



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

---

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias  
División de Ciencias Biológicas  
Departamento de Ciencias Ambientales

## INSTITUTO DE NEUROCIENCIAS

### Potenciales Relacionados con Eventos ante el cambio de orientación de un estímulo en movimiento

Tesis

que para obtener el grado de

**DOCTOR EN CIENCIAS DEL COMPORTAMIENTO  
(OPCIÓN NEUROCIENCIAS)**

presenta

**Daniel Zarabozo Enríquez de Rivera**

Comité tutelar

**Dr. Andrés González Garrido (Director)**

Dr. Emilio Gumá Díaz

Dra. Julieta Ramos Loyo

34  
**otra vez...**

**a Ana Leticia y a Daniel**

...desde hace mucho tiempo *causae efficientes* de todo lo  
razonablemente bueno que he logrado

**a mi Madre...**

...de quien sólo he recibido cariño y cosas buenas

**a la memoria de mi Padre...**

¡cómo quisiera que él estuviera aquí!

## **agradecimientos**

**al Dr. Andrés González,**

por su amistad y por todas las oportunidades que me ha brindado para aprender de él, sobre las Neurociencias y sobre la vida misma.

**a todos los profesores del Instituto de Neurociencias,**

por su invaluable apoyo y sus múltiples enseñanzas

**a la Universidad de Guadalajara,**

que me ha brindado grandes oportunidades y que ha contribuido a forjar mi carácter en el crisol de sus cotidianas tempestades

# ÍNDICE

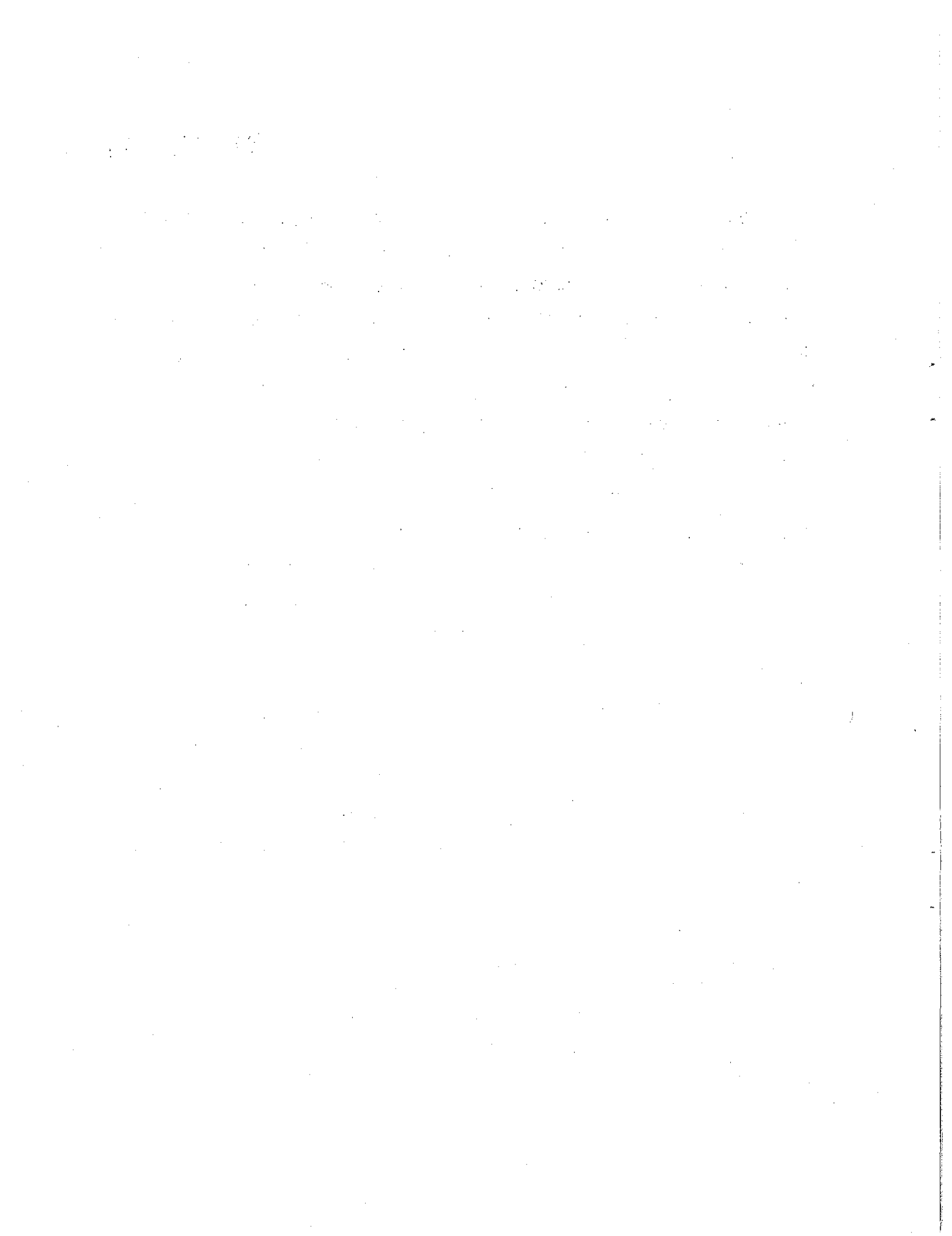
<b>Resumen</b>	<b>1</b>
<b>Abstract</b>	<b>3</b>
<b>1. Introducción</b>	<b>5</b>
<b>2. Antecedentes</b>	
<b>2.1. Anatomía de la vía visual</b>	<b>7</b>
<b>2.2. La actividad eléctrica cerebral</b>	<b>19</b>
<b>2.3. La percepción del movimiento</b>	<b>31</b>
<b>3. Planteamiento del problema, Objetivos e Hipótesis</b>	<b>43</b>
<b>4. Método</b>	
<b>4.1. Sujetos</b>	<b>47</b>
<b>4.2. Aparatos</b>	<b>47</b>
<b>4.3. Estímulos</b>	<b>48</b>
<b>4.4. Variables</b>	<b>49</b>
<b>4.5. Condiciones Experimentales</b>	<b>49</b>
<b>4.6. Registro electroencefalográfico</b>	<b>53</b>
<b>4.7. Diseño experimental y análisis estadístico</b>	<b>54</b>
<b>5. Resultados</b>	<b>55</b>
<b>6. Discusión y Conclusiones</b>	<b>73</b>
<b>7. Referencias</b>	<b>87</b>
<b>Anexos</b>	<b>i</b>

# RESUMEN

Este trabajo pretendió caracterizar la actividad eléctrica cerebral relacionada con la percepción del cambio de orientación en un estímulo visual (un rectángulo formado por  $2 \times 4 = 8$  cuadros blancos y negros) en tres condiciones distintas: a). cuando el estímulo cambiaba su orientación de vertical a horizontal; b). cuando el estímulo aparecía en forma vertical u horizontal, y c). cuando el estímulo -que se movía horizontalmente- cambiaba de vertical a horizontal. En las dos primeras condiciones el estímulo ocupaba la misma posición en el espacio, mientras que en la tercera se encontraba en movimiento.

