculograms (EOG) were recorded by bipolar external electrodes for the offline detection of ocular artifacts. The potential influence of electromyographic (EMG) activity in the EEG signal was minimized by using the available EEGLAB routines (Delorme et al., 2001). Independent component analysis was used to detect and remove EEG components reflecting eye blinks (Hoffmann and Falkenstein, 2008). Abnormal spectra epochs which spectral power deviated from the mean by +/-50 dB in the 0-2 Hz frequency window (useful for catching eye movements) and by +25 or -100 dB in the 20-40 Hz frequency window (useful for detecting muscle activity) were rejected. On average, 5.1% of epochs per participant were rejected. The raw EEG data is available at the Zenodo repository:

<https://doi.org/10.5281/zenodo.1237654>.

### *Relative Spectral Power.*

The spectral decomposition of each epoch was computed using Fast Fourier Transformation (FFT). The spectral power in six physiologically relevant frequency bands was extracted from raw EEG signals in consecutive moving windows of 2 sec with

1 sec overlap:  $\delta$  wave (0.5-3.5 Hz),  $\theta$  wave (4-7.5 Hz),  $\alpha$  wave (8-11.5 Hz),  $\sigma$  wave (12-15.5 Hz),  $\beta$  wave (16-19.5 Hz),  $\gamma$  wave (20-24.5 Hz). To identify the dynamical evolution of brain rhythms in short time scales, the relative spectral power was calculated in each frequency band with a 1 sec resolution. Thus, spectral power of each frequency band was normalized so each band had a distribution with a mean of 0 and a standard deviation of 1 (see Figure 12-A). To capture the quasi-steady state behavior of different brain rhythms during different sessions, and trends with transitions across different periods, a smoothing procedure was performed to the relative spectral power with 14 sec moving window and step of 1 second.

#### *Cross-correlations between brain rhythms.*

To probe the dynamical interaction between different brain waves (EEG frequency bands) embedded in short time scale continuous brain wave fluctuations, the relative spectral power averaged across all channels for each pair of brain waves was cross-correlated (see Figure 12-B). Two signals of relative spectral power,  $\{x\}$  and  $\{y\}$ , each of length  $N$ , are divided into segments of length  $L$  and moving step of  $M$ . Thus,  $N_L = [(N - L) / M] + 1$  is the number of segments where we calculate cross-correlations. Next, the bivariate equal-time Spearman's cross-correlation of  $\{x\}$  and  $\{y\}$  is calculated within each segment  $v = 1, \dots, N_L$ . The cross-correlation values range from  $C = -1$  (strongest negative cross-correlation) to  $C = 1$  (strongest positive cross-correlation). Note, that for two uncorrelated signals  $C = 0$ . All six brain waves were tested pairwise, leading to fifteen cross-correlation time series, as shown in Figure 12-D). This procedure results in an estimation of  $N_L$  cross-correlation values  $C$  for each pair of brain waves.

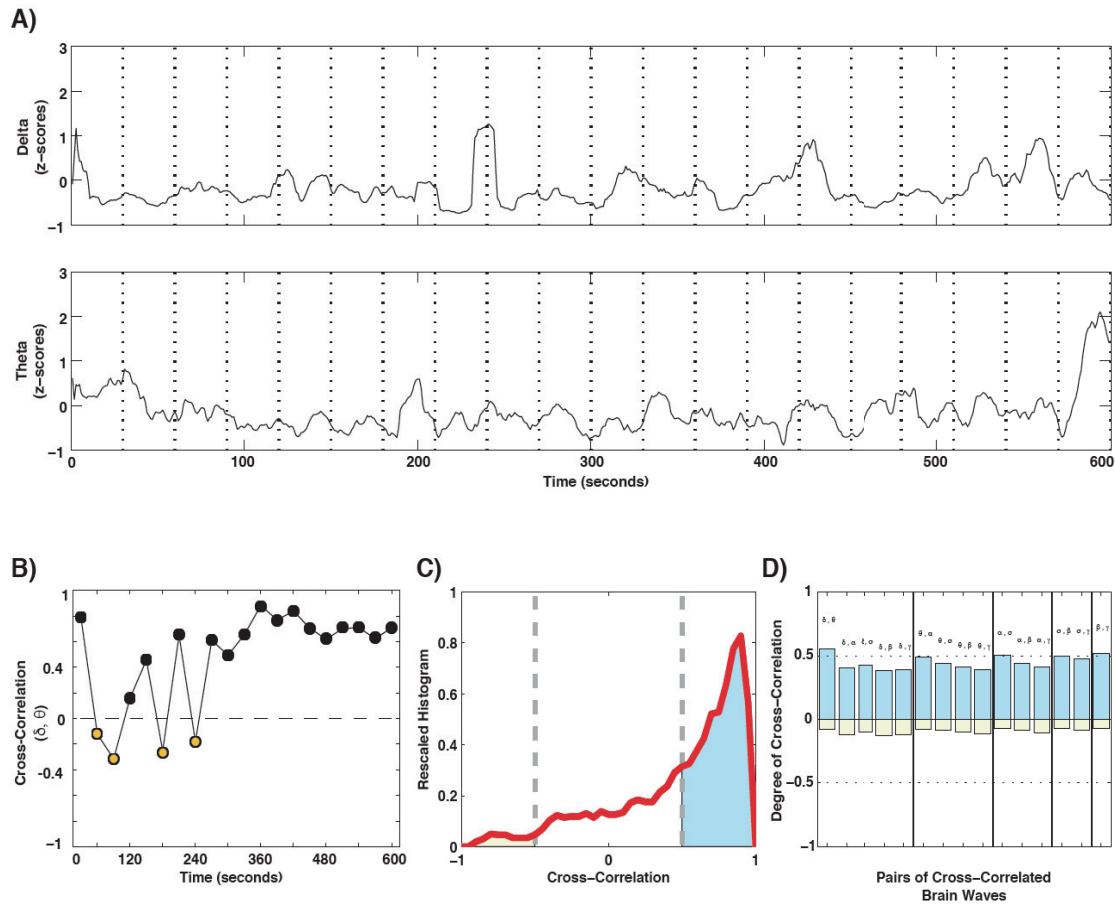
#### *Distribution profiles of cross-correlation values.*

The distribution of the cross-correlation values obtained for each physiologic state and pooled from all subjects was created (see Figure 12-C). Distributions of cross-correlation values for each physiologic state are obtained in the range from  $C = -1$  to  $C = 1$  using linear bins with size 0.05. To outline the distribution profile, a 4-point moving average was performed. Further, the cross-correlation distribution from individual subjects was pooled to quantify the group average behavior across physiologic states.

#### *Degree of cross-correlation.*

To further characterize the interaction between a given pair of brain rhythms, the degree of cross-correlation was defined as the number of episodes with significant cross-correlation values between the two brain waves. A threshold value of  $C = |0.5|$  was chosen, and significant positive cross-correlation was defined as  $C > 0.5$ , whereas significant anti-correlation corresponds to  $C < -0.5$ . For a given physiologic state, the degree of cross-correlation was calculated as the fraction of time when significant positive or negative cross-correlation was observed. Thus, for a given pair of brain rhythms the degree of positive correlation was represented by the area under the cross-correlation distribution curve with  $C > 0.5$ , whereas the degree of anti-correlation corresponded to the area under the distribution curve with  $C < -0.5$  (see Figure 12-C). Subsequently, the degree of correlation between all brain rhythms for all physiological periods as a function of exercise intensity was obtained (see Figure 13). The height of colored (shaded) bars in the upper half of the panels in Figure 13 represent the degree of positive cross-correlation, while the open bars in the lower half of the panels corresponds to the degree of negative cross-correlation. We repeated the calculation of the degree of cross-correlation for all physiologic periods. To test the robustness of our results for the degree of cross-correlation, the percentage of correlation values  $C \geq \pm 0.5$  for  $p < 0.01$  was calculated,

confirming that all  $C$  values included in the analysis were statistically significant, with only 7% of statistically significant correlation values for  $C \leq \pm 0.5$ .



**Figure 12. Degree of cross-correlation as a measure of brain rhythm interactions.** (A) Normalized spectral power of two physiologically relevant brain rhythms (Delta [0.5-3.5] Hz, Theta [4-7.5] Hz) derived from brain EEG recordings averaged across all channels from a sample healthy subject during warm-up period. (B) Cross-correlation values between Delta ( $\delta$ ) and Theta ( $\theta$ ) brain rhythms during the same period as in panel (A). Black symbols represent positive correlation and yellow symbols correspond to anti-correlation (values of cross-correlation coefficient  $C > 0$  corresponds to positive correlation and  $C < 0$  corresponds to anti-correlation). (C) Distribution of cross-correlation time series values  $\delta - \theta$  band pair obtained from the same subject during warm-up period. This pair of brain wave interaction is characterized by a specific profile of positive cross-correlation distribution. For each pair of brain waves, we quantify the degree of cross-correlation by calculating the fraction of total time during a particular physiologic state when significant cross-correlation values were observed. We chose the threshold for significant cross-correlation to be  $C \geq |0.5|$  (see Method section for details). As shown in panel (C), the degree of positive cross-correlation between  $\delta - \theta$  waves during warm-up corresponds to the ratio of the distribution area for  $C > 0.5$  (marked by blue shade) and the total area under the distribution curve (red line); the degree of anti-correlation corresponds to the ratio of the distribution area for  $C \leq -0.5$  (marked by yellow shade) out of the total distribution area under the red line. (D) The degree of positive correlations for different pairs of brain wave interactions is plotted as positive bars shaded in blue, whereas the degree of anti-correlation is represented by yellow bars in the negative direction. This measure and graphic representation of the strength of interactions among brain rhythms is used in Figure 13 to show different classes of brain wave interactions and to quantify how these interactions change as a function of exercise intensity.

### Network of dynamical interactions between frequency bands.

The degree of cross-correlation provides a simple way to characterize the brain wave interactions as it reduces each distribution profile to two values, while preserving the important features (e.g., skewness of distribution) of brain wave communications. To dissect the complex interactions among multiple brain rhythms, a positively- and anti-correlated networks was constructed, where network nodes represent six different brain rhythms, and links represent the degree of cross-correlation between corresponding brain

rhythms (Figure 14). The network link strength corresponds to the group averaged degree of cross-correlation obtained for different pairs of brain rhythms and was scaled with the line thickness and color (thicker and darker lines represent stronger links).

#### *Statistical analysis.*

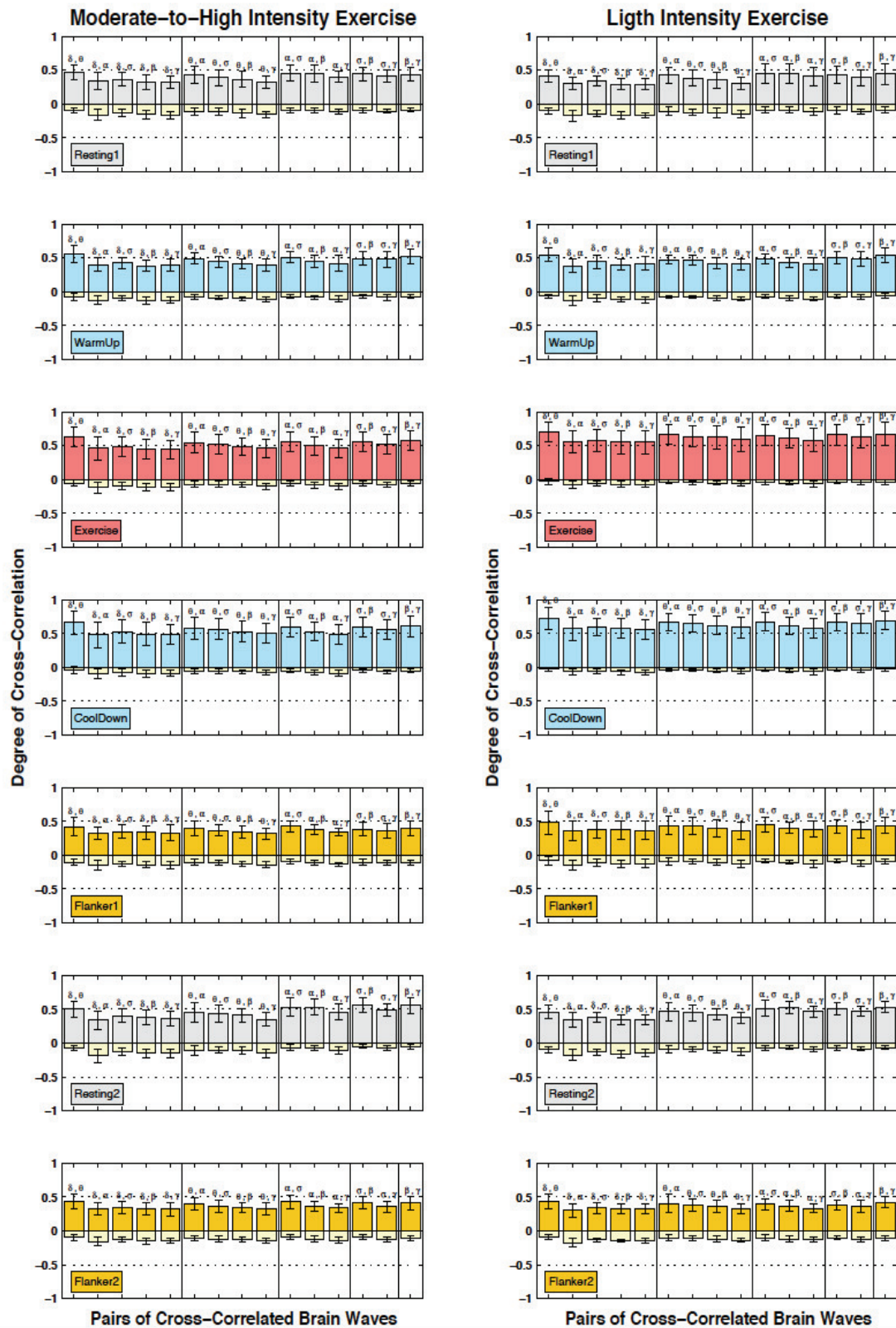
To estimate reliable differences in the interaction network among brain rhythms as a function of exercise intensity session, while limiting possible confounding issues due to multiple comparisons, a paired two-tailed permutation test based on the t-max statistic was run (Blair and Karniski, 1993; Maris and Oostenveld, 2007) using a family-wise  $\alpha$ -level of 0.05 for each pair of brain waves ( $\delta$ - $\theta$ ,  $\delta$ - $\alpha$ ,  $\delta$ - $\sigma$ ,  $\delta$ - $\beta$ ,  $\delta$ - $\gamma$ ,  $\theta$ - $\alpha$ ,  $\theta$ - $\sigma$ ,  $\theta$ - $\beta$ ,  $\theta$ - $\gamma$ ,  $\alpha$ - $\sigma$ ,  $\alpha$ - $\beta$ ,  $\alpha$ - $\gamma$ ,  $\sigma$ - $\beta$ ,  $\sigma$ - $\gamma$ ,  $\beta$ - $\gamma$ ), physiologic period (resting 1, warm-up, exercise, cool down, task 1, resting 2, task 2) and exercise session (moderate-to-high intensity, light intensity). Notably, following the rationale of our previous study (Ciria et al., 2018), we analyzed the difference of brain rhythm interaction during exercise with respect to the resting 1 period, separately for each exercise intensity session.

The nonparametric statistical test was performed in the following way: (1)  $t$ -test was computed across all brain waves pairs and states (210 “real”  $t$ -values). (2) Then, the exercise session labels for each individual subject was randomly permuted. (3) Subsequently, the associated  $t$ -test across all brain waves pairs and states was computed (210 comparisons). (4) Next, the largest  $t$ -value in this random permutation was saved, repeating this procedure 10.000 times to create a distribution of the size of the maximum  $t$ -value arising by chance. (5) Finally, the significant between-intensity differences in each brain wave pair for each physiologic state were estimated when the “real”  $t$ -value fall within the  $p < 0.05$  confidence interval of the permutation distribution.