Se pidió a cada sujeto ( $n = 13$ ) que oprimiera lo más pronto posible un botón cuando el estímulo tuviera una orientación horizontal, y se registraron las respuestas correctas (RC), los tiempos de reacción (TR) y los Potenciales Relacionados con Eventos (PRE) en 12 derivaciones electroencefalográficas ( $F_3, F_z, F_4, C_3, C_z, C_4, P_3, P_z, P_4, O_1, O$  y  $O_2$ ).

Aunque el número de RC fue similar en las tres condiciones, los TR cuando el estímulo se encontraba en movimiento fueron significativamente menores que en las otras dos condiciones experimentales. Los PRE en las tres condiciones difirieron en morfología y distribución topográfica. En la condición con movimiento del estímulo se registró un componente positivo, frontal, con latencia de 200 ms, que no apareció en las otras dos condiciones. El voltaje de este componente no se vio afectado por la probabilidad del estímulo ante el cual los sujetos debían emitir la respuesta. Se propone este componente como un índice electrofisiológico del procesamiento del movimiento, o alternativamente como expresión del incremento de carga en la memoria de trabajo, asociado con el movimiento del estímulo.



## **ABSTRACT**

The purpose of the present study was to characterize the brain electrical activity related to perception of changes in the orientation of a visual stimulus (a rectangle formed by  $2 \times 4 = 8$  black and white squares,) under three different experimental conditions: (a) the stimulus changing its orientation from vertical to horizontal; (b) the stimulus displayed in either, vertical or horizontal position; and (c) the stimulus changing from vertical to horizontal position while moving horizontally. In the two first conditions, the stimulus had the same spatial location, while in the third one it was moving.

Each subject ( $n = 13$ ) was asked to press, as quickly as possible, a button when the stimulus was horizontally oriented. Correct answers (CA) and reaction times (RT) were measured, and event-related potentials (ERP) were recorded from 12 sites ( $F_3, F_z, F_4, C_3, C_z, C_4, P_3, P_z, P_4, O_1, O_2$ ).

Even when the number of CA was similar in the three conditions, moving stimulus produced significantly shorter RT than the two other experimental conditions. ERP, in the three conditions, were different on their morphology and topographic distribution. In the moving-stimulus condition, a positive, frontal component, with a latency of 200 ms, was recorded. Such a component didn't appear in the other two conditions. Voltage of this component was not affected by the probability of the stimulus to which subjects should respond. Component is proposed as an electro-physiological index of processing of movement or, alternatively, as an expression of load increase on the work memory, associated to stimulus movement.

11/11/11



# 1. INTRODUCCIÓN

La visión es una característica de vital importancia en un medio ambiente en el que ocurren –para nosotros– principalmente cambios luminosos. Los mecanismos que nos permiten integrar la información luminosa del ambiente son muchos y muy complejos; múltiples características de los estímulos luminosos deben ser detectadas, integradas e interpretadas para dar el resultado de una imagen visual del entorno, susceptible de ser utilizada para realizar una acción.

Muchos de estudios han dirigido su atención a características como el color y la forma de los estímulos visuales, características que son procesadas básicamente por el sistema parvocelular de la vía visual. En contraparte, son relativamente pocas las investigaciones que se han dedicado a examinar características que son procesadas principalmente por el sistema magnocelular, como el movimiento y la disparidad binocular.

Este trabajo se enfocó en el estudio de las respuestas conductuales (Tiempo de Reacción y Respuestas Correctas) y de la actividad eléctrica cerebral (Potenciales Relacionados con Eventos, PRE) asociadas con cambios en un estímulo visual que se encuentra en movimiento; se pretendió, además, comparar esa actividad con la que ocurre cuando los mismos cambios en el estímulo tienen lugar cuando éste no se encuentra en movimiento, ya sea apareciendo en forma súbita (presentación Discontinua) o permaneciendo siempre a la vista del sujeto (presentación Continua).

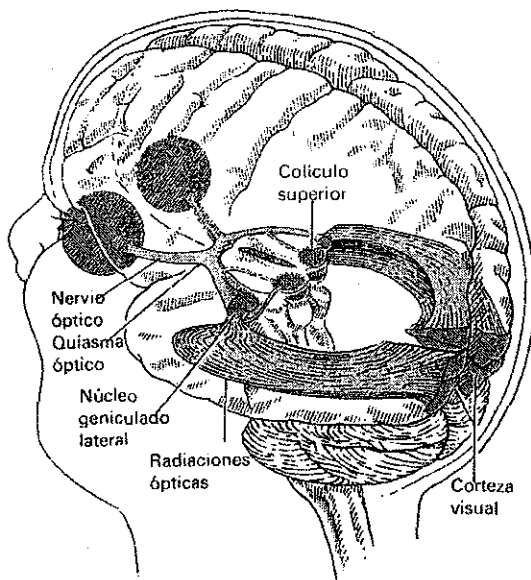
Las tres modalidades de presentación del cambio en el estímulo se estudiaron controlando su Probabilidad de Ocurrencia en dos niveles: alta ( $p = 0.50$ ) y baja ( $p = 0.25$ ).



## 2.1. ANATOMÍA DE LA VÍA VISUAL

Las principales estructuras que conforman la vía visual son la retina, el nervio óptico, el cuerpo geniculado lateral del tálamo, el colículo superior, la radiación óptica (o tracto óptico) y la corteza visual primaria o corteza estriada (Figura 1). Sin embargo, existen múltiples áreas corticales para cada modalidad sensorial, y muchas de ellas constituyen un mapa topográficamente ordenado de la superficie receptora. La visión no constituye una excepción, ya que tanto en el mono como en el ser humano se han descrito más de 12 áreas corticales extraestriadas que participan en la visión (Zeki y Shipp, 1988; Rosenzweig y Leiman, 1992; Kandel, 1997).

En términos generales, en los primates y en el hombre los impulsos visuales pasan de la retina al nervio óptico. Situado sobre la superficie ventral del cerebro y en la extremidad anterior del tálamo, está el quiasma

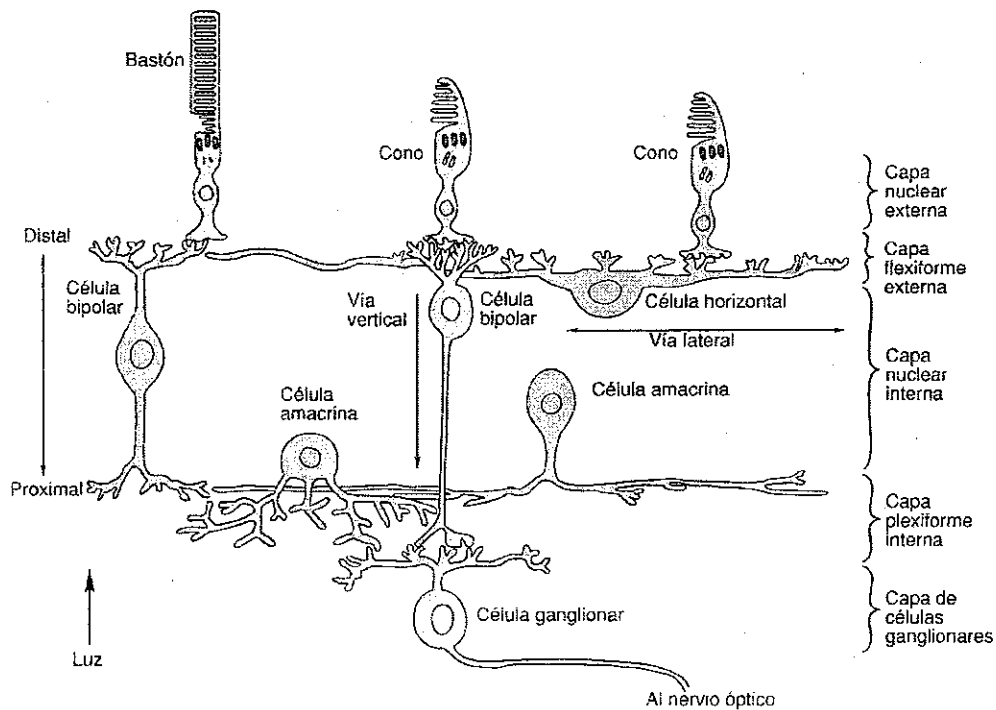


**Figura 1.**

Las estructuras principales de la vía visual (de Rosenzweig y Leiman, 1992, p. 350).

óptico. En él los nervios ópticos se decusan parcialmente en tal forma que, en tanto las fibras de la mitad temporal de cada retina permanecen sin cruzar al lado opuesto, las de la mitad nasal sí lo hacen. Así se forma, detrás del quiasma la cintilla óptica o tracto óptico, que contiene fibras de la porción temporal de la retina del ojo ipsilateral y de la porción nasal de la retina del ojo contralateral. Las cintillas ópticas se curvan alrededor

del mesencéfalo, introduciéndose profundamente en la hendidura ubicada entre la corteza y el tronco cerebral, hasta alcanzar el cuerpo geniculado lateral del tálamo. Algunas fibras, sin embargo, continúan en una dirección posteromedial, por el brazo del colículo superior (tubérculo cuadrigémino superior) hasta terminar en él. El colículo superior actúa como centro de reflejos visuales a través de sus conexiones con núcleos



**Figura 2.**

Configuración esquemática de la retina (modificado de Tessier-Lavigne, 1997, p. 446).

motores craneales y con el sistema reticular ascendente. Desde el cuerpo geniculado lateral, las neuronas terceras y finales de la vía óptica pasan como radiación óptica por la pared lateral del asta occipital del ventrículo lateral, para alcanzar la corteza visual, que está ubicada a ambos lados de la cisura calcarina, sobre la cara medial del lóbulo occipital (Bowsher, 1966).

La retina (Figura 2) se encuentra en la pared interna del globo ocular, adosada al epitelio pigmentado. Está formada por cinco clases de

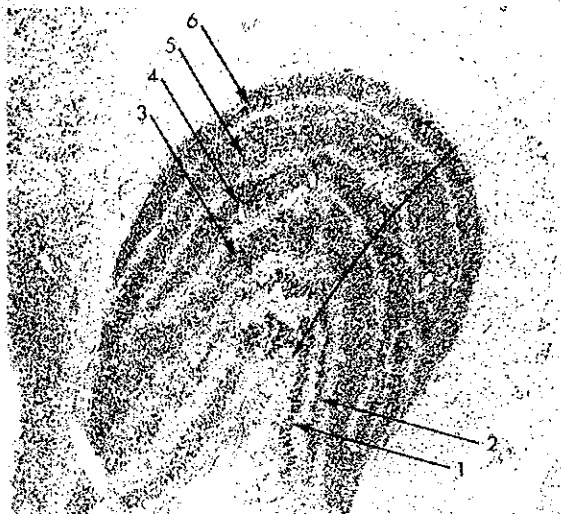
neuronas: fotorreceptores (conos y bastones), células bipolares, células horizontales, células amacrinas y células ganglionares (Ganong, 1976; Tessier-Lavigne, 1997). Estas neuronas se organizan en tres capas nucleares: la capa nuclear externa, situada en el fondo del ojo, que está formada por bastones y conos; la capa nuclear interna, constituida principalmente por los cuerpos de las células bipolares y las células amacrinas y la capa de células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico después de abandonar el globo ocular por la región denominada "disco óptico". Desde un punto de vista embriológico, la retina se desarrolla a partir del diencéfalo; por lo tanto, deriva del sistema nervioso central. Como consecuencia, el nervio óptico -a diferencia de otros pares craneales- es una estructura del sistema nervioso central. Como otras estructuras de este sistema, las fibras del nervio óptico no se regeneran cuando se lesionan (Young y Young, 1998).

El comportamiento de la retina ante estímulos luminosos se realiza registrando la actividad de las células ganglionares debido a dos razones: a). a través de sus axones viaja la información final que sale hacia el sistema nervioso central, y b). es posible registrar con relativa facilidad su actividad de manera extracelular, lo que facilita la labor de estudiarlas cuando se les compara con el resto de las células nerviosas que forman la retina, y que sólo pueden ser registradas en forma intracelular.

Las células ganglionares de la retina fueron clasificadas en términos de su patrón de respuesta a la luz como células "centro encendido" y células "centro apagado" por Kuffler, en 1953 (Goldberg y Robinson, 1978; Hubel y Wiesel, 1979) y más recientemente por Leventhal y colaboradores (Zeki y Shipp, 1988) en términos de sus características físicas y funcionales como células  $P_{\alpha}$  y células  $P_{\beta}$ . Más recientemente algunos autores (Tessier-Lavigne, 1997; Alcaraz, 2000) prefieren emplear la nomenclatura "células M" y "células P", a partir de la región del cuerpo

geniculado lateral a la cual proyectan sus axones (región Magnocelular o región Parvocelular). Esta última clasificación es más apropiada para estudios relacionados con percepción del movimiento, ya que en esos términos se encuentran las siguientes diferencias: a). las células M son poco sensibles a la longitud de onda del estímulo, mientras que las células P son muy selectivas a esa propiedad del estímulo; b). las células M responden en forma más rápida y transitoria, mientras que las células P se caracterizan por respuestas lentas de carácter tónico; y c). las células M poseen campos receptivos más grandes y mayor sensibilidad a los contrastes, mientras que las células P tienen campos receptivos pequeños y menor sensibilidad a los contrastes.

Las células M se encuentran en mayor abundancia en la periferia de



**Figura 3**

Microfotografía de una sección transversal del Cuerpo Geniculado Lateral de un mono Rhesus (Carlson, 1996, p. 147).