## **Results**

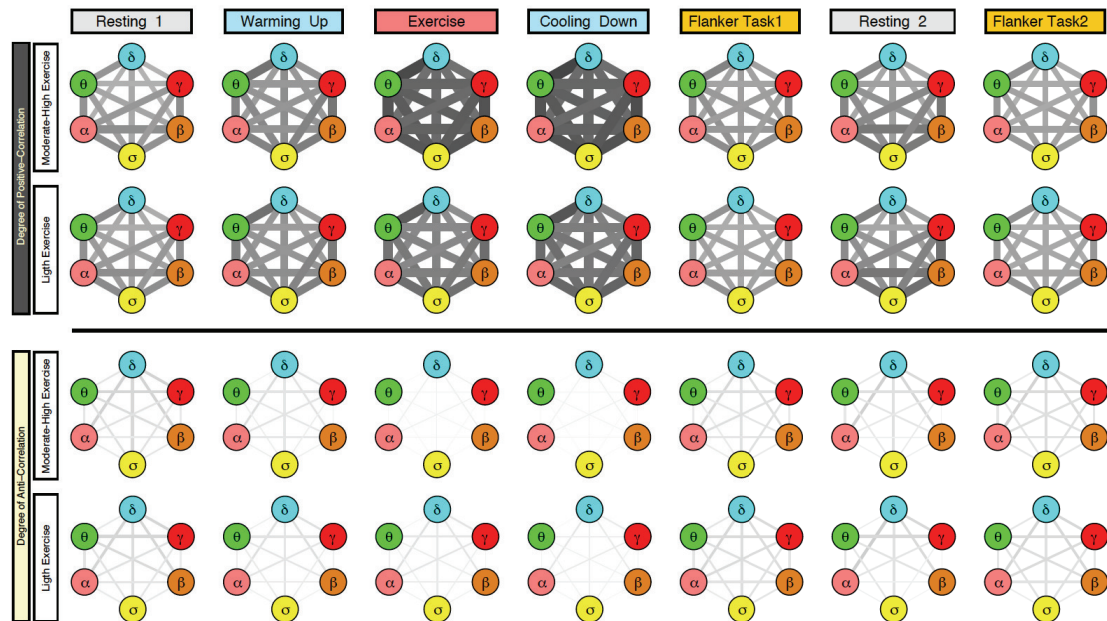
The analysis of physiological networks showed a significant main effect of period (Resting 1 vs. Exercise) for the moderate-to-high intensity exercise with twenty-two significant links (all  $ps < .05$ ). The analysis revealed stronger positive links in the moderate-to-high intensity exercise period for all pair of brain waves ( $\delta$ - $\theta$ ,  $\delta$ - $\alpha$ ,  $\delta$ - $\sigma$ ,  $\delta$ - $\beta$ ,  $\delta$ - $\gamma$ ,  $\theta$ - $\alpha$ ,  $\theta$ - $\sigma$ ,  $\theta$ - $\beta$ ,  $\theta$ - $\gamma$ ,  $\sigma$ - $\beta$ , and  $\sigma$ - $\gamma$ ), except for correlations between  $\alpha$ - $\sigma$ ,  $\alpha$ - $\beta$ ,  $\alpha$ - $\gamma$ , and  $\beta$ - $\gamma$ , in comparison to the resting 1 period. Similarly, the analysis of the anti-correlated links showed a weaker negative links in the moderate-to-high intensity exercise period with respect to the resting 1 period in all pair of brain waves, except for  $\alpha$ - $\sigma$ ,  $\alpha$ - $\beta$ ,  $\alpha$ - $\gamma$ , and  $\beta$ - $\gamma$ . The analysis of Light intensity exercise did not yield any significant difference (all  $ps > .05$ ). There were non-significant differences between exercise sessions (all  $ps < .1$ ).





**Figure 13. Physiological-states stratification patterns in the degree of cross-correlation for different pairs of brain rhythms as a function of exercise intensity.** For each pair of brain waves, the positive bar corresponds to the percentage of the area under the profile with cross-correlation  $C > 0.5$ , and the negative bar corresponds to the percentage of the area under the profile with  $C < -0.5$  (see Method section - Figure 12-C). Thus, the height of each positive or negative bar represents the fraction of the recording during a specific physiologic state with significant positive correlation ( $C > 0.5$ ) or

with significant anti-correlation ( $C < -0.5$ ). This stratification pattern in brain wave interactions is consistently observed for moderate-to-high intensity exercise (left panel), as well as in the light intensity exercise (right panel). Error bars represent the group standard deviation. Colors of positive bars correspond to different periods, and all negative bars are shown in yellow.



**Figure 14. Network communications and topological clustering of brain rhythms.** Network representation of coordinated interactions between different brain waves. Network nodes represent brain waves (EEG frequency bands) and network links indicate the degree of cross correlations for each pair of brain waves (line thickness and darkness correspond linearly to link strength). Two types of networks are shown: first two rows (moderate-to-high intensity exercise, light intensity exercise), where links strength reflects the fraction of time when significant positive correlation (with  $C > 0.5$ ) is found between a given pair of brain waves (as shown by positive bars in Figure 13); second two rows, where links strength corresponds to the fraction of time when significant anti-correlation (with  $C < -0.5$ ) is observed (as also shown by negative bars in Figure 13). The networks of coordinated interactions among brain waves evolve with transitions across physiological states. Remarkably, the coexistence of both positively- and anti-correlated networks of brain waves interactions within each physiologic state indicates a transient on/off nature of brain wave communications, where links of different nature can emerge during different periods of time

## Discussion

In the present study, we investigated pairwise interactions between brain rhythms during and following an acute bout of physical exercise as well as the collective behavior of brain rhythms in transition from rest to physical exertion in a group of healthy young adults. To this end, we analyze temporal patterns in the amplitude of brain waves activation during a single bout of aerobic exercise (cycling) at moderate-to-high intensity compared to a light intensity exercise (control) session. We also measured brain rhythm interactions during two flanker tasks (separated by a resting period) performed after the exercise. We found that these interactions were characterized by high degree of temporal positive cross-correlations, but also by the presence of significant negative-correlated (anti-correlations) interactions between brain waves. Notably, while the positive cross-correlations were stronger during moderate-to-high intensity exercise compared to resting state, the anti-correlations were weaker or even disappeared. In turn, the pattern of brain wave interactions during light intensity exercise did not differ from resting state. Contrary to what we expected, we did not find significant between-intensity differences.

The overall increase of brain wave interactions (positive cross-correlations) during moderate-to-high intensity exercise with respect to resting state is in line with



previous research (Crabbe and Dishman, 2004; Ciria et al., 2018; Ciria et al., 2019). which pointed to an overall increase of oscillatory brain activity while exercising, which seems to be unspecific of frequency range or channel location. The present results extend this finding, revealing, for the first time, an interplay between brain rhythms suggesting that the effect of acute exercise over brain function cannot be explained as a mere overall increase of oscillatory brain activity. That is, vigorous physical exercise might be considered as a highly demanding activity associated with an overall increase of oscillatory brain activity as well as an increase of dynamical interactions among different brain rhythms that continuously coordinate their activations over time.

The coexistence of both positively- and anti-correlated brain waves interactions within each physiologic state seems to indicate a transient on/off nature of brain wave interactions, where links of different nature can emerge during different periods of time, even within the same physiologic state. The specific topological clustering of brain wave networks during moderate-to-high exercise compared with the resting state points to a direct association between brain wave interactions and physiologic states and functions. Further, the pronounced transition in the interaction pattern between brain waves from resting state to moderate-to-high intensity exercise suggests that brain rhythms could collectively adjust and coordinate their activation in response to changes in physiologic regulation during physical exertion. Interestingly, certain pairs of brain waves (i.e.,  $\alpha$ - $\sigma$ ,  $\alpha$ - $\beta$ ,  $\alpha$ - $\gamma$ , and  $\beta$ - $\gamma$ ) did not show significant variations from resting state to moderate-to-high intensity exercise, remaining stable with respect to the other pairs. It has been proposed that interactions between slow and fast oscillations such as  $\alpha$ - $\gamma$  and  $\beta$ - $\gamma$  may facilitate cross-modal interaction between sensory channels that process information on different time scales (Schroeder et al., 2008; Engel and Fries, 2010). The stability of these specific pair-wave interactions under physical exertion could be related with neural processing of internal and external signals in order to maintain optimal task performance.

In a similar vein, Engel and Fries (2010) hypothesized that couplings in the spectral range between 13 and 30 Hz (i.e.,  $\sigma$ ,  $\beta$  and  $\gamma$ ) may be related to the maintenance of the status quo, that is, the maintenance of the current sensorimotor or cognitive state, which has been associated with the dominance of endogenous top-down influences that override the effect of potentially novel, or unexpected, external events. It is important to note that, in the present study, participants were instructed to maintain a fixed cadence during the 30' exercise bout, which would imply a continuation of the sensorimotor and cognitive set where novel stimuli were not expected, similarly to the resting state period. Although this hypothesis is partly supported by experimental evidence (see Engel and Fries, 2010, for a detailed review), our understanding of the brain wave interactions function and their association with distinctive cognitive processes is still in its infancy.

While the current study revealed an emergent phenomenon of dynamical interactions among different brain rhythms that evolves across different physiologic states, these results should be interpreted with special caution. Given the descriptive nature of the present study and the absence of specific hypotheses regarding brain rhythm interaction in this context, it would be bold to make strong statements beyond mere speculation. Further research is necessary to uncover the nature of brain rhythm under physical exertion and their role in mediating exercise-induced benefits, as well as to associate specific networks of interactions between signals from the brain and other physiological systems (e.g., heart, lungs, muscles, etc.) with distinct physiologic states and pathologic conditions. Specifically, randomized control trials of physical exercise programs should be performed to reveal if brain rhythm interaction pattern changes as a result of increases in physical exertion, or whether other parameters, such as training type, intensity, and duration, also come into play. Remarkably, several authors have made some

inroads into the development of novel theoretical frameworks and analytic tools to reliably identify and quantify multiple and simultaneous interactions between brain rhythms (Lisman and Buzsáki, 2008; Siegel et al., 2009; Onslow et al., 2011; Lin et al., 2016), but also among other key physiologic systems (e.g., cardiovascular, respiratory and locomotor), and their evolution across different physiologic states and conditions (Bullmore and Sporns, 2009; Bashan et al., 2012; Park and Friston, 2013; Faes et al., 2014; Ivanov et al., 2016; Ivanov et al., 2017).

To conclude, the present study provides novel evidence on the study of brain function under physical exertion, and suppose a step further for searching direct evidence of interaction between brain rhythms, to better understand how physical activity benefits global health (physical and cognitive).

### Acknowledgments

This work was supported by a research grant from the Ministerio de Economía y Competitividad (PSI2013- 46385-P) to D.S. and a predoctoral grant from the Ministerio de Economía y Competitividad (BES-2014-069050) to L.F.C. P.C.I. acknowledges support from W. M. Keck Foundation, and the Office of Naval Research (ONR grant No. 000141010078). The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript. We thank all the participants who took part in the experiment.

### References

- Bailey, S.P., Hall, E.E., Folger, S.E., Miller, P.C., 2008. Changes in EEG during graded exercise on a recumbent cycle ergometer. *Journal of sports science & medicine* 7, 505.
- Bashan, A., Bartsch, R.P., Kantelhardt, J.W., Havlin, S., Ivanov, P.C., 2012. Network physiology reveals relations between network topology and physiological function. *Nature Communications* 3, 702. <https://doi.org/10.1038/ncomms1705>
- Basso, J.C., Suzuki, W.A., 2017. The Effects of Acute Exercise on Mood, Cognition, Neurophysiology, and Neurochemical Pathways: A Review. *Brain Plasticity* 2, 127–152. <https://doi.org/10.3233/BPL-160040>
- Blair, R.C., Karniski, W., 1993. An alternative method for significance testing of waveform difference potentials. *Psychophysiology* 30, 518–524.
- Boutcher, S., 1993. Emotion and aerobic exercise. *Handbook of research on sport psychology* 799–814.
- Buchman, T.G., 2006. Physiologic Failure: Multiple Organ Dysfunction Syndrome, in: Deisboeck, T.S., Kresh, J.Y. (Eds.), *Complex Systems Science in Biomedicine, Topics in Biomedical Engineering International Book Series*. Springer US, Boston, MA, pp. 631–640.
- Bullmore, E., Sporns, O., 2009. Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature Reviews Neuroscience* 10, 186.
- Bullock, T., Cecotti, H., Giesbrecht, B., 2015. Multiple stages of information processing are modulated during acute bouts of exercise. *Neuroscience* 307, 138–150. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.08.046>
- Bullock, T., Elliott, J.C., Serences, J.T., Giesbrecht, B., 2017. Acute Exercise Modulates Feature-selective Responses in Human Cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience* 29, 605–618. [https://doi.org/10.1162/jocn\\_a\\_01082](https://doi.org/10.1162/jocn_a_01082)

- Buzsáki, G., 2006. *Rhythms of the brain*. Oxford University Press, Oxford ; New York.
- Chang, Y.-K., Chu, C.-H., Wang, C.-C., Song, T.-F., Wei, G.-X., 2015. Effect of acute exercise and cardiovascular fitness on cognitive function: An event-related cortical desynchronization study. *Psychophysiology* 52, 342–351.
- Chang, Y.K., Labban, J.D., Gapin, J.I., Etnier, J.L., 2012. The effects of acute exercise on cognitive performance: A meta-analysis. *Brain Research* 1453, 87–101. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2012.02.068>
- Chmura, J., Krysztofiak, H., Ziemia, A.W., Nazar, K., Kaciuba-Uścilko, H., 1997. Psychomotor performance during prolonged exercise above and below the blood lactate threshold. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology* 77, 77–80.
- Ciria, L.F., Luque-Casado, A., Sanabria, D., Holgado, D., Ivanov, P.C., Perakakis, P., 2019. Oscillatory brain activity during acute exercise: Tonic and transient neural response to an oddball task. *Psychophysiology* e13326. <https://doi.org/10.1111/psyp.13326>
- Ciria, L.F., Perakakis, P., Luque-Casado, A., Sanabria, D., 2018. Physical exercise increases overall brain oscillatory activity but does not influence inhibitory control in young adults. *NeuroImage* 181, 203–210. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2018.07.009>
- Crabbe, J.B., Dishman, R.K., 2004. Brain electrocortical activity during and after exercise: A quantitative synthesis. *Psychophysiology* 41, 563–574. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2004.00176.x>
- Delorme, A., Makeig, S., 2004. EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods* 134, 9–21. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2003.10.009>
- Delorme, A., Makeig, S., Sejnowski, T.J., 2001. Automatic artifact rejection for EEG data using high-order statistics and independent component analysis, in: *Proceedings of the Third International ICA Conference*. pp. 9–12.
- Engel, A.K., Fries, P., 2010. Beta-band oscillations—signalling the status quo? *Current opinion in neurobiology* 20, 156–165.
- Erickson, K.I., Hillman, C.H., Kramer, A.F., 2015. Physical activity, brain, and cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences* 4, 27–32. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.01.005>
- Faes, L., Nollo, G., Jurysta, F., Marinazzo, D., 2014. Information dynamics of brain–heart physiological networks during sleep. *New Journal of Physics* 16, 105005.
- Fuster, J.M., 1997. Network memory. *Trends in neurosciences* 20, 451–459.
- Gonzalez-Fernandez, F., Etnier, J.L., Zabala, M., Sanabria, D., 2017. Vigilance performance during acute exercise. *Int. J. Sport Psychol.* 48, 435–447.
- Hoffmann, S., Falkenstein, M., 2008. The Correction of Eye Blink Artefacts in the EEG: A Comparison of Two Prominent Methods. *PLoS ONE* 3, e3004. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003004>
- Ivanov, P.C., Liu, K.K., Bartsch, R.P., 2016. Focus on the emerging new fields of network physiology and network medicine. *New Journal of Physics* 18, 100201.
- Ivanov, P.C., Liu, K.K.L., Lin, A., Bartsch, R.P., 2017. Network Physiology: From Neural Plasticity to Organ Network Interactions, in: Mantica, G., Stoop,