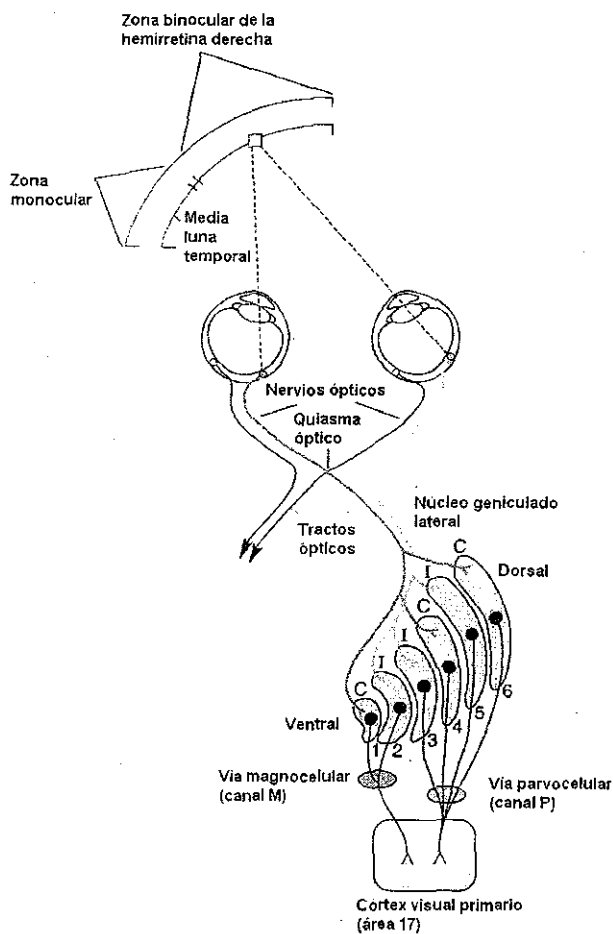
la retina, mientras que hacia la fóvea abundan las células P. El movimiento de un estímulo en el campo visual produce cambios de contraste entre él y el fondo, de manera que las propiedades funcionales de las células M les permiten responder a ese tipo de cambios mejor que las células P.

Las células ganglionares de la retina proyectan sus axones hacia el cuerpo geniculado lateral

del tálamo (Figura 3). Las neuronas que forman esta estructura se agrupan en seis capas claramente diferenciadas (Hubel, 1960; Zeki, 1992). Las cuatro capas más dorsales están constituidas por células de cuerpos pequeños, y son denominadas en conjunto región parvocelular, mientras que las dos capas más ventrales están formadas por células

cuyos cuerpos son grandes, y se denominan en conjunto región magnocelular.

Las hemiretinas que reciben la imagen del campo visual izquierdo proyectan hacia el cuerpo geniculado lateral derecho, mientras que las



**Figura 4**

Esquema de las proyecciones de la retina a la corteza visual primaria (modificado de Kandel y Mason, 1997, p. 448).

hemiretinas que reciben la imagen del campo visual derecho proyectan hacia el cuerpo geniculado lateral izquierdo. En términos de dónde provienen las aferencias retinianas, se pueden hacer en el cuerpo geniculado lateral dos agrupaciones: a). en función del ojo de donde provienen las aferencias se observa que las capas 1, 4 y 6 reciben aferencias del ojo contralateral, mientras que las capas 2, 3 y 5 reciben aferencias del ojo ipsilateral; b). en función del tipo de células ganglionares de la retina se observa que las células M hacen sinapsis en la región magnocelular (capas 1 y 2),

mientras que los axones de las células P llegan a la región parvocelular (Hubel, 1960; Kandel y Mason, 1997). En cada una de las capas se proyecta una representación del hemicampo visual contralateral.

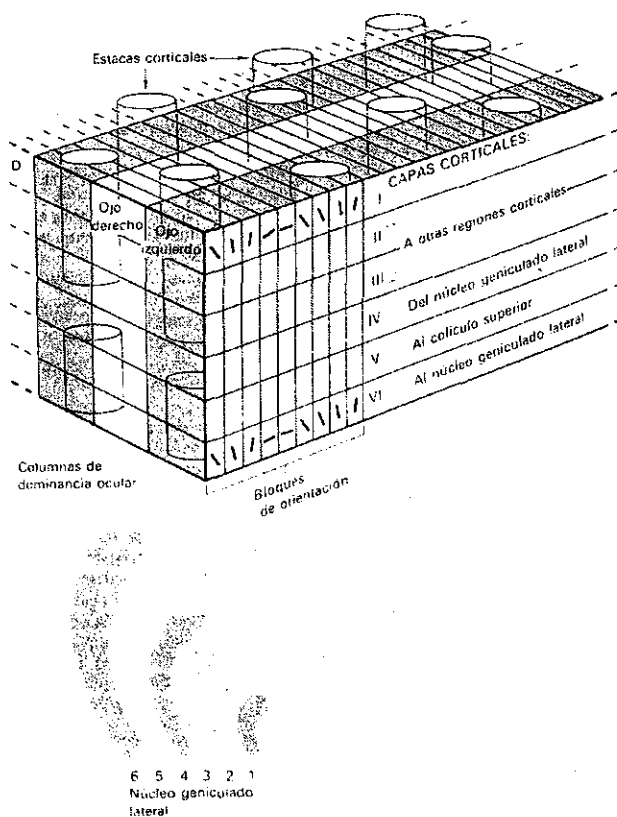
Las células de la región magnocelular del cuerpo geniculado lateral y las células M de la retina comparten muchas características funcionales

(insensibilidad al color, rapidez de conducción, sensibilidad a los contrastes); lo mismo ocurre con las células de la región parvocelular del cuerpo geniculado lateral y las células P de la retina (respuesta específica al color, conducción más lenta, campos receptivos más pequeños, relativa insensibilidad a los contrastes).

Las neuronas del cuerpo geniculado lateral envían sus axones hacia la corteza visual primaria, situada alrededor de la cisura calcarina (área 17 de Brodman). La diferenciación entre los orígenes parvocelular y magnocelular se mantiene también en esta proyección (Figura 4).

La denominación corteza visual agrupa a todas las regiones corticales que de alguna manera están implicadas en el procesamiento de

información visual. Como ya fue mencionado, existen múltiples áreas de la corteza cerebral implicadas en la función visual, además de la corteza visual primaria (área 17 de Brodman).



**Figura 5**

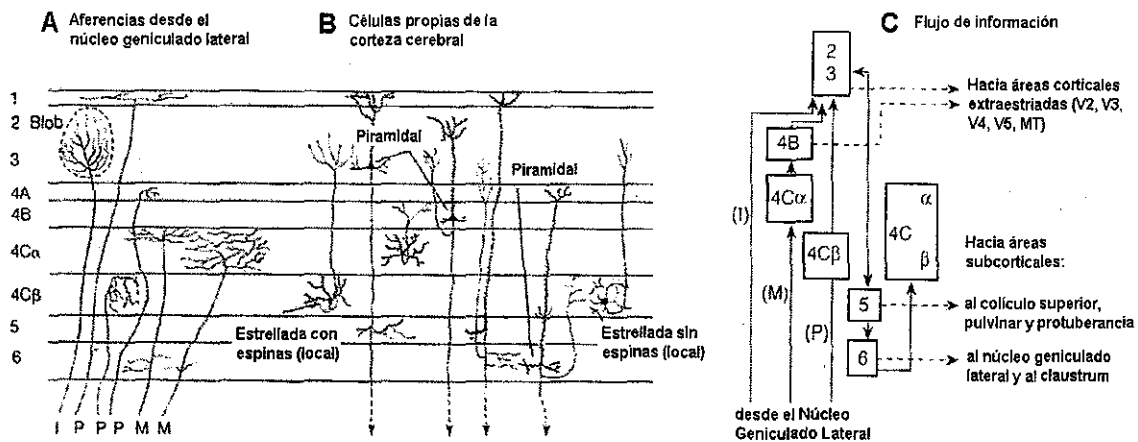
Columnas de dominancia ocular en la corteza visual (tomado de Rosenzweig y Leiman, 1992, p. 354).

La corteza visual primaria (corteza estriada, V1) se encuentra ubicada en los lóbulos occipitales del cerebro, y recibe aferencias directamente del cuerpo geniculado lateral, situado en el tálamo. La corteza visual



secundaria (corteza de asociación visual, corteza extraestriada, áreas V2, V3, V4 y V5) agrupa a zonas corticales ubicadas tanto en regiones occipitales como en regiones parietales y temporales. De acuerdo con la clasificación de Brodman, se dan las siguientes correspondencias aproximadas: V1 corresponde al área 17; V2 y V3 corresponden al área 18, y V3a, V4 y V5 corresponden al área 19.

Llama la atención que una parte proporcionalmente mayor de la corteza visual esté dedicada a la representación del campo visual que se proyecta en la fovea (cuya área es comparativamente pequeña). Este hecho ha llevado a algunos autores (p. ej. Rosenzweig y Leiman, 1992) a proponer que los ojos móviles son una respuesta evolutiva que lleva a economizar tejido cerebral, sin perder la capacidad de resolver con detalle las imágenes. En la corteza visual primaria existe también, como en el cuerpo geniculado lateral, una representación tópica de los campos visuales.



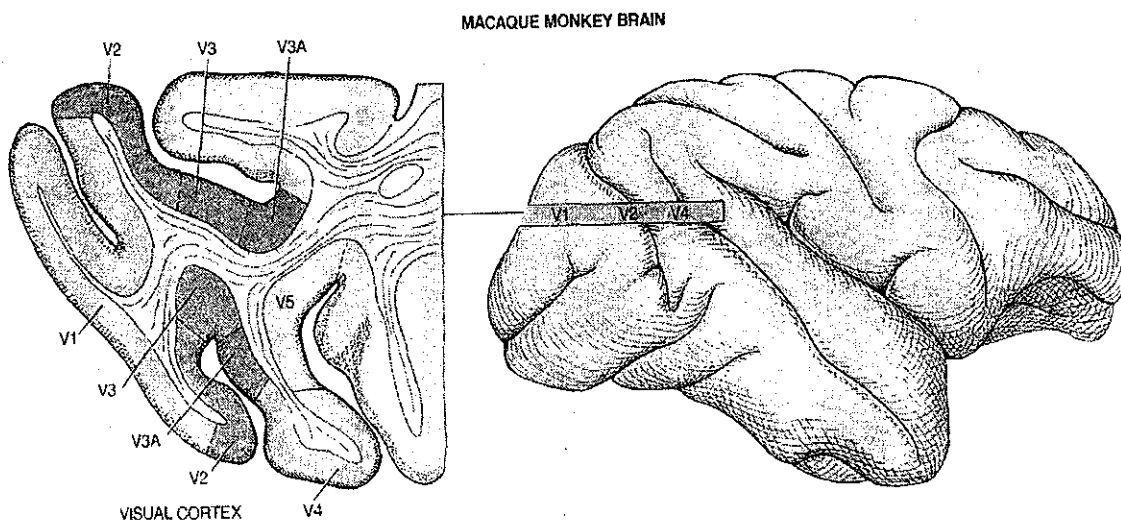
**Figura 6**

Eferencias del núcleo geniculado lateral a la corteza visual primaria y diagrama del flujo de información hacia otras regiones cerebrales, tanto corticales como subcorticales (modificado de Kandel y Mason, 1997, p. 462)

Está bien establecido que en la corteza visual se presenta una organización en módulos columnares de dominancia ocular (Figura 5). En esta organización se agrupan células que responden diferencialmente a

características de un estímulo (p. ej. su orientación o la dirección en la que se mueve) y que reciben aferencias principalmente de uno u otro ojo. La demostración de este tipo de organización en columnas se basa en los registros de actividad eléctrica utilizando microelectrodos (Farah, 2000). Cuando un microelectrodo se introduce en la corteza cerebral en forma perpendicular y con él se registran células a diferentes alturas, la respuesta celular es similar ante el mismo tipo de estímulo. Por otra parte, cuando el electrodo se introduce de manera oblicua (atravesando en consecuencia varias columnas), se encuentran respuestas celulares ante distintas características del estímulo luminoso.

La corteza visual humana tiene cerca de 2 mm. de espesor y consiste de seis capas numeradas convencionalmente (la 1 es la más



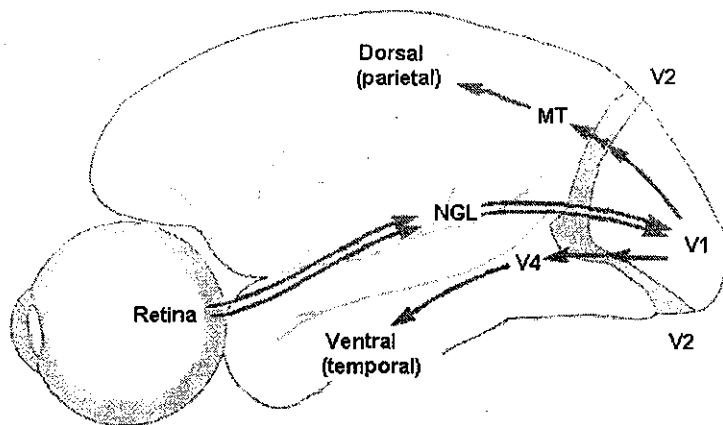
**Figura 7**

Áreas de la corteza visual en el mono rhesus (Zeki, 1992, p. 44). La imagen de la izquierda es un corte horizontal realizado a la altura que se señala en la imagen de la derecha.

superficial y la 6 la más profunda) de células nerviosas que se encuentran entre la superficie pial y la sustancia blanca que subyace. La existencia de estas capas es discernible a simple vista, debido a las diferencias de

densidad de fibras y células nerviosas que ahí se encuentran. La capa 4 de la corteza visual primaria es la que recibe la mayoría de las aferencias que provienen del cuerpo geniculado lateral. Esta capa se divide a su vez en cuatro estratos (subláminas) denominados 4A, 4B, 4C $\alpha$  y 4C $\beta$ . Las proyecciones de las regiones magnocelular y parvocelular del cuerpo geniculado lateral (Figura 1.6) terminan en distintas capas de la corteza visual primaria (Livingstone y Hubel, 1988; Kandel y Mason, 1997). Los axones de las células M terminan principalmente en la sublámina 4C $\alpha$ ; los axones de un grupo de células P terminan principalmente en la sublámina 4C $\beta$  mientras que los axones de un tercer grupo de células, ubicadas en la región interlaminar del cuerpo geniculado lateral terminan en las capas 2 y 3 de la corteza visual, en agrupaciones de células denominadas burbujas, manchas o estacas corticales -en inglés "blobs"- (Figuras 5 y 6).