- R., Stramaglia, S. (Eds.), *Emergent Complexity from Nonlinearity, in Physics, Engineering and the Life Sciences*. Springer International Publishing, Cham, pp. 145–165.
- Ivanov, P.C., Ma, Q.D., Bartsch, R.P., Hausdorff, J.M., Amaral, L.A.N., Schulte-Frohlinde, V., Stanley, H.E., Yoneyama, M., 2009. Levels of complexity in scale-invariant neural signals. *Physical Review E* 79, 041920.
  - Kubitz, K.A., Pothakos, K., 1997. Does aerobic exercise decrease brain activation? *Journal of Sport and Exercise Psychology* 19, 291–301.
  - Lambourne, K., Tomporowski, P., 2010. The effect of exercise-induced arousal on cognitive task performance: A meta-regression analysis. *Brain Research* 1341, 12–24. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.03.091>
  - Lin, A., Liu, K.K.L., Bartsch, R.P., Ivanov, P.C., 2016. Delay-correlation landscape reveals characteristic time delays of brain rhythms and heart interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 374, 20150182. <https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0182>
  - Lisman, J., Buzsáki, G., 2008. A neural coding scheme formed by the combined function of gamma and theta oscillations. *Schizophrenia bulletin* 34, 974–980.
  - Ludyga, S., Gronwald, T., Hottenrott, K., 2016. Effects of high vs. low cadence training on cyclists' brain cortical activity during exercise. *Journal of Science and Medicine in Sport* 19, 342–347. <https://doi.org/10.1016/j.jsams.2015.04.003>
  - Maris, E., Oostenveld, R., 2007. Nonparametric statistical testing of EEG- and MEG-data. *Journal of Neuroscience Methods* 164, 177–190. <https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2007.03.024>
  - Nybo, L., Secher, N.H., 2004. Cerebral perturbations provoked by prolonged exercise. *Progress in Neurobiology* 72, 223–261. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2004.03.005>
  - Oda, S., Matsumoto, T., Nakagawa, K., Moriya, K., 1999. Relaxation effects in humans of underwater exercise of moderate intensity. *European journal of applied physiology and occupational physiology* 80, 253–259.
  - Olson, R.L., Chang, Y.-K., Brush, C.J., Kwok, A.N., Gordon, V.X., Alderman, B.L., 2016. Neurophysiological and behavioral correlates of cognitive control during low and moderate intensity exercise. *NeuroImage* 131, 171–180. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.10.011>
  - Onslow, A.C.E., Bogacz, R., Jones, M.W., 2011. Quantifying phase–amplitude coupling in neuronal network oscillations. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 105, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.pbiomolbio.2010.09.007>
  - Oostenveld, R., Fries, P., Maris, E., Schoffelen, J.-M., 2011. FieldTrip: Open Source Software for Advanced Analysis of MEG, EEG, and Invasive Electrophysiological Data. *Computational Intelligence and Neuroscience* 2011, 1–9. <https://doi.org/10.1155/2011/156869>
  - Park, H.-J., Friston, K., 2013. Structural and functional brain networks: from connections to cognition. *Science* 342, 1238411.
  - Petruzzello, S.J., Landers, D.M., Hatfield, B.D., Kubitz, K.A., Salazar, W., 1991. A Meta-Analysis on the Anxiety-Reducing Effects of Acute and Chronic Exercise: Outcomes and Mechanisms. *Sports Medicine* 11, 143–182. <https://doi.org/10.2165/00007256-199111030-00002>

- Sarbadhikari, S.N., Chakrabarty, K., 2001. Chaos in the brain: a short review alluding to epilepsy, depression, exercise and lateralization. *Medical engineering & physics* 23, 447–457.
- Sauseng, P., Klimesch, W., 2008. What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 32, 1001–1013. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.03.014>
- Schroeder, C.E., Lakatos, P., Kajikawa, Y., Partan, S., Puce, A., 2008. Neuronal oscillations and visual amplification of speech. *Trends in cognitive sciences* 12, 106–113.
- Siegel, M., Warden, M.R., Miller, E.K., 2009. Phase-dependent neuronal coding of objects in short-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 21341–21346.
- Varela, F., Lachaux, J.-P., Rodriguez, E., Martinerie, J., 2001. The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration. *Nature Reviews Neuroscience* 2, 229–239. <https://doi.org/10.1038/35067550>
- Verburgh, L., Konigs, M., Scherder, E.J.A., Oosterlaan, J., 2014. Physical exercise and executive functions in preadolescent children, adolescents and young adults: a meta-analysis. *British Journal of Sports Medicine* 48, 973–979. <https://doi.org/10.1136/bjsports-2012-091441>

---

## **CAPÍTULO VII. Discusión general**

---



La fisiología humana parece estar adaptada evolutivamente para responder al estrés inducido por el ejercicio físico de forma eficiente (Raichlen & Alexander, 2017b). En condiciones de esfuerzo físico, la mayoría de sistemas fisiológicos ajustan su funcionamiento continuamente de forma precisa para adaptarse a las demandas del ejercicio y preservar la integridad del organismo. Estas dinámicas regulatorias de la mayoría de sistemas fisiológicos (e.g., cardiovascular, respiratorio, muscular, etc.) están bien descritas en la literatura (e.g., McArdle et al., 2010). Sin embargo, se sabe muy poco acerca de la dinámica cerebral en condiciones de esfuerzo físico. La presente tesis doctoral tiene como objetivo principal comprender la dinámica cerebral y su relación con el procesamiento atencional durante y después de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico de alta intensidad. Para ello, se llevaron a cabo tres estudios experimentales desde un enfoque basado en la neurociencia cognitiva, combinando el registro psicofisiológico de la actividad cerebral mediante EEG con medidas comportamentales.

En conjunto, los resultados de los tres estudios de esta tesis proporcionan una visión global sobre la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria durante y después de la realización de una sesión puntual de ejercicio físico aeróbico, así como los correlatos neurales asociados al procesamiento atencional. En particular, los resultados de los Estudios 1 y 2 muestran la existencia de un aumento generalizado de la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de ejercicio físico de intensidad moderada-alta, que desaparece inmediatamente tras el cese del ejercicio. Además, este incremento de la actividad cerebral oscilatoria parece no tener una localización cortical específica en frecuencias lentas, mientras que en frecuencias más rápidas se localiza en zonas posteriores. A primera vista, estos hallazgos apuntan a un efecto generalizado de activación cortical inducida por el ejercicio, similar a otros cambios fisiológicos que resultan de un ejercicio de alta intensidad, como el aumento de la temperatura central o la frecuencia cardiorrespiratoria (McMorris & Hale, 2015). Por otra parte, y en contra de la literatura previa, los resultados comportamentales de ambos estudios no mostraron mejoras significativas en el procesamiento atencional ni durante, ni después del ejercicio físico. En cambio, los resultados del Estudio 1 mostraron la presencia de cambios transitorios en la actividad espectral del EEG que podría interpretarse como una facilitación de los procesos atencionales durante el ejercicio físico de intensidad moderada-alta. Este hallazgo sugiere que la dinámica cerebral durante la realización de ejercicio físico de alta intensidad no puede ser explicada como un simple aumento general de la actividad cerebral oscilatoria, sino más bien como un patrón complejo de cambios en la dinámica cerebral que ocurren en diferentes escalas espacio-temporales. Los resultados del tercer estudio de esta tesis apoyan esta idea, revelando, por primera vez, la existencia de interacciones transitorias entre los diferentes ritmos cerebrales, cuya configuración como red integrada de interacciones evoluciona desde un estado de reposo a un estado de esfuerzo físico de alta intensidad. Además, estos patrones específicos de interacción entre ritmos cerebrales se caracterizaron por su naturaleza transitoria de activación/desactivación, sugiriendo la posibilidad de que los ritmos cerebrales podrían coordinar continuamente sus interacciones como un mecanismo de regulación cerebral para dar respuesta a las demandas fisiológicas en condiciones de esfuerzo físico.

### **Oscilaciones cerebrales y ejercicio físico a nivel tónico.**

El aumento general de la potencia espectral del EEG durante el ejercicio de intensidad moderada-alta respecto a la condición de control de baja intensidad, así como respecto al estado de reposo, está en línea con las conclusiones del único metanálisis hasta la fecha que ha abordado este tema (Crabbe & Dishman, 2004). Los resultados de los Estudios 1 y 2 confirman la ausencia de un efecto selectivo del ejercicio físico sobre la

banda de frecuencia alpha en localizaciones frontales, corroborando que este aumento de la potencia espectral sería extensible al resto de bandas de frecuencias y zonas de la corteza cerebral. No obstante, es importante matizar que en el Estudio 2 no se encontraron diferencias entre el estado de reposo y el ejercicio de intensidad moderada-alta en el rango de frecuencias entre 6 y 11 Hz. Tampoco se observaron diferencias entre el reposo y el ejercicio de baja intensidad entre 4 y 12 Hz. La explicación más plausible de esta ausencia de diferencias se basa en las características del periodo de reposo previo al ejercicio. Durante ese periodo, los participantes permanecían con los ojos cerrados, lo que se sabe que provoca un aumento drástico de la potencia en la banda de frecuencia alpha (cf., Klimesch, 1999), que se desvanece de forma inmediata cuando se abren los ojos. Luego es muy probable que el aumento general de la potencia espectral durante el ejercicio físico no fuese suficiente para superar la potencia de alpha con los ojos cerrados. En este mismo sentido, el ejercicio físico de baja intensidad, que también provocó un aumento de la potencia espectral —aunque menor que la del ejercicio de intensidad moderada-alta— tampoco fue suficiente para alcanzar la potencia de alpha durante el reposo con los ojos cerrados. Es más, otras frecuencias adyacentes a alpha, (i.e., entre 5 y 26 Hz), también mostraron una mayor potencia en localizaciones centrales durante el reposo respecto al ejercicio de baja intensidad. En este caso, la utilización de un periodo de reposo con los ojos abiertos hubiera sido más apropiado para acometer estas comparaciones, no solo para evitar el ya citado incremento de alpha en periodos de reposo con los ojos cerrados, sino también para que ambos periodos fueran más similares entre sí (i.e., realizar ambos periodos con los ojos abiertos).

Otro de los hallazgos interesantes respecto al análisis tónico de la actividad espectral durante el ejercicio físico fue la ausencia de diferencias en la banda de frecuencia theta al comparar entre el ejercicio de intensidad moderada-alta y el ejercicio de baja intensidad. En concreto, en el Estudio 1 no se encontraron diferencias entre condiciones en el rango de frecuencias entre 6 y 7 Hz, mientras que en el Estudio 2 no se encontraron diferencias entre 4 y 9 Hz. Estos resultados muestran una cierta independencia de la actividad de theta durante la realización de ejercicio físico, lo que contradice parcialmente las conclusiones de Crabbe y Dishman (2004) que aludían al efecto generalizado del ejercicio físico sobre todo el espectro de frecuencias. Cabe resaltar que algunos autores han relacionado el aumento de la potencia de theta con el incremento en las demandas de tarea (Klimesch, Doppelmayr, Pachinger, & Ripper, 1997), lo que podría tener relación con los resultados de los Estudios 1 y 2. No obstante, no es posible especular más allá con la evidencia existente hasta la fecha.

Por otra parte, como se menciona en párrafos anteriores, Crabbe y Dishman (2004) concluyen que el aumento de la potencia espectral del EEG durante el ejercicio físico no es específico de ninguna banda de frecuencia, pero tampoco de ninguna localización cortical. En esta línea, los resultados del Estudio 2 mostraron un aumento significativo de la potencia espectral durante el ejercicio —independientemente de la intensidad— con respecto al periodo de reposo. Sin embargo, mientras que las diferencias en las frecuencias lentas se observaron en toda la superficie cortical, las diferencias en las frecuencias más rápidas se observaron únicamente en localizaciones parieto-occipitales. Este resultado, es similar al encontrado tanto en el Estudio 1 como en el Estudio 2 cuando se comparó la potencia espectral durante el ejercicio físico en función de la intensidad. En ambos estudios, la mayor potencia espectral en las frecuencias más bajas estuvo distribuida globalmente, mientras que en las frecuencias más rápidas estuvo localizada en zonas corticales posteriores, lo que apoya sólo parcialmente las conclusiones de Crabbe y Dishman (2004). No obstante, cualquier afirmación respecto a la localización cortical de las diferencias encontradas en los estudios de esta tesis —al igual que en la mayoría

de las investigaciones previas— es mera especulación ya que no se realizaron análisis de localización de fuentes.

La condición control utilizada en los estudios de esta tesis doctoral es clave para explicar algunas discrepancias entre los resultados obtenidos y la literatura previa. En los estudios que componen esta tesis, la condición control se caracterizó por ser una condición de ejercicio a baja intensidad, en lugar de una condición de reposo (i.e., sin ejercicio físico) como se ha utilizado en la mayoría de estudios previos (Yagi, Coburn, Estes, & Arruda, 1999; Pontifex & Hillman, 2007; Hillman et al., 2009; Schmidt-Kassow, Heinemann, Abel, & Kaiser, 2013; Vogt, Herpers, Scherfgen, Strüder, & Schneider, 2015; Chang, Chu, Wang, Song, & Wei, 2015). Es razonable suponer, como apuntan otros autores (e.g., Walsh, 2014), que la coordinación del movimiento es una tarea altamente demandante a nivel cognitivo. Por lo tanto, una condición de control que implique, en la medida de lo posible, demandas de coordinación motora similares a la condición experimental (i.e., pedalear a baja intensidad) resulta esencial para interpretar los posibles efectos del ejercicio físico sobre el funcionamiento cerebral y cognitivo. Sin embargo, es cierto que las condiciones no estuvieron totalmente igualadas en términos de doble tarea, puesto que las demandas físicas del ejercicio de intensidad moderada-alta son mucho mayores que las del ejercicio de baja intensidad. No obstante, un ejercicio de baja intensidad como control de una condición de ejercicio de alta intensidad —en lugar de una condición sin ejercicio— ofrece una forma más adecuada para igualar, en la medida de lo posible, las dos condiciones experimentales en términos de demandas de doble tarea. Además, una condición control a baja intensidad también permite controlar la posible influencia de las expectativas de los participantes en cuanto al rendimiento en tarea, ya sea durante o después del ejercicio. Está bien descrito en la literatura que los voluntarios que toman parte en un experimento generalmente tienen expectativas sobre los objetivos e hipótesis del estudio (cf., Orne, 1962). Esto, unido al hecho de que el ejercicio físico ha sido tradicionalmente asociado con el bienestar físico y mental, implica la posibilidad de que los participantes esperen beneficios durante o después del ejercicio físico respecto a una condición de reposo. En otras palabras, el efecto del ejercicio podría verse influido por un posible efecto placebo.

Los resultados del Estudio 2 respecto al curso temporal del incremento de la actividad cerebral oscilatoria tras el cese del ejercicio también contradicen otra de las principales conclusiones de Crabbe y Dishman (2004), que indica que el incremento de la potencia espectral podría perdurar hasta 30 minutos después de la relación de una sesión puntual de ejercicio físico. La ausencia de diferencias entre condiciones tras el cese del ejercicio en el Estudio 2 sugiere que el aumento de la potencia espectral del EEG observado durante el ejercicio físico podría disiparse rápidamente en los primeros minutos tras la realización del ejercicio físico. No obstante, esta ausencia de diferencias podría deberse a la inclusión de un periodo activo de vuelta a la calma de 10 minutos a baja intensidad, similar en ambas condiciones tras el periodo de ejercicio. Esto podría ser un indicativo de que la actividad cerebral oscilatoria se adapta rápidamente a las demandas de la tarea que en fueron similares en ambas condiciones.

En general, el aumento global de la potencia espectral del EEG durante el ejercicio físico, tanto en el Estudio 1 como en el Estudio 2, es consistente con estudios recientes que han asociado la práctica de ejercicio físico con un mayor nivel de activación/arousal, que se relacionaría con una mayor excitabilidad general de las neuronas corticales (Oken, Salinsky, & Elsas, 2006; Langner & Eickhoff, 2013; Enders et al., 2016). En base a estos resultados, la dinámica regulatoria de la actividad cerebral oscilatoria durante la realización de ejercicio físico de alta intensidad podría ser descrita, a nivel global, de forma similar a las dinámicas de muchos otros sistemas fisiológicos (e.g., la tasa cardiaca,

la respiración o la concentración de catecolaminas). Siguiendo esta línea, a medida que aumenta la intensidad del ejercicio, aumentaría la actividad cerebral oscilatoria, hasta llegar a un punto óptimo de activación donde se observaría una facilitación del procesamiento atencional que se reflejaría en un mejor rendimiento en tarea. Sin embargo, la ausencia de diferencias a nivel comportamental en ambos estudios no es compatible con estas teorías basadas en el aumento de la activación para explicar la relación ejercicio-cognición (Cooper, 1973; McMorris & Graydon, 2000; Davranche & Audiffren, 2004; McMorris, Collard, Corbett, Dicks, & Swain, 2008; Lambourne & Tomporowski, 2010).