Las distintas regiones de la corteza visual secundaria (o corteza de asociación visual) reciben aferencias de la corteza visual primaria. De hecho, una nomenclatura extensamente utilizada asigna el nombre V1 a la corteza estriada y los nombres V2, V3, V4 y V5 a distintas regiones corticales relacionadas funcionalmente con funciones visuales, como la



**Figura 8**

Representación esquemática de las vías dorsal y ventral implicadas en el procesamiento de la forma y el movimiento de estímulos visuales (modificado de Wurtz y Kandel, 2000, p. 550)

percepción de la forma y del movimiento (Figura 7). Los números 1 a 5 en los nombres mencionados fueron empleados debido a que se pensaba que existía precisamente ese orden temporal en el procesamiento de información visual. Más

recientemente se ha visto que en muchos casos el procesamiento de información visual parece realizarse de manera paralela y no tan estrictamente secuencial, pero la nomenclatura ha perdurado.

En los primeros años de la década de 1980 Ungerleider y Mishkin propusieron que ambos flujos de información parten de la corteza estriada, pero comienzan a separarse en la corteza extraestriada (Carlson, 1996). Un flujo es descendente y termina en la corteza del lóbulo temporal inferior. El otro es ascendente y termina en la corteza del lóbulo parietal posterior. El flujo ventral de información se relaciona con *qué* es el objeto, mientras que el flujo dorsal se relaciona con *dónde* se localiza el mismo (Figura 8).

Experimentos con monos han demostrado que neuronas en la retina y en el cuerpo geniculado lateral, así como en muchas otras áreas en la corteza extraestriada responden muy bien a un punto luminoso que se mueve en su campo receptivo. En el área V1, sin embargo, las células responden al movimiento en una sola dirección, mientras que el movimiento en la dirección opuesta tiene poco o ningún efecto sobre su patrón de respuesta. Esta selectividad direccional es más notoria en las células de la capa 4B de la corteza estriada. Así, las células de la vía magnocelular estimulan células corticales de la capa 4 B, aunque estas células corticales no muestren una selectividad a la dirección del movimiento del estímulo. También en estudios con monos se ha visto que un área en el borde de la corteza parietal, el área temporal media (MT, *medial temporal* en inglés) parece estar dedicada al procesamiento del movimiento, ya que la mayoría de las células nerviosas que la constituyen responden a la dirección del movimiento, mientras que sólo una pequeña porción de las células que ahí residen responden a la forma o al color del estímulo en movimiento. De manera similar a lo que ocurre en el área V1 el área MT corresponde a un mapa retinotópico del campo visual

contralateral, aunque los campos receptivos de las células en MT son diez veces más amplios que los que se observan en células de la corteza estriada. Células que responden de manera similar a una cierta dirección del movimiento se encuentran agrupadas en columnas verticales. Cada parte del campo visual está representada por un conjunto de columnas en las que las células responden a distintas direcciones del movimiento del estímulo en esa parte del campo visual (Wurtz y Kandel, 2000).

Mucho del conocimiento sobre la organización de las células nerviosas implicadas en el procesamiento del movimiento ha sido obtenido en estudios con monos. Sin embargo, en los seres humanos se han obtenido resultados equivalentes mediante el uso de técnicas como la Tomografía por Emisión de Positrones (PET) y la resonancia magnética funcional fMR (Patzwahl y Zanker, 2000). En estos estudios se ha observado que en la confluencia de las cortezas parietal, temporal y occipital existe un análogo de las áreas MT y MST (*medial superior temporal* en inglés) estudiadas en el mono (Mason y Kandel, 1991; Wurtz y Kandel, 2000). La actividad nerviosa registrada en estas zonas se incrementa significativamente ante situaciones controladas en las que los estímulos presentados a los sujetos se desplazan en el espacio, mientras que la actividad registrada ante cambios el color o la textura de los estímulos no es afectada.



## 2.2. LA ACTIVIDAD ELÉCTRICA CEREBRAL

El registro de la actividad eléctrica que constituye el electroencefalograma (EEG) es un método no invasor, de bajo costo y de alta resolución temporal para medir directamente el funcionamiento cerebral y realizar inferencias sobre actividad regional en el cerebro. El uso del EEG permite abordar el estudio de múltiples áreas en las neurociencias de la conducta, que abarcan desde procesos cognoscitivos básicos hasta el procesamiento emocional, disfunciones de múltiples tipos y el desarrollo y la maduración del sistema nervioso central (Brailowsky, 1995; Davidson, Jackson & Larson, 2000).

Para registrar el EEG, cambios eléctricos de sólo unos cuantos microvolts ( $\mu\text{V}$ ) de amplitud deben ser detectados sobre el cuero cabelludo. Esto se realiza mediante la amplificación de la diferencia de potencial entre dos electrodos, de los cuales al menos uno se sitúa sobre la superficie de la cabeza. Dado que las señales eléctricas deben ser amplificadas al menos un millón de veces debe existir la seguridad de que la actividad que se registra es en realidad EEG y no otro tipo de actividad eléctrica (Goff, 1974; Stern, Ray & Quigley, 2001) ya sea de origen fisiológico como la que generan el movimiento de los ojos, las contracciones musculares o la actividad cardíaca, o de origen externo al organismo, como los 60 Hz de la alimentación eléctrica normal o los campos eléctricos inducidos por motores y aparatos eléctricos en general.

De acuerdo con Harmony (1990) Adrian y Matthews propusieron en 1932 una de las primeras teorías sobre la electrogénesis del EEG sugiriendo que éste era una suma de los potenciales de acción de las neuronas que subyacían a los electrodos de registro. En la actualidad, sin embargo, la mayoría de los investigadores concuerdan en que el EEG no

es el resultado directo de la suma de potenciales de acción. Debido a que tanto el tejido nervioso como el hueso del cráneo y la piel actúan como un filtro pasa-bajas, los cambios eléctricos de alta frecuencia generados por los potenciales de acción disminuyen marcadamente con la distancia. Así, es muy improbable que los potenciales de acción –inclusive potenciales de acción sumados– estén representados en el EEG. También es generalmente aceptado que mientras las células gliales pueden contribuir a la generación de cambios de potencial lentos, su actividad no puede contribuir significativamente a la variabilidad de la actividad eléctrica que se registra en el EEG. Por lo tanto, la fuente principal de la actividad eléctrica registrada en el EEG son los potenciales postsinápticos (Davidson, Jackson & Larson, 2000). La razón de esto radica en que aunque los potenciales de acción tienen una amplitud mayor, los potenciales postsinápticos (PPS) son de mayor duración e involucran mayor superficie de la célula nerviosa, posibilitando así efectos de suma, tanto temporal como espacial. De hecho, la duración de los potenciales de acción es de 10 a 30 veces más corta que la duración de los PPS, de modo que para que se diera una suma temporal de los primeros debería ocurrir un sincronización casi perfecta, en el orden de fracciones de milisegundo (Harmony, 1990).

La actividad eléctrica registrada en el EEG es resultante de corrientes iónicas generadas por procesos bioquímicos que tienen lugar a nivel celular. Los principales generadores son las capas de dipolos formadas por las células piramidales de la sustancia gris en la corteza cerebral (Allison, 1984; Schaul, 1998). Un dipolo es un elemento que tiene dos sitios adyacentes con cargas eléctricas opuestas: una corriente positiva ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ) es absorbida en un extremo del dipolo (el pozo) y proviene del otro extremo (la fuente). El campo eléctrico que se forma alrededor de una célula piramidal da lugar a un dipolo debido a la morfología de la misma



neurona: un extremo está constituido por un eje relativamente largo (el axón) y en el otro extremo se encuentra un cúmulo de terminaciones sinápticas. Así, cambios en el potencial de membrana ocurren en alguno de los dos extremos, dependiendo del tipo de entrada que esté activa en un momento dado.

Desde que en 1929 Hans Berger, un psiquiatra alemán publicó un documento que ilustraba la actividad eléctrica del encéfalo de su hijo (Rosenzweig y Leiman, 1992) se ha intentado caracterizar las diferentes clases de actividad eléctrica que aparecen en el EEG. El mismo Berger utilizó el nombre *alfa* para denominar una actividad eléctrica con frecuencia de aproximadamente 10 Hertz (Hz -cambios en un segundo-). Posteriormente, otros investigadores emplearon también nombres de letras griegas para denominar distintos tipos de actividad eléctrica. De este modo surgieron los nombres para los ritmos más frecuentemente observados en el EEG (*delta*, *theta*, *beta*), así como para ritmos menos frecuentes o que aparecen en condiciones específicas (*kappa*, *lambda*, *mu*, *gamma*).

Una descripción sintética (Andreassi, 2000; Davidson, Jackson & Larson, 2000; Rosenzweig y Leiman, 1992) de distintos ritmos electroencefalográficos se presenta a continuación.

<b>Actividad EEG</b>	<b>Características</b>
Alfa	frecuencia de 8 a 13 Hz y amplitud de 20 a 60 $\mu$ V; distribución occipital-parietal; asociada con estados de vigilia en reposo, con ojos cerrados
Beta	frecuencia de 14 a 30 Hz, y amplitud de 2 a 20 $\mu$ V; distribución precentral y parietal; asociada con actividad mental o física y con excitación

Actividad EEG	Características
Delta	frecuencia de 0.5 a 3.5 Hz y amplitud de 20 a 200 $\mu$ V; distribución variable; asociada en condiciones normales con el sueño profundo y cuando aparece durante la vigilia con tumores cerebrales
Theta	frecuencia de 4 a 7 Hz y amplitud de 20 a 100 $\mu$ V; distribución frontal y temporal; en estado de vigilia aparece más frecuentemente en niños que en adultos, y algunos reportes la han asociado con experiencias emocionales placenteras
Kappa	frecuencia de 10 Hz; reportada en algunos estudios como asociada con actividades de pensamiento
Lambda	trenes de ondas con forma triangular y amplitud de 20 a 50 $\mu$ V; distribución occipital; asociada con la percepción de cambios de posición de un estímulo visual
Mu	frecuencia de 8 a 13 Hz, como la de alfa, pero con características funcionales distintas (no se bloquea con la apertura de los ojos, sino con movimiento o intención de movimiento); morfología compleja, con un componente rápido y aguzado y una porción negativa más lenta; distribución central; aparece en un 7 – 8 % de las personas
Gamma	frecuencia de 40 Hz y amplitud de 3 a 5 $\mu$ V; distribución frontal-central; asociada con la presentación de estímulos sensoriales visuales o auditivos

Mientras que a partir de los trabajos de Berger muchos investigadores dirigieron su atención sobre las oscilaciones rítmicas de voltaje espontáneas que pueden registrarse sobre el cuero cabelludo (el EEG), otras investigaciones se han concentrado en el estudio de los cambios eléctricos que están ligados en el tiempo (*time-locked*) con la ocurrencia de algún suceso. Esta clase de actividad eléctrica fue estudiada originalmente empleando estímulos sensoriales de diversas modalidades, y fue denominada Potenciales Evocados (PE), aludiendo al hecho de que eran “provocados” por la estimulación sensorial. Más recientemente se ha empleado la denominación de Potenciales Relacionados con Eventos –PRE

en forma abreviada-, sobre todo para distinguir el aspecto cognitivo que se supone implicado en la generación de algunas partes de esta actividad eléctrica (Hruby y Marsalek, 2003).

Los PRE son interpretados como manifestaciones de actividad cerebral que ocurre como preparación para o en respuesta a sucesos discretos, sean estos externos o internos al sujeto. Conceptualmente los PRE son considerados como manifestaciones de procesos psicológicos específicos (Fabiani, Gratton & Coles, 2000), o expresado de manera más parsimoniosa como "manifestaciones al nivel de la superficie craneal (*scalp*) de actividad eléctrica asociada con la activación de arreglos (*ensembles*) de neuronas por un suceso (*event*) específico, como la presentación de una letra" (Dien, Spencer y Donchin, 2004, p. 1).

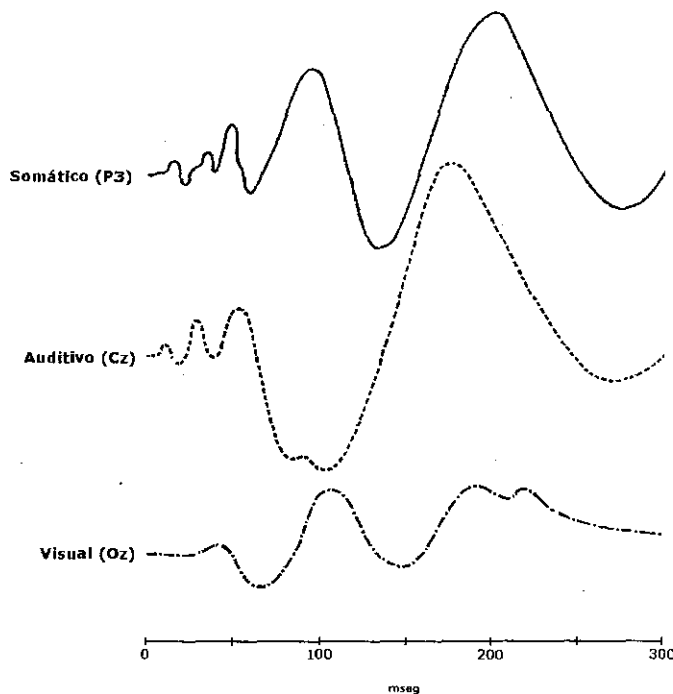
Construyendo una definición más completa Skrandies (2003) considera que los PRE son cambios sistemáticos en el electroencefalograma inducidos por información que arriba al cerebro, y que cualquier estímulo sensorial provoca actividad eléctrica que es llevada por fibras aferentes selectivas y especializadas hasta las áreas corticales sensoriales correspondientes, induciendo cambios en la actividad electroencefalográfica que tiene lugar en la corteza cerebral. De acuerdo con este investigador tres elementos principales determinan las características de estos cambios eléctricos en el cerebro: (1) el estado funcional del cerebro (el procesamiento de información es distinto durante las varias etapas del sueño y en distintos estados de la vigilia), (2) el significado específico y la importancia de un estímulo dado (la atención y el marco cognoscitivo (*cognitive set*) del sujeto determinan la manera en la que un estímulo es procesado, y (3) los parámetros físicos del estímulo y los umbrales sensoriales del organismo (que también influyen en la capacidad sensorial del sujeto para percibir el estímulo).