### **Oscilaciones cerebrales y ejercicio físico a nivel fásico.**

Entender el funcionamiento cerebral durante o después de la realización de ejercicio físico también requiere comprender cómo procesamos la información en esas condiciones. Es decir, la actividad física no solo implica la monitorización y regulación de la información proveniente de los sistemas fisiológicos, sino también el procesamiento de la información proveniente del exterior para responder de forma eficiente a los estímulos potencialmente relevantes en un entorno dinámico caracterizado por su alto nivel de incertidumbre. En este sentido, los resultados del Estudio 1 mostraron la presencia de cambios transitorios en la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria asociada al procesamiento de estímulos relevantes durante la realización de ejercicio físico. En concreto, durante el ejercicio de intensidad moderada-alta se observó una menor supresión de la potencia de las bandas alpha y beta tras la presentación de los estímulos frecuentes e irrelevantes, junto a un menor incremento de la potencia de la banda theta ante los estímulos relevantes más salientes, en comparación con el ejercicio de baja intensidad. Estos resultados son únicos en la literatura puesto que, hasta la fecha, ningún estudio había explorado la dinámica espectral del EEG en condiciones de esfuerzo físico.

Existe literatura previa que ha observado cambios transitorios en las bandas de frecuencia theta y alpha asociados a la realización de una tarea tipo oddball en contextos de reposo (e.g., Yordanova & Kolev, 1998; Yordanova, Kolev, & Polich, 2001). En concreto, se ha relacionado el aumento transitorio de la potencia de theta ante la presentación de estímulos novedosos con una posible respuesta de orientación asociada al procesamiento de la novedad (Demiralp, Ademoglu, Comerchero, & Polich, 2001; Demiralp, Ademoglu, Istefanopulos, Başar-Eroglu, & Başar, 2001). Por otra parte, la supresión de alpha previa o posterior a la presentación de estímulos transitorios también ha sido relacionada con el nivel atencional durante una tarea oddball en reposo (Yordanova & Kolev, 1998; Yordanova, Kolev, & Polich, 2001). Los resultados del Estudio 1 están en línea con estos hallazgos previos y sugieren que las diferencias en la respuesta neural evocada por los eventos de la tarea oddball, en función de la intensidad del ejercicio, podrían reflejar una facilitación de los procesos atencionales durante el ejercicio físico. Es decir, dado que el rendimiento en la tarea fue similar en ambas condiciones de intensidad, se podría argumentar que la menor reactividad de los distintos ritmos cerebrales observada durante el ejercicio de intensidad moderada-alta, respecto al ejercicio de baja intensidad, podría ser un signo de eficiencia cerebral (i.e., menos actividad cerebral para un mismo rendimiento cognitivo). Algunas investigaciones con ERPs también apuntan a esta posibilidad para explicar la relación ejercicio-cerebro-cognición (Yagi, Coburn, Estes, & Arruda, 1999; Pontifex & Hillman, 2007; Erickson, Hillman, & Kramer, 2015; Bullock, Elliott, Serences, & Giesbrecht, 2017). Por ejemplo, Yagi y colaboradores (1999) observaron una reducción de la amplitud del P300 junto a una menor latencia ante los estímulos de una tarea oddball durante una sesión de ejercicio físico aeróbico (i.e., ciclismo) a intensidad moderada, respecto a una sesión de control en

reposo. No obstante, con la evidencia disponible hasta el momento, esta interpretación sigue siendo altamente especulativa, en parte debido a la naturaleza circular del razonamiento.

Por otra parte, también se podría especular que la menor reactividad de las bandas de frecuencia ante los estímulos podría deberse a un efecto techo provocado por el aumento general de potencia espectral durante el ejercicio de intensidad moderada-alta. En el caso concreto de alpha y beta, un hipotético efecto techo de la actividad espectral habría limitado el posible aumento de la potencia, aunque no una disminución de la misma que fue lo que se observó en el Estudio 1. Luego los cambios transitorios de alpha y beta en función de la intensidad del ejercicio no podrían ser explicados por este posible efecto techo. Sin embargo, los cambios transitorios en la banda theta sí podrían explicarse por un posible efecto techo. Es decir, una potencia espectral muy alta a nivel tónico podría limitar la magnitud de un posible incremento tras la presentación de un estímulo relevante. Esta posibilidad parece poco probable dada la ausencia de diferencias en la actividad espectral a nivel tónico entre las condiciones de ejercicio en el rango de frecuencias de theta. Por lo tanto, la menor reactividad de theta, así como de alpha y beta, no parecen explicarse por las diferencias en la potencia espectral a nivel tónico durante el ejercicio. Es importante resaltar de nuevo que ambas condiciones de ejercicio no coincidían perfectamente en términos de demandas de tarea dual, lo que podría explicar estas diferencias. Sin embargo, aunque el ejercicio de intensidad moderada-alta implica mayores demandas, los resultados del análisis ERSP mostraron una menor actividad asociada a los estímulos de la tarea, con respecto al ejercicio de baja intensidad, lo que tampoco apoyaría la explicación de las diferencias observadas en base a las diferencias en las demandas de tarea dual.

También existe la posibilidad de que los índices comportamentales no captaran las posibles diferencias en el procesamiento atencional en función de la intensidad del ejercicio debido al efecto techo observado en el rendimiento en la tarea. De hecho, varios autores han sugerido que los hallazgos contradictorios de la literatura previa que ha investigado los correlatos neurales durante la realización de ejercicio físico mediante el estudio de los ERPs podrían deberse a que las tareas utilizadas (i.e., principalmente tareas oddball) no son lo suficientemente demandantes para reflejar los efectos facilitadores asociados a la realización de ejercicio físico (cf., Hillman, Pontifex, & Themanson, 2009). No obstante, la tarea oddball utilizada en el Estudio 1 de esta tesis difiere significativamente de las utilizadas en las investigaciones previas, puesto que se trata de una tarea oddball de dos categorías caracterizada por su alta dificultad de discriminación entre el estímulo objetivo y el estímulo estándar (i.e., círculo azul grande / círculo azul pequeño), que se ha demostrado que aumenta la captura atencional. Por otra parte, la presencia de un segundo estímulo objetivo muy saliente (i.e., cuadrado rojo) también aumenta la captura atencional, lo que provoca mayores respuestas neurales que un estímulo oddball convencional (Sawaki & Katayama, 2007). En el Estudio 1, a pesar de encontrar cambios transitorios relacionados con los estímulos de la tarea en la actividad cerebral oscilatoria en función de la intensidad del ejercicio, no encontramos variaciones en el rendimiento en tarea, lo que limita la interpretación de nuestros resultados.

Con respecto a los cambios transitorios en la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria asociada al procesamiento de estímulos relevantes después del ejercicio, los resultados del Estudio 2 no revelaron un posible efecto facilitador del ejercicio sobre los procesos atencionales. Ni las respuestas transitorias de los ritmos cerebrales asociadas a los estímulos de la tarea, ni los datos de comportamiento (i.e., RT y ACC) mostraron diferencias significativas en función de la intensidad del ejercicio, lo que no apoya la existencia de mejoras en los procesos atencionales tras la realización de un ejercicio físico



de intensidad moderada-alta respecto a una sesión de baja intensidad. Es importante tener en cuenta que el Experimento 2 se diseñó siguiendo todas las recomendaciones de los metanálisis previos para inducir mejoras en los procesos atencionales tras una sesión puntual de ejercicio físico (Etnier et al., 1997; Sibley & Etnier, 2003; Lambourne & Tomporowski, 2010; McMorris & Hale, 2012; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2015). Esto es: 1) ejercicio físico aeróbico a intensidad moderada-alta (i.e., entre el 60% y el 80% del  $\text{VO}_2\text{max.}$ ); 2) duración del ejercicio superior a 20 minutos e inferior a 45 min para evitar fatiga; 3) medición de los procesos atencionales mediante tareas con gran carga ejecutiva (i.e., tarea de flancos); y 4) realización de la tarea cognitiva en la ventana de tiempo recomendada para observar los mayores beneficios cognitivos (i.e., entre 10 y 20 minutos tras la finalización del ejercicio). A pesar de seguir todas estas indicaciones de la literatura previa, no se observó ningún tipo de facilitación atencional tras la realización del ejercicio.

En el único estudio hasta fecha que ha investigado la actividad cerebral oscilatoria asociada a los procesos atencionales tras la realización de ejercicio físico Chang y colaboradores (2015) observaron una mayor disminución de la potencia de alpha evocada por los estímulos de una tarea Stroop tras la realización de una sesión de ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada, en relación con una condición de control de reposo. Estas diferencias en la potencia de alpha se observaron en localizaciones frontales, y estuvieron acompañadas de una mejora en el rendimiento en tarea (i.e., RT más cortos). Estos resultados fueron interpretados, en línea con los metanálisis previos (Etnier et al., 1997; Sibley & Etnier, 2003; Lambourne & Tomporowski, 2010; McMorris & Hale, 2012; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2015), como un facilitamiento de los procesos atencionales tras la realización del ejercicio físico. Los resultados del Estudio 2 de esta tesis no apoyan ninguno de sus hallazgos puesto que no se encontraron diferencias ni en las respuestas fásicas de los ritmos cerebrales, ni en los índices comportamentales en función de la intensidad del ejercicio.

No obstante, existen algunas diferencias en cuanto al procedimiento experimental entre el estudio de Chang et al. (2015) y el Estudio 2 de esta tesis que podrían explicar algunas de las discrepancias entre los resultados de uno y otro estudio. Una de ellas es el momento en que los participantes completaron la tarea cognitiva. Mientras los participantes del estudio de Chang y colaboradores realizaron la tarea inmediatamente después del ejercicio (i.e., dentro de los primeros 15 min), los participantes del Estudio 2 lo hicieron tras un período de vuelta a la calma de unos 15 minutos aproximadamente después del ejercicio. Aunque se trata de una diferencia procedimental importante, es poco probable que esto pueda explicar la ausencia de mejoras en los procesos atencionales tras el ejercicio en el Estudio 2, puesto que la tarea se realizó dentro de la ventana de tiempo tras la finalización del ejercicio (i.e., entre los primeros 10-20 minutos tras el ejercicio) donde se han encontrado los mayores beneficios a nivel cognitivo (Lambourne & Tomporowski, 2010; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012).

Por otra parte, aunque la tarea utilizada no fue la misma (i.e., tarea Stroop vs tarea de flancos), ambas son consideradas tareas de control ejecutivo, donde el componente atencional resulta clave para un buen rendimiento. Además, ambas tareas se caracterizan por su alto nivel de interferencia en los ensayos incongruentes, y han demostrado ser lo suficientemente demandantes como para detectar los posibles efectos beneficiosos sobre el funcionamiento cerebral y los procesos cognitivos durante y después del ejercicio físico (Hillman, Pontifex, & Themanson, 2009). Luego, la utilización de tareas diferentes tampoco debería explicar las diferencias en los resultados entre un estudio y otro. Por último, quizás la principal diferencia entre ambos estudios: la condición control. Como se explica en párrafos anteriores, una condición control de reposo, sin ejercicio físico,



parece no ser la mejor condición de control para una condición de ejercicio físico. En el caso concreto de Chang et al., (2015) la condición control consistió en una sesión de lectura de 20 min. Por lo tanto, no es descartable que el rendimiento de los participantes estuviera influido por sus expectativas (i.e., efecto placebo).

También llama la atención que el análisis de los resultados de Chang y colaboradores (2015) se restringiera únicamente a la banda de frecuencia alpha en localizaciones frontales, por lo que no se tuvieron en cuenta los posibles cambios en otras frecuencias y localizaciones. En cambio, la aproximación de análisis utilizada en el Estudio 2 de esta tesis ofrece una visión más amplia e informativa sobre la dinámica neural transitoria en respuesta a los estímulos de la tarea, al mismo tiempo que aumenta la probabilidad de cometer error tipo II y aceptar la hipótesis nula cuando no es cierta. En concreto, este tipo de enfoque aumenta la probabilidad de que no se capte un posible efecto facilitador del ejercicio físico sobre los procesos atencionales en línea con los metanálisis previos (Etnier et al., 1997; Sibley & Etnier, 2003; Lambourne & Tomporowski, 2010; McMorris & Hale, 2012; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2015). No obstante, el hecho de no encontrar diferencias significativas en el rendimiento en tarea tras el ejercicio en el Estudio 2 —también extensible al Estudio 1— tampoco supondría aceptar la hipótesis alternativa.

### **Interacción entre ritmos cerebrales durante el ejercicio físico.**

En líneas generales, los resultados de los dos primeros estudios de la tesis muestran que la dinámica de la actividad cerebral oscilatoria durante y después de la realización de ejercicio físico de alta intensidad, no pueden ser descritas simplemente como un aumento general de la potencia espectral, dada la existencia de cambios transitorios en diferentes ritmos cerebrales asociados al procesamiento atencional. Los resultados del Estudio 3 apuntan en la misma dirección, mostrando un aumento general de las interacciones entre los diferentes ritmos cerebrales durante la realización de ejercicio físico a intensidad moderada-alta, en relación a un estado de reposo. Además, confirman de nuevo que el ejercicio físico no está asociado exclusivamente a cambios en la banda de frecuencia alpha, sino a todo el espectro de frecuencias del EEG, en línea con las investigaciones previas (Crabbe and Dishman, 2004).

Sin embargo, aunque el aumento de las interacciones (i.e., mayor correlación positiva) durante el ejercicio se observó en la mayoría de pares de bandas de frecuencia, ciertos pares (i.e.,  $\alpha$ - $\sigma$ ,  $\alpha$ - $\beta$ ,  $\alpha$ - $\gamma$  y  $\beta$ - $\gamma$ ) no mostraron variaciones significativas con respecto al estado de reposo. La actividad espectral del EEG en el rango de frecuencias entre 13 y 30 Hz (i.e., bandas  $\sigma$ ,  $\beta$  y  $\gamma$  en el tercer estudio de esta tesis), se ha asociado tradicionalmente con el procesamiento sensoriomotor (e.g., Pfurtscheller & Da Silva, 1999), pero también con funciones cognitivas como la memoria de trabajo (e.g., Tallon-Baudry, Bertrand, Peronnet, & Pernier, 1998) y la toma de decisiones (e.g., Wimmer, Ramon, Pasternak, & Compte, 2016). Recientemente, Engel y Fries (2010) han sugerido la posibilidad de que la actividad de esta banda de frecuencia, y sus interacciones con otros ritmos cerebrales, podría estar implicada en el mantenimiento del status quo, es decir, el mantenimiento de actividad sensoriomotora y/o cognitiva en la que no se esperan o prevén cambios mientras se está llevando a cabo. Esta hipótesis podría explicar que no se encontraran diferencias entre el estado de reposo y el ejercicio físico de alta intensidad en los pares de bandas en torno al rango de frecuencias entre 13 y 30 Hz, ya que se pidió a los participantes que mantuvieran una cadencia de pedaleo fija durante los 30 minutos de duración de la sesión de ejercicio. Esto implicaría un mantenimiento de la actividad/configuración sensoriomotora y cognitiva donde no se esperaban estímulos novedosos o repentinos, de forma similar al periodo de reposo. A pesar de la existencia

de evidencia experimental que apoya esta hipótesis (cf., Engel & Fries, 2010), esta posible explicación debe ser considerada con cautela. Es necesaria una mayor comprensión de los procesos de interacción entre los ritmos cerebrales y su implicación en las funciones cognitivas para establecer asociaciones directas acerca de la naturaleza de estos cambios.

Un hecho bien establecido en la literatura es que los cambios específicos en la actividad cerebral oscilatoria reflejan cambios globales a nivel fisiológico. Por ejemplo, los ritmos más rápidos reflejan estados de alta activación que aparentemente se distinguen por patrones de interacción específicos muy precisos en cuanto a su localización cortical, mientras que los estados de baja activación, como el sueño profundo o la anestesia, se caracterizan por una sincronización global, menos específica en su localización, de las oscilaciones más lentas (Buzsáki, 2006). El tercer estudio de esta tesis va un paso más allá, revelando por primera vez la posibilidad de describir estados fisiológicos mediante el comportamiento global de las interacciones dinámicas entre los diferentes ritmos cerebrales, que parecen configurarse como una red compleja que evoluciona de un estado a otro. Teniendo en cuenta la naturaleza transitoria de activación/desactivación de estas interacciones, así como la coexistencia de correlaciones —tanto positivas como negativas— en la mayoría de estados, es posible que estas redes puedan estar asociadas a estados fisiológicos concretos, como el estado de reposo o el de esfuerzo físico intenso.

Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre las redes de interacciones durante el ejercicio físico de intensidad moderada-alta y el ejercicio de baja intensidad, así como entre el ejercicio físico de baja intensidad y el reposo. Esto podría deberse a una falta de sensibilidad de la aproximación analítica utilizada para detectar cambios sutiles en la configuración de las redes. De hecho, la representación gráfica de los resultados apunta a la existencia de transiciones graduales en la configuración de la red entre estados fisiológicos que podrían no haber sido captadas por los análisis. Dada la naturaleza descriptiva del estudio y la ausencia de hipótesis específicas sobre la magnitud y dirección de las posibles interacciones entre los ritmos cerebrales, se siguió un enfoque de análisis global, guiado por los datos, sin asunciones previas sobre bandas de frecuencia concretas o dirección de los cambios. Esto implicó lidiar con el problema de las comparaciones múltiples debido al amplio número de posibles pares de interacciones. A pesar de que los análisis no paramétricos utilizados permiten minimizar este problema, la sensibilidad de los test estadísticos se reduce drásticamente.

En general, este tercer estudio reveló un fenómeno emergente de interacciones dinámicas entre distintos pares de ritmos cerebrales que parecen evolucionar desde el estado de reposo al estado de esfuerzo físico de intensidad moderada-alta. Esto sugiere que los ritmos cerebrales podrían ajustar y coordinar colectivamente su comportamiento en respuesta a los cambios en la regulación fisiológica durante el esfuerzo físico. Aquí, llama la atención que esta transición desde el estado de reposo al estado de esfuerzo físico se caracterizara por un fuerte aumento de las correlaciones positivas entre la mayoría de pares de bandas, y la desaparición, casi por completo, de las correlaciones negativas. Dada la naturaleza descriptiva del estudio y la ausencia de literatura al respecto, el significado de este aumento de las correlaciones positivas en detrimento de las correlaciones negativas es aún incierto. En cualquier caso, este estudio abre una nueva línea en la investigación del funcionamiento cerebral asociado a estados —y en particular en condiciones de esfuerzo físico— y supone un paso más en la búsqueda de evidencia acerca de la posible interacción entre los ritmos cerebrales, y su posible papel en la generación y mantenimiento de los diferentes estados fisiológicos y funciones cognitivas.

## **Oscilaciones cerebrales y ejercicio físico: la posible influencia del movimiento.**

Es importante destacar la posibilidad de que los resultados de los estudios de esta tesis, tanto a nivel tónico como a nivel fásico y de interacciones, puedan estar contaminados por artefactos en la señal de EEG debido al movimiento, las contracciones musculares, el sudor, etc. No obstante, ambos experimentos fueron diseñados siguiendo todas las recomendaciones técnicas, metodológicas y de procesamiento computacional de la señal de EEG para obtener datos fiables en condiciones de esfuerzo físico (ver Thompson, Steffert, Ros, Leach, & Gruzelier, 2008; Pontifex & Hillman, 2008). Con el objetivo de obtener un ratio señal/ruido del EEG fiable, se tomaron una serie de medidas: 1) selección de un tipo de ejercicio físico cíclico (i.e., pedaleo en ergómetro estático), con cadencia de pedaleo fija para minimizar artefactos relacionados con el movimiento, 2) en el primer estudio, se seleccionó una muestra de ciclistas y triatletas acostumbrados a mantener una postura fija en la bicicleta durante períodos prolongados de tiempo, y 3) inclusión de una condición control de ejercicio a baja intensidad en lugar de una condición sin ejercicio. Estos aspectos prácticos para el registro de la señal de EEG, junto con los sistemas de registro cada vez más sofisticados, han demostrado ofrecer una forma fiable para minimizar, aunque no eliminar completamente, los artefactos de EEG asociados a la realización de ejercicio físico (e.g., Brümmer, Schneider, Strüder, & Askew, 2011; Schmidt-Kassow, Heinemann, Abel, & Kaiser, 2013; Bullock, Cecotti, & Giesbrecht, 2015; Vogt, Herpers, Scherfgen, Strüder, & Schneider, 2015; Bullock, Cecotti, & Giesbrecht, 2015; Ludyga, Gronwald, & Hottenrott, 2016; Chang, Chu, Wang, Song, & Wei, 2015; Olson et al., 2016; Bullock, Elliott, Serences, & Giesbrecht, 2017).

Además, se utilizaron diferentes técnicas de procesamiento de datos para minimizar la posible contaminación de la señal de EEG procedente de la actividad de los músculos proximales. Los artefactos de origen muscular en la señal de EEG se observan principalmente entre los 20 y 1000 Hz, ya que la frecuencia de las descargas de las unidades motoras varía en ese rango, alcanzando su máxima potencia entre 50 y 150 Hz, dependiendo de cuántas fibras musculares se recluten y el grado de contracción muscular (Andreassi, 2010). Las técnicas de procesamiento de la señal utilizadas en los estudios de esta tesis han demostrado reducir en gran medida esta contaminación (Thompson et al., 2008), sin embargo, es necesario destacar que los resultados de los tres estudios mostraron diferencias significativas a nivel espectral no sólo por encima de 20 Hz, sino también en frecuencias más lentas que estarían fuera de la posible contaminación del EMG. Es más, en el Estudio 1, los resultados a nivel fásico mostraron diferencias en las bandas de frecuencia theta, alpha y beta, cuyo rango de frecuencias también estaría fuera del rango del EMG. Por otra parte, en el caso hipotético de que los artefactos musculares fuesen la causa de las diferencias encontradas a nivel fásico en el Estudio 1, esto no explicaría que los participantes mostraran una menor reactividad ante los estímulos durante la sesión de intensidad moderada-alta.

Otros aspectos asociados a la realización de ejercicio físico como la respiración o la sudoración, también han sido señalados como posibles fuentes de contaminación de la señal de EEG. Esta contaminación se concentra generalmente en el rango de frecuencias del EEG entre 0.1 y 1 Hz (Thompson, Steffert, Ros, Leach, & Gruzelier, 2008; Teplan, 2002). En este caso, además de los diferentes filtros aplicados durante el preprocesamiento de la señal de EEG —descritos en los capítulos anteriores— que minimizan la posible influencia de estas señales de origen no cerebral, es importante destacar que su posible influencia se localiza fuera del rango de frecuencias analizadas (i.e., 1-40 Hz).

Por tanto, las medidas adoptadas en el diseño de los experimentos de esta tesis, unidas a las técnicas de registro y procesamiento de la señal de EEG aplicadas, proporcionan una forma robusta y fiable para registrar, analizar e interpretar los cambios en la señal de EEG en condiciones de esfuerzo físico, y abren una línea prometedora para el estudio la relación ejercicio-cerebro-cognición.

### Hacia una explicación global de la relación ejercicio-cerebro-cognición.

Los seres humanos somos sensibles a la aparición repentina e inesperada de estímulos externos, lo que desencadena mecanismos arriba-abajo de selección o captura atencional, (cf., Ruz & Lupiáñez, 2002), incluso cuando los estímulos son irrelevantes (e.g., Theeuwes, Kramer, Hahn, & Irwin, 1998; Fuchs, Theeuwes, & Ansorge, 2013). Esta capacidad para detectar estímulos inesperados es crucial en la vida real, y su importancia crece durante la realización de ejercicio físico de alta intensidad (e.g., detectar un obstáculo en la pista mientras corremos o montamos en bicicleta). De hecho, se ha especulado que el ejercicio físico intenso podría facilitar la activación de mecanismos atencionales arriba-abajo que mejorarían la detección de estímulos relevantes, reduciendo la captura atencional por parte de estímulos distractores (e.g., Pesce, Capranica, Tessitore, & Figura, 2002; Llorens et al., 2015). La posible facilitación en el procesamiento atencional de estímulos relevantes durante y después de la realización de ejercicio físico podría estar relacionada con el nivel de activación (e.g., Pesce, Cereatti, Casella, Baldari, & Capranica, 2007; Pesce, Tessitore, Casella, Pirritano, & Capranica, 2007). En esta línea, la propuesta de Easterbrook (1959) —extensible a los postulados de Yerkes y Dodson (1908)—, afirma que cuando el nivel de activación es bajo, los individuos tienen un enfoque atencional amplio, procesando tanto estímulos relevantes como irrelevantes, lo que repercute negativamente en el rendimiento en la tarea. En cambio, cuando el nivel de activación aumenta hasta un punto óptimo, los procesos perceptivo-atencionales se vuelven más eficientes, priorizando sólo el procesamiento de los estímulos relevantes para la tarea (ver Figura 15), mejorando así el rendimiento. Si el nivel activación continúa subiendo, el foco atencional se reduce aún más, procesando solo una cantidad reducida de los estímulos relevantes, lo que repercute negativamente en el rendimiento.

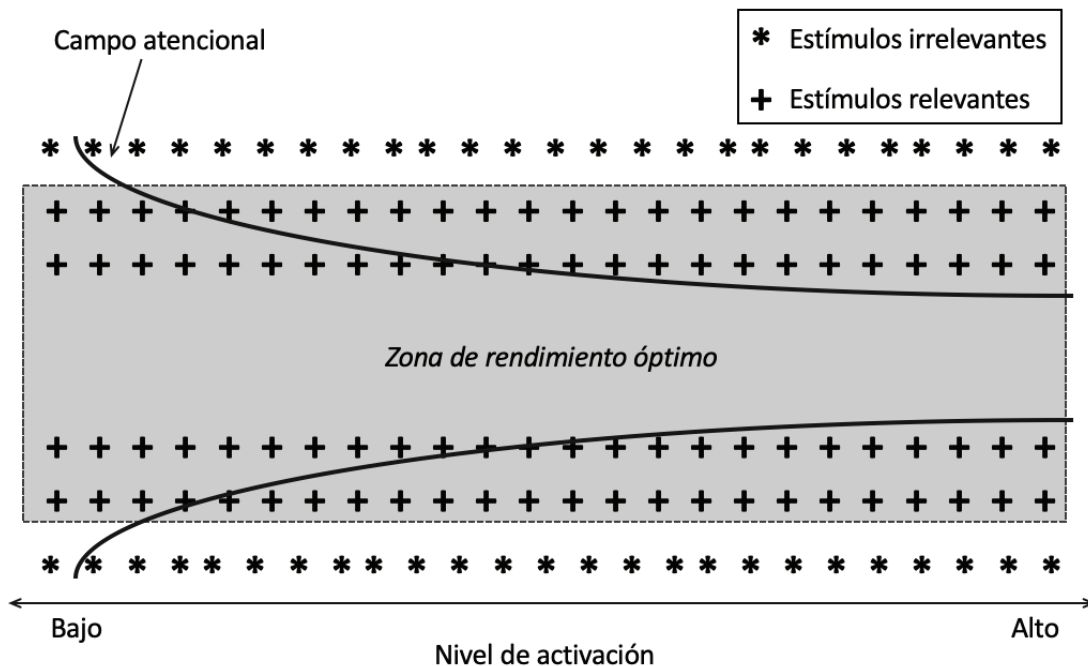


Figura 15. Diagrama adaptado de la teoría de utilización de señales de Easterbrook (1959).

La evidencia hasta la fecha también señala el papel moderador del nivel de activación en la regulación del foco atencional en condiciones de esfuerzo físico, apuntando al ejercicio físico aeróbico de intensidad moderada como el más beneficioso para inducir mejoras a nivel atencional, mientras que intensidades ligeras o muy altas pueden derivar en un empeoramiento del rendimiento en tareas atencionales (Brisswalter, Collardeau, & René, 2002; Pesce, Capranica, Tessitore, & Figura, 2002; Chang, Labban, Gapin, & Etnier, 2012; McMorris & Hale, 2012; Llorens et al., 2015; González-Fernández, Etnier, Zabala, & Sanabria, 2017). Por ejemplo, Llorens y colaboradores (2015) investigaron si la captura atencional se veía afectada tras una sesión de ejercicio físico. Para ello, registraron los movimientos oculares de un grupo de participantes durante la realización de una tarea de búsqueda visual tras una sesión puntual de ejercicio físico intenso en comparación con una sesión de reposo, sin ejercicio físico. Sus resultados revelaron un menor número de sacadas oculares ante la aparición de nuevos estímulos distractores tras el ejercicio físico en comparación con la sesión de reposo que no afectó al rendimiento en tarea, lo que interpretan como una capacidad más eficiente (i.e., sacadas dirigidas al objetivo) para inhibir estímulos irrelevantes (i.e., distractores) inducida por el ejercicio físico. En esa misma línea, Pesce y colaboradores (2002) también observaron una mayor capacidad de supresión de la orientación automática hacia estímulos distractores, y una mejora en la focalización de la atención hacia los aspectos relevantes de la tarea durante la realización de ejercicio físico de intensidad moderada respecto a una sesión de reposo.

Los resultados de esta tesis doctoral están en línea con la literatura previa y concuerdan, a nivel general, con la propuesta de Easterbrook (1959), ya que la realización de ejercicio físico a intensidad moderada-alta estuvo asociado a un incremento global de la actividad espectral del EEG, unido a una menor respuesta neural ante los estímulos relevantes e infrecuentes. Sin embargo, esta menor reactividad espectral no influyó en el rendimiento en tarea, lo que podría interpretarse como un procesamiento atencional más eficiente. Los resultados del Estudio 3 parecen apuntar en esa misma dirección, mostrando un incremento global de las interacciones (i.e., correlaciones positivas) entre la mayoría de ritmos cerebrales, lo que sería compatible con un aumento general del nivel de activación. Además, el aumento de las interacciones entre ritmos cerebrales no fue extensible al rango de frecuencias entre 13 y 30 Hz que ha sido relacionado con la configuración sensorimotora asociada a la aparición de estímulos novedosos o repentinos (Engel & Fries, 2010b). No obstante, como se menciona en apartados anteriores, el carácter exploratorio del Estudio 3 y la ausencia de una explicación clara sobre el posible significado de las interacciones entre ritmos cerebrales, implica que la interpretación de los resultados de este último estudio sea muy especulativa. Queda claro por tanto que el funcionamiento cerebral y cognitivo en condiciones de esfuerzo físico es altamente variable y complejo, y que es necesario continuar investigando en esta línea desde una perspectiva global de la relación ejercicio-cerebro-cognición.

En los últimos años se ha producido un aumento notable en el estudio del comportamiento de sistemas fisiológicos en diversos campos de investigación que podrían arrojar luz sobre la relación ejercicio-cerebro-cognición. Principalmente desde los campos de la física y las matemáticas, se han desarrollado nuevos marcos teóricos y herramientas computacionales para estudiar el comportamiento de redes fisiológicas compuestas por una gran cantidad de nodos que configuran arquitecturas dinámicas de las que emergen fenómenos complejos. En concreto, algunos autores han realizado avances prometedores en el análisis de la complejidad y las posibles redes de interacciones entre los distintos ritmos cerebrales (e.g., Lisman & Buzsáki, 2008; Siegel,



Warden, & Miller, 2009; Onslow, Bogacz, & Jones, 2011; Lin, Liu, Bartsch, & Ivanov, 2016), pero también entre diferentes sistemas fisiológicos (e.g., Bullmore & Sporns, 2009; Bashan, Bartsch, Kantelhardt, Havlin, & Ivanov, 2012; Park & Friston, 2013; Faes, Nollo, Jurysta, & Marinazzo, 2014; Bartsch, Liu, Bashan, & Ivanov, 2015; Ivanov, Liu, & Bartsch, 2016; Ivanov, Liu, Lin, & Bartsch, 2017). Cabe resaltar una reciente propuesta para identificar y cuantificar las interacciones entre múltiples sistemas fisiológicos, así como su evolución a través de diferentes estados y condiciones fisiológicas (Bashan, Bartsch, Kantelhardt, Havlin, & Ivanov, 2012; Bartsch, Liu, Bashan, & Ivanov, 2015; Ivanov, Liu, & Bartsch, 2016; Ivanov, Liu, Lin, & Bartsch, 2017). En concreto, estos autores han desarrollado una metodología conocida como Time Delay Stability que cuantifica la estabilidad en el tiempo de la coordinación entre las modulaciones en la señal de los diferentes sistemas fisiológicos. Esta metodología representa el primer enfoque global que permite estudiar cómo los diferentes estados y función fisiológicas emergen del comportamiento de redes de interacciones entre diversos sistemas fisiológico y órganos.

Teniendo en cuenta la gran cantidad de cambios que ocurren a nivel fisiológico en todo el organismo durante la realización de ejercicio físico, parece claro que la mejor forma de comprender la gran complejidad de los efectos del ejercicio a nivel físico y cognitivo es desde un enfoque basado en redes, que permita detectar y cuantificar las interacciones transitorias a nivel cerebral, pero también entre otros sistemas fisiológicos claves (e.g., sistema cardiorespiratorio y locomotor). Entender estas dinámicas puede ser crucial para una evaluación más integral del impacto de la actividad física en la salud que permita mejorar las recomendaciones de salud pública para combatir lo que ya se ha denominado como la pandemia mundial del sedentarismo (Andersen, Izquierdo, & Sundstrup, 2017).



---

## **CAPÍTULO VIII. General conclusions**

---

The main aim of this thesis was to investigate the oscillatory brain activity during and following an acute bout of physical exercise in a group of healthy young adults, as well as the impact of exercise on attentional processing. Here, this matter is addressed from a cognitive neuroscience perspective, with a data-driven approach that combines behavioural, EEG spectral activity and brain rhythm interactions measures to pinpoint the neural and cognitive dynamics under physical exertion. The general conclusions of the present research, based on the obtained results, are:

- Oscillatory brain activity increases during physical exercise compared to a resting state, and this increase is higher during moderate-to-high intensity exercise with respect to light intensity exercise.
- The overall power increase across the EEG frequency spectrum disappears immediately after the end of the exercise bout.
- The heightened spectral power activity during vigorous exercise is accompanied by a lower event-related brain oscillatory activity of specific brain rhythms which could reveal an attentional processing facilitation, relative to a light intensity exercise.
- Attentional processing behavioural performance is not influenced by physical exercise in healthy young adults.
- Brain rhythms seem to interact to each other and behave as a complex network of dynamical interactions, that evolves from resting state to moderate-to-high intensity exercise characterized by a transient on/off nature of brain wave interactions.

On the basis of the aforementioned findings, it is concluded that the effect of acute exercise cannot be explained just as an overall increase of oscillatory brain activity but to a task-specific brain function during exercise. Further, brain rhythms seem to collectively adjust and coordinate their activation in response to changes in physiologic regulation under physical exertion. In applied terms, the present findings may represent an important step to a better understanding of how physical activity can impact on physical and mental health, as well as on sport performance. A basic and detailed comprehension of brain dynamics under physical exertion is key to developing and designing new interventions based on physical activity as a tool to improve cognitive development in children, cognitive performance in adults, and to prevent cognitive decline in old people.

---

## **Referencias bibliográficas**

---

- Adrian, E. D., & Matthews, B. H. (1934). The Berger rhythm: potential changes from the occipital lobes in man. *Brain*, *57*(4), 355–385.
- Aftanas, L. I., & Golocheikine, S. A. (2001). Human anterior and frontal midline theta and lower alpha reflect emotionally positive state and internalized attention: high-resolution EEG investigation of meditation. *Neuroscience Letters*, *310*(1), 57–60.
- Ahveninen, J., Huang, S., Belliveau, J. W., Chang, W.-T., & Hämäläinen, M. (2013). Dynamic oscillatory processes governing cued orienting and allocation of auditory attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *25*(11), 1926–1943.
- Akimoto, Y., Kanno, A., Kambara, T., Nozawa, T., Sugiura, M., Okumura, E., & Kawashima, R. (2013). Spatiotemporal dynamics of high-gamma activities during a 3-stimulus visual oddball task. *Plos One*, *8*(3), e59969.
- Akin, M. (2002). Comparison of wavelet transform and FFT methods in the analysis of EEG signals. *Journal of Medical Systems*, *26*(3), 241–247.
- Andersen, L. L., Izquierdo, M., & Sundstrup, E. (2017). Overweight and obesity are progressively associated with lower work ability in the general working population: cross-sectional study among 10,000 adults. *International Archives of Occupational and Environmental Health*, *90*(8), 779–787.
- Andreassi, J. L. (2010). *Psychophysiology: Human behavior and physiological response*. Psychology Press.
- Aubert, A. E., Seps, B., & Beckers, F. (2003). Heart rate variability in athletes. *Sports Medicine*, *33*(12), 889–919.
- Audiffren, M. (2009). *Acute exercise and psychological functions: A cognitive-energetic approach*.
- Bakker, M., De Lange, F. P., Helmich, R. C., Scheeringa, R., Bloem, B. R., & Toni, I. (2008). Cerebral correlates of motor imagery of normal and precision gait. *Neuroimage*, *41*(3), 998–1010.
- Bartsch, R. P., Liu, K. K. L., Bashan, A., & Ivanov, P. C. (2015). Network Physiology: How Organ Systems Dynamically Interact. *Plos One*, *10*(11), e0142143. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142143>
- Bashan, A., Bartsch, R. P., Kantelhardt, J. W., Havlin, S., & Ivanov, P. C. (2012). Network physiology reveals relations between network topology and physiological function. *Nature Communications*, *3*, 702. <https://doi.org/10.1038/ncomms1705>
- Basile, L. F., Sato, J. R., Alvarenga, M. Y., Henrique Jr, N., Pasquini, H. A., Alfenas, W., ... Piedade, R. (2013). Lack of systematic topographic difference between attention and reasoning beta correlates. *Plos One*, *8*(3), e59595.
- Basso, J. C., & Suzuki, W. A. (2017). The Effects of Acute Exercise on Mood, Cognition, Neurophysiology, and Neurochemical Pathways: A Review. *Brain Plasticity*, *2*(2), 127–152. <https://doi.org/10.3233/BPL-160040>
- Beck, A. (1891). Determination of localization in the brain and spinal cord by means of electrical phenomena. *Polsk Akad Um, Series II I*, 186–232.
- Beecher, H. K. (1955). The powerful placebo. *Journal of the American Medical Association*, *159*(17), 1602–1606.
- Berger, H. (1929). On the EEG in humans. *Arch. Psychiatr. Nervenkr*, *87*, 527–570.
- Berger, H. (1930). Uber das Elektrenkephalogramm des Menschen II. *J. J Psychol Neurol*, *40*, 20.
- Booth, F. W., Chakravarthy, M. V., & Spangenburg, E. E. (2002). Exercise and gene expression: physiological regulation of the human genome through physical activity. *The Journal of Physiology*, *543*(2), 399–411.

- Boutcher, S. (1993). Emotion and aerobic exercise. *Handbook of Research on Sport Psychology*, 799–814.
- Boutros, N. N., Galderisi, S., Pogarell, O., & Riggio, S. (2011). *Standard electroencephalography in clinical psychiatry: a practical handbook*. John Wiley & Sons.
- Brick, N., MacIntyre, T., & Campbell, M. (2014). Attentional focus in endurance activity: new paradigms and future directions. *International Review of Sport and Exercise Psychology*, 7(1), 106–134.
- Brisswalter, J., Collardeau, M., & René, A. (2002). Effects of acute physical exercise characteristics on cognitive performance. *Sports Medicine*, 32(9), 555–566.
- Brümmer, V., Schneider, S., Strüder, H. K., & Askew, C. D. (2011). Primary motor cortex activity is elevated with incremental exercise intensity. *Neuroscience*, 181, 150–162. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2011.02.006>
- Buchman, T. G. (2006). Physiologic Failure: Multiple Organ Dysfunction Syndrome. In T. S. Deisboeck & J. Y. Kresh (Eds.), *Complex Systems Science in Biomedicine* (pp. 631–640). [https://doi.org/10.1007/978-0-387-33532-2\\_27](https://doi.org/10.1007/978-0-387-33532-2_27)
- Bullmore, E., & Sporns, O. (2009). Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature Reviews Neuroscience*, 10(3), 186.
- Bullock, T., Cecotti, H., & Giesbrecht, B. (2015). Multiple stages of information processing are modulated during acute bouts of exercise. *Neuroscience*, 307, 138–150. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2015.08.046>
- Bullock, Tom, Elliott, J. C., Serences, J. T., & Giesbrecht, B. (2017). Acute Exercise Modulates Feature-selective Responses in Human Cortex. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 29(4), 605–618. [https://doi.org/10.1162/jocn\\_a\\_01082](https://doi.org/10.1162/jocn_a_01082)
- Buzsáki, G. (2004). Neuronal Oscillations in Cortical Networks. *Science*, 304(5679), 1926–1929. <https://doi.org/10.1126/science.1099745>
- Buzsáki, G. (2006). *Rhythms of the brain*. Oxford; New York: Oxford University Press.
- Buzsáki, György. (2006). *Rhythms of the Brain*. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195301069.001.0001>
- Carskadon, M. A., & Dement, W. C. (2005). Normal human sleep: an overview. *Principles and Practice of Sleep Medicine*, 4, 13–23.
- Caton, R. (1970). *The Electric Currents of the Brain*. Taylor & Francis.
- Cavanagh, J. F., & Frank, M. J. (2014). Frontal theta as a mechanism for cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(8), 414–421.
- Chang, Y. K., Labban, J. D., Gapin, J. I., & Etnier, J. L. (2012a). The effects of acute exercise on cognitive performance: A meta-analysis. *Brain Research*, 1453, 87–101. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2012.02.068>.
- Chang, Y.-K., Chu, C.-H., Wang, C.-C., Song, T.-F., & Wei, G.-X. (2015). Effect of acute exercise and cardiovascular fitness on cognitive function: An event-related cortical desynchronization study. *Psychophysiology*, 52(3), 342–351.
- Chatrian, G. E. (1990). Coma: other states of altered responsiveness and brain death. *Current Practice of Clinical Electroencephalography*, 425–487.
- Chennu, S., & Bekinschtein, T. A. (2012). Arousal Modulates Auditory Attention and Awareness: Insights from Sleep, Sedation, and Disorders of Consciousness. *Frontiers in Psychology*, 3. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00065>
- Chmura, J., Krysztofiak, H., Ziemia, A. W., Nazar, K., & Kaciuba-Uściłko, H. (1997). Psychomotor performance during prolonged exercise above and below the blood lactate threshold. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 77(1–2), 77–80.

- Christensen, L. O. D., Johannsen, P., Sinkjær, T., Petersen, N., Pyndt, H. S., & Nielsen, J. B. (2000). Cerebral activation during bicycle movements in man. *Experimental Brain Research*, *135*(1), 66–72.  
<https://doi.org/10.1007/s002210000493>
- Cian, C., Barraud, P. A., Melin, B., & Raphel, C. (2001). Effects of fluid ingestion on cognitive function after heat stress or exercise-induced dehydration. *International Journal of Psychophysiology*, *42*(3), 243–251.
- Cian, Corinne, Koulmann, N., Barraud, P. A., Raphel, C., Jimenez, C., & Melin, B. (2000). Influences of variations in body hydration on cognitive function: Effect of hyperhydration, heat stress, and exercise-induced dehydration. *Journal of Psychophysiology*, *14*(1), 29.
- Ciccarelli, O., Toosy, A. T., Marsden, J. F., Wheeler-Kingshott, C. M., Sahyoun, C., Matthews, P. M., ... Thompson, A. J. (2005). Identifying brain regions for integrative sensorimotor processing with ankle movements. *Experimental Brain Research*, *166*(1), 31–42.
- Clayton, M. S., Yeung, N., & Cohen Kadosh, R. (2015a). The roles of cortical oscillations in sustained attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*(4), 188–195.  
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.02.004>
- Clayton, M. S., Yeung, N., & Cohen Kadosh, R. (2015b). The roles of cortical oscillations in sustained attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*(4), 188–195.  
<https://doi.org/10.1016/j.tics.2015.02.004>
- Cohen, M. X. (2015). *Cycles in mind: How brain rhythms control perception and action*. Sinc.
- Control, C. for D., & Prevention. (2008). A collective voice for well-being: The story of the National Community Committee. *Atlanta, GA: US Department of Health and Human Services*.
- Cooper, C. J. (1973). Anatomical and physiological mechanisms of arousal, with special reference to the effects of exercise. *Ergonomics*, *16*(5), 601–609.
- Crabbe, J. B., & Dishman, R. K. (2004). Brain electrocortical activity during and after exercise: A quantitative synthesis. *Psychophysiology*, *41*(4), 563–574.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2004.00176.x>
- Davranche, K., & Audiffren, M. (2004). Facilitating effects of exercise on information processing. *Journal of Sports Sciences*, *22*(5), 419–428.
- De Lange, F. P., Jensen, O., Bauer, M., & Toni, I. (2008). Interactions between posterior gamma and frontal alpha/beta oscillations during imagined actions. *Frontiers in Human Neuroscience*, *2*, 7.
- Demiralp, T., Ademoglu, A., Comerchero, M., & Polich, J. (2001). Wavelet analysis of P3a and P3b. *Brain Topography*, *13*(4), 251–267.
- Demiralp, T., Ademoglu, A., Istefanopulos, Y., Başar-Eroglu, C., & Başar, E. (2001). Wavelet analysis of oddball P300. *International Journal of Psychophysiology*, *39*(2), 221–227.
- Demiralp, T., Bayraktaroglu, Z., Lenz, D., Junge, S., Busch, N. A., Maess, B., ... Herrmann, C. S. (2007). Gamma amplitudes are coupled to theta phase in human EEG during visual perception. *International Journal of Psychophysiology*, *64*(1), 24–30.
- Deuschländer, A., Stephan, T., Hüfner, K., Wagner, J., Wiesmann, M., Strupp, M., ... Jahn, K. (2009). Imagined locomotion in the blind: an fMRI study. *Neuroimage*, *45*(1), 122–128.



- Devrim, M., Demiralp, T., Ademoglu, A., & Kurt, A. (1999). A model for P300 generation based on responses to near-threshold visual stimuli. *Cognitive Brain Research*, 8(1), 37–43.
- Dietrich, A. (2006). Transient hypofrontality as a mechanism for the psychological effects of exercise. *Psychiatry Research*, 145(1), 79–83.  
<https://doi.org/10.1016/j.psychres.2005.07.033>
- Dobkin, B. H., Firestone, A., West, M., Saremi, K., & Woods, R. (2004). Ankle dorsiflexion as an fMRI paradigm to assay motor control for walking during rehabilitation. *Neuroimage*, 23(1), 370–381.
- Doppelmayr, M., Klimesch, W., Pachinger, T., & Ripper, B. (1998). Individual differences in brain dynamics: important implications for the calculation of event-related band power. *Biological Cybernetics*, 79(1), 49–57.
- Drollette, E. S., Scudder, M. R., Raine, L. B., Moore, R. D., Saliba, B. J., Pontifex, M. B., & Hillman, C. H. (2014). Acute exercise facilitates brain function and cognition in children who need it most: an ERP study of individual differences in inhibitory control capacity. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 7, 53–64.
- Easterbrook, J. A. (1959). The effect of emotion on cue utilization and the organization of behavior. *Psychological Review*, 66(3), 183.
- Enders, H., Cortese, F., Maurer, C., Baltich, J., Protzner, A. B., & Nigg, B. M. (2016). Changes in cortical activity measured with EEG during a high-intensity cycling exercise. *Journal of Neurophysiology*, 115(1), 379–388.  
<https://doi.org/10.1152/jn.00497.2015>
- Engel, A. K., & Fries, P. (2010a). Beta-band oscillations—signalling the status quo? *Current Opinion in Neurobiology*, 20(2), 156–165.  
<https://doi.org/10.1016/j.conb.2010.02.015>
- Engel, A. K., & Fries, P. (2010b). Beta-band oscillations—signalling the status quo? *Current Opinion in Neurobiology*, 20(2), 156–165.
- Erickson, K. I., Hillman, C. H., & Kramer, A. F. (2015). Physical activity, brain, and cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 4, 27–32.  
<https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2015.01.005>
- Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception & Psychophysics*, 16(1), 143–149.
- Etnier, J. L., Salazar, W., Landers, D. M., Petruzzello, S. J., Han, M., & Nowell, P. (1997). The influence of physical fitness and exercise upon cognitive functioning: A meta-analysis. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 19(3), 249–277.
- Faes, L., Nollo, G., Jurysta, F., & Marinazzo, D. (2014). Information dynamics of brain–heart physiological networks during sleep. *New Journal of Physics*, 16(10), 105005.
- Fontes, E. B., Okano, A. H., De Guio, F., Schabort, E. J., Min, L. L., Basset, F. A., ... Noakes, T. D. (2015). Brain activity and perceived exertion during cycling exercise: an fMRI study. *Br J Sports Med*, 49(8), 556–560.
- Freunberger, R., Klimesch, W., Griesmayr, B., Sauseng, P., & Gruber, W. (2008). Alpha phase coupling reflects object recognition. *Neuroimage*, 42(2), 928–935.
- Fries, P. (2001). Modulation of Oscillatory Neuronal Synchronization by Selective Visual Attention. *Science*, 291(5508), 1560–1563.  
<https://doi.org/10.1126/science.1055465>

- Fries, Pascal, Reynolds, J. H., Rorie, A. E., & Desimone, R. (2001). Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention. *Science*, *291*(5508), 1560–1563.
- Fuchs, I., Theeuwes, J., & Ansorge, U. (2013). Exogenous attentional capture by subliminal abrupt-onset cues: Evidence from contrast-polarity independent cueing effects. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, *39*(4), 974.
- Fukuyama, H., Ouchi, Y., Matsuzaki, S., Nagahama, Y., Yamauchi, H., Ogawa, M., ... Shibasaki, H. (1997). Brain functional activity during gait in normal subjects: a SPECT study. *Neuroscience Letters*, *228*(3), 183–186.
- Fuster, J. M. (1997). Network memory. *Trends in Neurosciences*, *20*(10), 451–459.
- González-Fernández, F., Etnier, J. L., Zabala, M., & Sanabria, D. (2017). Vigilance performance during acute exercise. *International Journal of Sport Psychology*, *48*(4), 435–447.
- Grego, F., Vallier, J.-M., Collardeau, M., Bermon, S., Ferrari, P., Candito, M., ... Brisswalter, J. (2004). Effects of long duration exercise on cognitive function, blood glucose, and counterregulatory hormones in male cyclists. *Neuroscience Letters*, *364*(2), 76–80. <https://doi.org/10.1016/j.neulet.2004.03.085>
- Güntekin, B., & Başar, E. (2016). Review of evoked and event-related delta responses in the human brain. *International Journal of Psychophysiology*, *103*, 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2015.02.001>
- Gwin, J. T., Gramann, K., Makeig, S., & Ferris, D. P. (2010). Removal of Movement Artifact From High-Density EEG Recorded During Walking and Running. *Journal of Neurophysiology*, *103*(6), 3526–3534. <https://doi.org/10.1152/jn.00105.2010>
- Hanslmayr, S., Aslan, A., Staudigl, T., Klimesch, W., Herrmann, C. S., & Bäuml, K.-H. (2007). Prestimulus oscillations predict visual perception performance between and within subjects. *Neuroimage*, *37*(4), 1465–1473.
- Hanslmayr, S., Gross, J., Klimesch, W., & Shapiro, K. L. (2011). The role of alpha oscillations in temporal attention. *Brain Research Reviews*, *67*(1–2), 331–343.
- Harari, Y. N. (2014). *Sapiens: A brief history of humankind*. Random House.
- Harmony, T. (2013). The functional significance of delta oscillations in cognitive processing. *Frontiers in Integrative Neuroscience*, *7*, 83.
- Hazarika, N., Chen, J. Z., Tsoi, A. C., & Sergejew, A. (1997). Classification of EEG signals using the wavelet transform. *Signal Processing*, *59*(1), 61–72.
- Helfrich, R. F., Huang, M., Wilson, G., & Knight, R. T. (2017). Prefrontal cortex modulates posterior alpha oscillations during top-down guided visual perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(35), 9457–9462. <https://doi.org/10.1073/pnas.1705965114>
- Herold, F., Hamacher, D., Schega, L., & Müller, N. G. (2018). Thinking While Moving or Moving While Thinking – Concepts of Motor-Cognitive Training for Cognitive Performance Enhancement. *Frontiers in Aging Neuroscience*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2018.00228>
- Herrmann, C. S., Strüber, D., Helfrich, R. F., & Engel, A. K. (2016). EEG oscillations: From correlation to causality. *International Journal of Psychophysiology*, *103*, 12–21. <https://doi.org/10.1016/j.ijpsycho.2015.02.003>
- Hillman, C. H., Erickson, K. I., & Kramer, A. F. (2008). Be smart, exercise your heart: exercise effects on brain and cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, *9*(1), 58–65.

- Hillman, C. H., Pontifex, M. B., Raine, L. B., Castelli, D. M., Hall, E. E., & Kramer, A. F. (2009). The effect of acute treadmill walking on cognitive control and academic achievement in preadolescent children. *Neuroscience*, *159*(3), 1044–1054. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2009.01.057>
- Hillman, C. H., Pontifex, M., & Themanson, J. R. (2009). Acute Aerobic Exercise Effects on Event-Related Brain Potentials. In Terry McMorris, P. D. Tomporowski, & M. Audiffren (Eds.), *Exercise and Cognitive Function* (pp. 161–178). <https://doi.org/10.1002/9780470740668.ch8>
- Holz, E. M., Glennon, M., Prendergast, K., & Sauseng, P. (2010). Theta–gamma phase synchronization during memory matching in visual working memory. *Neuroimage*, *52*(1), 326–335.
- Hummel, F. C., & Gerloff, C. (2006). Interregional long-range and short-range synchrony: a basis for complex sensorimotor processing. *Progress in Brain Research*, *159*, 223–236.
- Huster, R. J., Enriquez-Geppert, S., Lavallee, C. F., Falkenstein, M., & Herrmann, C. S. (2013). Electroencephalography of response inhibition tasks: functional networks and cognitive contributions. *International Journal of Psychophysiology*, *87*(3), 217–233.
- Ivanov, P. C., Liu, K. K., & Bartsch, R. P. (2016). Focus on the emerging new fields of network physiology and network medicine. *New Journal of Physics*, *18*(10), 100201.
- Ivanov, P. C., Liu, K. K. L., Lin, A., & Bartsch, R. P. (2017). Network Physiology: From Neural Plasticity to Organ Network Interactions. In G. Mantica, R. Stoop, & S. Stramaglia (Eds.), *Emergent Complexity from Nonlinearity, in Physics, Engineering and the Life Sciences* (Vol. 191, pp. 145–165). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-47810-4\\_12](https://doi.org/10.1007/978-3-319-47810-4_12)
- Johansen-Berg, H., & Duzel, E. (2016). Neuroplasticity: Effects of Physical and Cognitive activity on brain structure and function. *NeuroImage*, *131*, 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2016.03.081>
- Kahneman, D. (1973). *Attention and effort* (Vol. 1063). Citeseer.
- Kamijo, K., Hayashi, Y., Sakai, T., Yahiro, T., Tanaka, K., & Nishihira, Y. (2009). Acute effects of aerobic exercise on cognitive function in older adults. *Journals of Gerontology: Series B*, *64*(3), 356–363.
- Kamijo, K., Nishihira, Y., Hatta, A., Kaneda, T., Wasaka, T., Kida, T., & Kuroiwa, K. (2004). Differential influences of exercise intensity on information processing in the central nervous system. *European Journal of Applied Physiology*, *92*(3). <https://doi.org/10.1007/s00421-004-1097-2>
- Kayser, B. (2003). Exercise starts and ends in the brain. *European Journal of Applied Physiology*, *90*(3–4), 411–419. <https://doi.org/10.1007/s00421-003-0902-7>
- Kenney, W. L., Wilmore, J. H., & Costill, D. L. (2018). *Physiology of sport and exercise*. Human kinetics.
- Kilavik, B. E., Zaepffel, M., Brovelli, A., MacKay, W. A., & Riehle, A. (2013). The ups and downs of beta oscillations in sensorimotor cortex. *Experimental Neurology*, *245*, 15–26.
- King, J.-R., Sitt, J. D., Faugeras, F., Rohaut, B., El Karoui, I., Cohen, L., ... Dehaene, S. (2013). Information sharing in the brain indexes consciousness in noncommunicative patients. *Current Biology*, *23*(19), 1914–1919.
- Klimesch, W., Doppelmayr, M., Pachinger, T., & Ripper, B. (1997). Brain oscillations and human memory: EEG correlates in the upper alpha and theta band. *Neuroscience Letters*, *238*(1–2), 9–12.

- Klimesch, Wolfgang. (1999). EEG alpha and theta oscillations reflect cognitive and memory performance: a review and analysis. *Brain Research Reviews*, 29(2–3), 169–195.
- Klimesch, Wolfgang. (2012). Alpha-band oscillations, attention, and controlled access to stored information. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(12), 606–617. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2012.10.007>
- Klimesch, Wolfgang. (2018). The frequency architecture of brain and brain body oscillations: an analysis. *European Journal of Neuroscience*, 48(7), 2431–2453. <https://doi.org/10.1111/ejn.14192>
- Klimesch, Wolfgang, Sauseng, P., & Hanslmayr, S. (2007). EEG alpha oscillations: The inhibition?timing hypothesis. *Brain Research Reviews*, 53(1), 63–88. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2006.06.003>
- Klimesch, Wolfgang, Sauseng, P., Hanslmayr, S., Gruber, W., & Freunberger, R. (2007). Event-related phase reorganization may explain evoked neural dynamics. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 31(7), 1003–1016. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2007.03.005>
- Knyazev, G. G. (2012). EEG delta oscillations as a correlate of basic homeostatic and motivational processes. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 36(1), 677–695.
- Kubitz, K. A., & Pothakos, K. (1997). Does aerobic exercise decrease brain activation? *Journal of Sport and Exercise Psychology*, 19(3), 291–301.
- Kubota, Y., Sato, W., Toichi, M., Murai, T., Okada, T., Hayashi, A., & Sengoku, A. (2001). Frontal midline theta rhythm is correlated with cardiac autonomic activities during the performance of an attention demanding meditation procedure. *Cognitive Brain Research*, 11(2), 281–287.
- Lakatos, P., Shah, A. S., Knuth, K. H., Ulbert, I., Karmos, G., & Schroeder, C. E. (2005). An oscillatory hierarchy controlling neuronal excitability and stimulus processing in the auditory cortex. *Journal of Neurophysiology*.
- Lal, S. K., & Craig, A. (2001). A critical review of the psychophysiology of driver fatigue. *Biological Psychology*, 55(3), 173–194.
- Lambourne, K., & Tomporowski, P. (2010). The effect of exercise-induced arousal on cognitive task performance: A meta-regression analysis. *Brain Research*, 1341, 12–24. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2010.03.091>
- Langner, R., & Eickhoff, S. B. (2013). Sustaining attention to simple tasks: A meta-analytic review of the neural mechanisms of vigilant attention. *Psychological Bulletin*, 139(4), 870–900. <https://doi.org/10.1037/a0030694>
- Leakey, L. S., & Leakey, M. D. (1964). Recent discoveries of fossil hominids in Tanganyika: at Olduvai and near Lake Natron. *Nature*, 202(4927), 5.
- Lin, A., Liu, K. K. L., Bartsch, R. P., & Ivanov, P. C. (2016). Delay-correlation landscape reveals characteristic time delays of brain rhythms and heart interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 374(2067), 20150182. <https://doi.org/10.1098/rsta.2015.0182>
- Lisman, J., & Buzsáki, G. (2008). A neural coding scheme formed by the combined function of gamma and theta oscillations. *Schizophrenia Bulletin*, 34(5), 974–980.
- Llorens, F., Sanabria, D., Huertas, F., Molina, E., Bennett, S., & others. (2015). Intense Physical Exercise Reduces Overt Attentional Capture. *Journal of Sport & Exercise Psychology*, 37(5), 559–564.



- Loomis, A. L., Harvey, E. N., & Hobart, G. (1935). Potential rhythms of the cerebral cortex during sleep. *Science*.
- Lopez-Gordo, M., Sanchez-Morillo, D., & Valle, F. (2014). Dry EEG electrodes. *Sensors*, *14*(7), 12847–12870.
- Luck, S. J., & Kappenman, E. S. (2012). ERP components and selective attention. *The Oxford Handbook of Event-Related Potential Components*, 295–327.
- Ludyga, S., Gronwald, T., & Hottenrott, K. (2016). Effects of high vs. low cadence training on cyclists' brain cortical activity during exercise. *Journal of Science and Medicine in Sport*, *19*(4), 342–347.  
<https://doi.org/10.1016/j.jsams.2015.04.003>
- Magnie, M.-N., Berman, S., Martin, F., Madany-Lounis, M., Suisse, G., Muhammad, W., & Dolisi, C. (2000). P300, N400, aerobic fitness, and maximal aerobic exercise. *Psychophysiology*, *37*(03), 369–377.
- Makeig, S. (1993). Auditory event-related dynamics of the EEG spectrum and effects of exposure to tones. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *86*(4), 283–293.
- Mazaheri, A., & Picton, T. W. (2005). EEG spectral dynamics during discrimination of auditory and visual targets. *Cognitive Brain Research*, *24*(1), 81–96.
- Mazaheri, A., Slagter, H. A., Thut, G., & Foxe, J. J. (2018). Orchestration of brain oscillations: principles and functions. *European Journal of Neuroscience*, *48*(7), 2385–2388. <https://doi.org/10.1111/ejn.14189>
- McArdle, W. D., Katch, F. I., & Katch, V. L. (2010). *Exercise Physiology: Nutrition, Energy, and Human Performance*. Lippincott Williams & Wilkins.
- McMorris, T., Collard, K., Corbett, J., Dicks, M., & Swain, J. P. (2008). A test of the catecholamines hypothesis for an acute exercise–cognition interaction. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, *89*(1), 106–115.
- McMorris, Terry, & Graydon, J. (2000). The effect of incremental exercise on cognitive performance. *International Journal of Sport Psychology*.
- McMorris, Terry, & Hale, B. J. (2012). Differential effects of differing intensities of acute exercise on speed and accuracy of cognition: A meta-analytical investigation. *Brain and Cognition*, *80*(3), 338–351.  
<https://doi.org/10.1016/j.bandc.2012.09.001>
- McMorris, Terry, & Hale, B. J. (2015). Is there an acute exercise-induced physiological/biochemical threshold which triggers increased speed of cognitive functioning? A meta-analytic investigation. *Journal of Sport and Health Science*, *4*(1), 4–13. <https://doi.org/10.1016/j.jshs.2014.08.003>
- Mehta, J. P., Verber, M. D., Wieser, J. A., Schmit, B. D., & Schindler-Ivens, S. M. (2009). A novel technique for examining human brain activity associated with pedaling using fMRI. *Journal of Neuroscience Methods*, *179*(2), 230–239.  
<https://doi.org/10.1016/j.jneumeth.2009.01.029>
- Merker, B. (2013). Cortical gamma oscillations: the functional key is activation, not cognition. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *37*(3), 401–417.
- Missonnier, P., Deiber, M.-P., Gold, G., Millet, P., Pun, M. G.-F., Fazio-Costa, L., ... Ibáñez, V. (2006). Frontal theta event-related synchronization: comparison of directed attention and working memory load effects. *Journal of Neural Transmission*, *113*(10), 1477–1486.
- Monti, J. M., Hillman, C. H., & Cohen, N. J. (2012). Aerobic fitness enhances relational memory in preadolescent children: the FITKids randomized control trial. *Hippocampus*, *22*(9), 1876–1882.

- Mormann, F., Fell, J., Axmacher, N., Weber, B., Lehnertz, K., Elger, C. E., & Fernández, G. (2005). Phase/amplitude reset and theta–gamma interaction in the human medial temporal lobe during a continuous word recognition memory task. *Hippocampus*, *15*(7), 890–900.
- Moscovitch, M. (1994). Cognitive resources and dual-task interference effects at retrieval in normal people: the role of the frontal lobes and medial temporal cortex. *Neuropsychology*, *8*(4), 524.
- Neuper, C., & Pfurtscheller, G. (2001). Event-related dynamics of cortical rhythms: frequency-specific features and functional correlates. *International Journal of Psychophysiology*, *43*(1), 41–58.
- Niedermeyer, E., & da Silva, F. L. (2005). *Electroencephalography: basic principles, clinical applications, and related fields*. Lippincott Williams & Wilkins.
- Noreika, V., Canales-Johnson, A., Harrison, W. J., Johnson, A., Arnatkevičiūtė, A., Koh, J., ... Bekinschtein, T. A. (2017). Wakefulness state modulates conscious access: Suppression of auditory detection in the transition to sleep. *BioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/155705>
- Oehr, C. R., Hanslmayr, S., Fell, J., Deuker, L., Kremers, N. A., Do Lam, A. T., ... Axmacher, N. (2014). Neural communication patterns underlying conflict detection, resolution, and adaptation. *Journal of Neuroscience*, *34*(31), 10438–10452.
- Oken, B. S., Salinsky, M. C., & Elsas, S. M. (2006). Vigilance, alertness, or sustained attention: physiological basis and measurement. *Clinical Neurophysiology*, *117*(9), 1885–1901. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.01.017>
- Olson, R. L., Chang, Y.-K., Brush, C. J., Kwok, A. N., Gordon, V. X., & Alderman, B. L. (2016). Neurophysiological and behavioral correlates of cognitive control during low and moderate intensity exercise. *NeuroImage*, *131*, 171–180. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2015.10.011>
- Onslow, A. C. E., Bogacz, R., & Jones, M. W. (2011). Quantifying phase–amplitude coupling in neuronal network oscillations. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, *105*(1–2), 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.pbiomolbio.2010.09.007>
- Orne, M. T. (1962). On the social psychology of the psychological experiment: With particular reference to demand characteristics and their implications. *American Psychologist*, *17*(11), 776.
- Palva, J. M., & Palva, S. (2018). Functional integration across oscillation frequencies by cross-frequency phase synchronization. *European Journal of Neuroscience*, *48*(7), 2399–2406. <https://doi.org/10.1111/ejn.13767>
- Palva, J. M., Palva, S., & Kaila, K. (2005). Phase synchrony among neuronal oscillations in the human cortex. *Journal of Neuroscience*, *25*(15), 3962–3972.
- Palva, S., & Palva, J. M. (2012). Discovering oscillatory interaction networks with M/EEG: challenges and breakthroughs. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*(4), 219–230.
- Park, H.-J., & Friston, K. (2013). Structural and functional brain networks: from connections to cognition. *Science*, *342*(6158), 1238411.
- Pesce, C., Capranica, L., Tessitore, A., & Figura, F. (2002). Effects of a sub-maximal physical load on the orienting and focusing of visual attention. *Journal of Human Movement Studies*, *42*(5), 401–420.
- Pesce, Caterina, Cereatti, L., Casella, R., Baldari, C., & Capranica, L. (2007). Preservation of visual attention in older expert orienteers at rest and under physical effort. *Journal of Sport and Exercise Psychology*, *29*(1), 78–99.



- Pesce, Caterina, Tessitore, A., Casella, R., Pirritano, M., & Capranica, L. (2007). Focusing of visual attention at rest and during physical exercise in soccer players. *Journal of Sports Sciences*, *25*(11), 1259–1270. <https://doi.org/10.1080/02640410601040085>
- Petruzzello, S. J., Hall, E. E., & Ekkekakis, P. (2001). Regional brain activation as a biological marker of affective responsivity to acute exercise: influence of fitness. *Psychophysiology*, *38*(1), 99–106.
- Petruzzello, S. J., Landers, D. M., Hatfield, B. D., Kubitz, K. A., & Salazar, W. (1991). A meta-analysis on the anxiety-reducing effects of acute and chronic exercise. *Sports Medicine*, *11*(3), 143–182.
- Pfurtscheller, G. (1977). Graphical display and statistical evaluation of event-related desynchronization (ERD). *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *43*(5), 757–760.
- Pfurtscheller, Gert. (1992). Event-related synchronization (ERS): an electrophysiological correlate of cortical areas at rest. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *83*(1), 62–69.
- Pfurtscheller, Gert, & Da Silva, F. L. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clinical Neurophysiology*, *110*(11), 1842–1857.
- Pfurtscheller, Gert, Stancak Jr, A., & Neuper, C. (1996). Event-related synchronization (ERS) in the alpha band—an electrophysiological correlate of cortical idling: a review. *International Journal of Psychophysiology*, *24*(1–2), 39–46.
- Pontifex, M. B., & Hillman, C. H. (2007a). Neuroelectric and behavioral indices of interference control during acute cycling. *Clinical Neurophysiology*, *118*(3), 570–580. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.09.029>
- Pontifex, M. B., & Hillman, C. H. (2007b). Neuroelectric and behavioral indices of interference control during acute cycling. *Clinical Neurophysiology*, *118*(3), 570–580. <https://doi.org/10.1016/j.clinph.2006.09.029>
- Pontifex, M. B., & Hillman, C. H. (2008). Neuroelectric measurement of cognition during aerobic exercise. *Methods*, *45*(4), 271–278. <https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2008.04.003>
- Popovich, C. (2015). *Investigating the attentional effects of acute aerobic exercise and crossmodal processing on the modulation of frontoparietal interactions*.
- Popovich, C., & Staines, W. R. (2015). Acute aerobic exercise enhances attentional modulation of somatosensory event-related potentials during a tactile discrimination task. *Behavioural Brain Research*, *281*, 267–275.
- Post, M., Steens, A., Renken, R., Maurits, N. M., & Zijdwind, I. (2009). Voluntary activation and cortical activity during a sustained maximal contraction: an fMRI study. *Human Brain Mapping*, *30*(3), 1014–1027.
- Potes, C., Brunner, P., Gunduz, A., Knight, R. T., & Schalk, G. (2014). Spatial and temporal relationships of electrocorticographic alpha and gamma activity during auditory processing. *Neuroimage*, *97*, 188–195.
- Prabhakaran, V., Narayanan, K., Zhao, Z., & Gabrieli, J. D. E. (2000). Integration of diverse information in working memory within the frontal lobe. *Nature Neuroscience*, *3*(1), 85.
- Práwdicz-Neminski, W. W. (1913). Einige elektrische Erscheinungen in Zentralnervensystem bei *Rana temporaria*. *Archiv Für Anatomie Und Physiologie, Anatomische Abteilung S*, 321–324.

- Raichlen, D. A., & Alexander, G. E. (2017a). Adaptive Capacity: An Evolutionary Neuroscience Model Linking Exercise, Cognition, and Brain Health. *Trends in Neurosciences*, *40*(7), 408–421. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2017.05.001>
- Raichlen, D. A., & Alexander, G. E. (2017b). Adaptive Capacity: An Evolutionary Neuroscience Model Linking Exercise, Cognition, and Brain Health. *Trends in Neurosciences*, *40*(7), 408–421. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2017.05.001>
- Reinhart, R. M., Mathalon, D. H., Roach, B. J., & Ford, J. M. (2011). Relationships between pre-stimulus gamma power and subsequent P300 and reaction time breakdown in schizophrenia. *International Journal of Psychophysiology*, *79*(1), 16–24.
- Roehm, D., Schlesewsky, M., Bornkessel, I., Frisch, S., & Haider, H. (2004). Fractionating language comprehension via frequency characteristics of the human EEG. *Neuroreport*, *15*(3), 409–412.
- Ruz, M., & Lupiañez, J. (2002). A review of attentional capture: On its automaticity and sensitivity to endogenous control. *Psicológica*, *23*(2), 283–309.
- Sahyoun, C., Floyer-Lea, A., Johansen-Berg, H., & Matthews, P. M. (2004). Towards an understanding of gait control: brain activation during the anticipation, preparation and execution of foot movements. *Neuroimage*, *21*(2), 568–575.
- Sanders, A. F. (1983). Towards a model of stress and human performance. *Acta Psychologica*, *53*(1), 61–97.
- Sarnthein, J., Petsche, H., Rappelsberger, P., Shaw, G. L., & von Stein, A. (1998). Synchronization between prefrontal and posterior association cortex during human working memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *95*(12), 7092–7096. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.12.7092>
- Sarter, M., Givens, B., & Bruno, J. P. (2001). The cognitive neuroscience of sustained attention: where top-down meets bottom-up. *Brain Research Reviews*, *35*(2), 146–160.
- Sauseng, P., Klimesch, W., Gruber, W. R., Hanslmayr, S., Freunberger, R., & Doppelmayr, M. (2007). Are event-related potential components generated by phase resetting of brain oscillations? A critical discussion. *Neuroscience*, *146*(4), 1435–1444. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2007.03.014>
- Sauseng, Paul, & Klimesch, W. (2008). What does phase information of oscillatory brain activity tell us about cognitive processes? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, *32*(5), 1001–1013. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.03.014>
- Sauseng, Paul, Klimesch, W., Doppelmayr, M., Pecherstorfer, T., Freunberger, R., & Hanslmayr, S. (2005). EEG alpha synchronization and functional coupling during top-down processing in a working memory task. *Human Brain Mapping*, *26*(2), 148–155.
- Sawaki, R., & Katayama, J. I. (2007). Difficulty of discrimination modulates attentional capture for deviant information. *Psychophysiology*, *44*(3), 374–382. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8986.2007.00506.x>
- Schack, B., Klimesch, W., & Sauseng, P. (2005). Phase synchronization between theta and upper alpha oscillations in a working memory task. *International Journal of Psychophysiology*, *57*(2), 105–114.
- Schack, B., Vath, N., Petsche, H., Geissler, H.-G., & Möller, E. (2002). Phase-coupling of theta–gamma EEG rhythms during short-term memory processing. *International Journal of Psychophysiology*, *44*(2), 143–163.
- Schmidt-Kassow, M., Heinemann, L. V., Abel, C., & Kaiser, J. (2013). Auditory–motor synchronization facilitates attention allocation. *NeuroImage*, *82*, 101–106. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.05.111>

- Schnitzler, A., & Gross, J. (2005). Normal and pathological oscillatory communication in the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(4), 285.
- Schürmann, M., Başar-Eroglu, C., Kolev, V., & Başar, E. (2001). Delta responses and cognitive processing: single-trial evaluations of human visual P300. *International Journal of Psychophysiology*, 39(2–3), 229–239.
- Sibley, B. A., & Etnier, J. L. (2003). The relationship between physical activity and cognition in children: a meta-analysis. *Pediatric Exercise Science*, 15(3), 243–256.
- Siegel, M., Warden, M. R., & Miller, E. K. (2009). Phase-dependent neuronal coding of objects in short-term memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(50), 21341–21346.
- Singer, W. (2001). Consciousness and the binding problem. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 929(1), 123–146.
- Singer, W., & Gray, C. M. (1995). Visual feature integration and the temporal correlation hypothesis. *Annual Review of Neuroscience*, 18(1), 555–586.
- Sitt, J. D., King, J.-R., El Karoui, I., Rohaut, B., Faugeras, F., Gramfort, A., ... Naccache, L. (2014). Large scale screening of neural signatures of consciousness in patients in a vegetative or minimally conscious state. *Brain*, 137(8), 2258–2270.
- Stitt, I., Hollensteiner, K. J., Galindo-Leon, E., Pieper, F., Fiedler, E., Stieglitz, T., ... Engel, A. K. (2017). Dynamic reconfiguration of cortical functional connectivity across brain states. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08050-6>
- Stroth, S., Kubesch, S., Dieterle, K., Ruchow, M., Heim, R., & Kiefer, M. (2009). Physical fitness, but not acute exercise modulates event-related potential indices for executive control in healthy adolescents. *Brain Research*, 1269, 114–124. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2009.02.073>
- Tallon-Baudry, C., Bertrand, O., Peronnet, F., & Pernier, J. (1998). Induced  $\gamma$ -band activity during the delay of a visual short-term memory task in humans. *Journal of Neuroscience*, 18(11), 4244–4254.
- Teplan, M. (2002). Fundamentals of EEG measurement. *Measurement Science Review*, 2(2), 1–11.
- Theeuwes, J., Kramer, A. F., Hahn, S., & Irwin, D. E. (1998). Our eyes do not always go where we want them to go: Capture of the eyes by new objects. *Psychological Science*, 9(5), 379–385.
- Thompson, T., Steffert, T., Ros, T., Leach, J., & Gruzelier, J. (2008). EEG applications for sport and performance. *Methods*, 45(4), 279–288. <https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2008.07.006>
- Tomporowski, P. D. (2003). Effects of acute bouts of exercise on cognition. *Acta Psychologica*, 112(3), 297–324. [https://doi.org/10.1016/S0001-6918\(02\)00134-8](https://doi.org/10.1016/S0001-6918(02)00134-8)
- VanRullen, R. (2013). Visual Attention: A Rhythmic Process? *Current Biology*, 23(24), R1110–R1112. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.11.006>
- Varela, F., Lachaux, J.-P., Rodriguez, E., & Martinerie, J. (2001). The brainweb: Phase synchronization and large-scale integration. *Nature Reviews Neuroscience*, 2(4), 229–239. <https://doi.org/10.1038/35067550>
- Verburgh, L., Konigs, M., Scherder, E. J. A., & Oosterlaan, J. (2014). Physical exercise and executive functions in preadolescent children, adolescents and young adults: a meta-analysis. *British Journal of Sports Medicine*, 48(12), 973–979. <https://doi.org/10.1136/bjsports-2012-091441>

- Vogt, T., Herpers, R., Scherfgen, D., Strüder, H. K., & Schneider, S. (2015). Neuroelectric adaptations to cognitive processing in virtual environments: an exercise-related approach. *Experimental Brain Research*, *233*(4), 1321–1329. <https://doi.org/10.1007/s00221-015-4208-x>
- Voss, M. W., Chaddock, L., Kim, J. S., VanPatter, M., Pontifex, M. B., Raine, L. B., ... Kramer, A. F. (2011). Aerobic fitness is associated with greater efficiency of the network underlying cognitive control in preadolescent children. *Neuroscience*, *199*, 166–176. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2011.10.009>
- Walsh, V. (2014). Is sport the brain's biggest challenge? *Current Biology*, *24*(18), R859–R860.
- Wascher, E., Rasch, B., Sängler, J., Hoffmann, S., Schneider, D., Rinckenauer, G., ... Gutberlet, I. (2014). Frontal theta activity reflects distinct aspects of mental fatigue. *Biological Psychology*, *96*, 57–65.
- Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychonomic Bulletin & Review*, *9*(4), 625–636. <https://doi.org/10.3758/BF03196322>
- Wimmer, K., Ramon, M., Pasternak, T., & Compte, A. (2016). Transitions between multiband oscillatory patterns characterize memory-guided perceptual decisions in prefrontal circuits. *Journal of Neuroscience*, *36*(2), 489–505.
- Womelsdorf, T., & Fries, P. (2006). Neuronal coherence during selective attentional processing and sensory–motor integration. *Journal of Physiology-Paris*, *100*(4), 182–193.
- Yagi, Y., Coburn, K. L., Estes, K. M., & Arruda, J. E. (1999). Effects of aerobic exercise and gender on visual and auditory P300, reaction time, and accuracy. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, *80*(5), 402–408.
- Yerkes, R. M., & Dodson, J. D. (1908). The relation of strength of stimulus to rapidity of habit-formation. *Journal of Comparative Neurology and Psychology*, *18*(5), 459–482.
- Yordanova, J., & Kolev, V. (1998). Event-related alpha oscillations are functionally associated with P300 during information processing. *Neuroreport*, *9*(14), 3159–3164.
- Yordanova, J., Kolev, V., & Polich, J. (2001). P300 and alpha event-related desynchronization (ERD). *Psychophysiology*, *38*(1), 143–152.