Coles y Rugg (1995) señalan que aunque se acepta generalmente que los PRE reflejan actividad que tiene su origen en el cerebro, la relación precisa entre lo que ocurre en el cerebro y la actividad registrada en la superficie de la cabeza no está completamente entendida. Sin embargo señalan que algunos aspectos relacionados con el tema parecen estar claros. En primer lugar, los PRE representan campos eléctricos relacionados con poblaciones neuronales identificables. En segundo lugar, las neuronas individuales que forman estas poblaciones deben activarse en forma aproximadamente simultánea y deben estar dispuestas con cierta relación geométrica para que los campos eléctricos por ellas generados puedan registrarse a nivel superficial en la cabeza. En particular, deben estar dispuestas de manera que los campos eléctricos que producen individualmente puedan sumarse para constituir un campo eléctrico 'abierto' en contraposición con un campo eléctrico 'cerrado' (estos dos últimos conceptos fueron desarrollados por Lorente de Nó (Allison, 1984) desde la década de los 40s. Por último, Coles y Rugg (1995) señalan, como ya habíamos mencionado, que debido a consideraciones de tipo biofísico o neurofisiológico se acepta generalmente que los PRE reflejan principalmente la actividad de potenciales postsinápticos (que ocurren en el nivel de las dendritas neuronales) mucho más que la actividad correspondiente a potenciales de acción de las neuronas, aunque algunos autores sostienen una postura distinta (Misulis y Fakhoury, 2001) considerando determinante la contribución de los potenciales de acción.

La magnitud de los potenciales evocados es relativamente pequeña cuando se compara con la de la actividad EEG en la que se encuentran inmersos. Por esta razón para poder ver con claridad la morfología de un PRE es necesario sumar algebraicamente un gran número de segmentos de actividad EEG que contienen potenciales evocados individuales para

obtener una estimación real de la actividad eléctrica que provoca el estímulo.

Las crestas y valles (Figura 9) de esos cambios de voltaje en el tiempo son los "componentes" de un PRE, y suelen denominarse en términos descriptivos de su polaridad (negativa o positiva) y de su latencia (tiempo -en milisegundos- transcurrido desde la aparición del estímulo),



**Figura 9.**

Potenciales Relacionados con Eventos (PRE) correspondientes a distintas modalidades sensoriales (modificado a partir de Stern, Rav y Quiñiev, 2001, p. 100)

por ejemplo N100, N200, P300, P600, etc. (Rugg y Coles, 1995), o en términos que se refieren a las condiciones en las que aparecen, como es el caso de la Variación Negativa Contingente y del Potencial Preparatorio (Walter, Cooper, Aldridge, McCallum & Winter, 1964 y Kornhuber & Deecke, 1965 respectivamente, citados por Fabiani, Gratton & Coles, 2000). No existe una norma en lo que toca a cómo representar la polaridad (negativa o

positiva) de los cambios de voltaje en los registros de EEG o de PRE, por lo que es práctica común insertar junto con los registros gráficos de la actividad eléctrica una indicación al respecto. En la Figura 9 las deflexiones hacia arriba corresponden a un voltaje positivo.

Una clasificación de los componentes de un PRE como exógenos o endógenos ha sido utilizada por diversos autores (Allison, 1984; Hillyard y

Picton, 1987; Fabiani, Gratton y Coles, 2000). En estos términos –de carácter más bien psicológico– los componentes exógenos son de origen sensorial, más tempranos (con latencias de hasta 80-100 ms), son relativamente independientes del estado psicológico del sujeto y son principalmente afectados por cambios en las características físicas del estímulo. Por otra parte, los componentes endógenos son más tardíos (con latencias superiores a los 100 ms) y pueden presentar variaciones en función del estado del sujeto, del significado del estímulo o de las demandas de procesamiento de información inherentes a la tarea que el sujeto debe realizar cuando aparece el estímulo.

Estos últimos componentes han sido denominados también “potenciales cognitivos” en la medida en que sus características dependen en gran parte de variables de tipo psicológico, como pueden ser la atención que el sujeto dispensa a una tarea, el significado que se atribuye al estímulo, el grado de motivación del sujeto, etc.

Por otra parte, las características de los componentes exógenos o tempranos (con latencias de aproximadamente hasta 80-100 ms) de un PRE en cualquier modalidad sensorial son relativamente invariantes en sujetos normales, a tal punto que alteraciones de la morfología, la latencia o del voltaje de estos componentes pueden contribuir significativamente al diagnóstico de trastornos como esclerosis múltiple, neuropatías de distintas índoles o lesiones temporo-parietales, (Novak, 1989; Comi et al., 1999; Misulis y Fakhoury, 2001),

En el contexto de la investigación de procesos cognitivos mediante la utilización de técnicas electroencefalográficas se ha relacionado a distintos componentes de los PRE con procesos perceptuales y cognoscitivos. Estos componentes han sido agrupados en función de su latencia (Fabiani, Gratton y Coles, 2000) en tres categorías: negatividades tempranas, componentes cognitivos de latencia media (negatividad por disparidad o

MMN y N200) y componentes tardíos (P300 –P3b y P3a- y N400); aunque una clasificación estrictamente temporal es difícil de realizar con exactitud, ésta clasificación surge de múltiples investigaciones en el área de la atención que se han centrado en los cambios que sufren estos componentes en distintas situaciones experimentales (Meneses, 2001; Herreño, 2005).

La Figura 10 presenta un PRE registrado en una derivación occipital, en el que se pueden observarse componentes que corresponden bien a la clasificación citada anteriormente. De interés particular para el presente estudio resultan dos de los componentes mencionados, N200 y P300

El nombre N200 o N2 es aplicado a una familia de componentes negativos que tienen latencia similar y cuya distribución topográfica y significado funcional varían de acuerdo con la modalidad sensorial y la manipulación experimental empleadas. Por ejemplo, distintas N200 pueden ser observadas ante un estímulo luminoso (con amplitud máxima en las derivaciones occipitales) y ante un estímulo auditivo (con amplitud máxima en las derivaciones centrales o frontales). En muchas situaciones experimentales la amplitud del componente N200 parece reflejar la detección de algún tipo de diferencia entre las características de los estímulos presentados o entre el estímulo que se está presentando y alguna clase de modelo del estímulo que el sujeto hubiera construido anteriormente (Fabiani, Gratton y Coles, 2000).

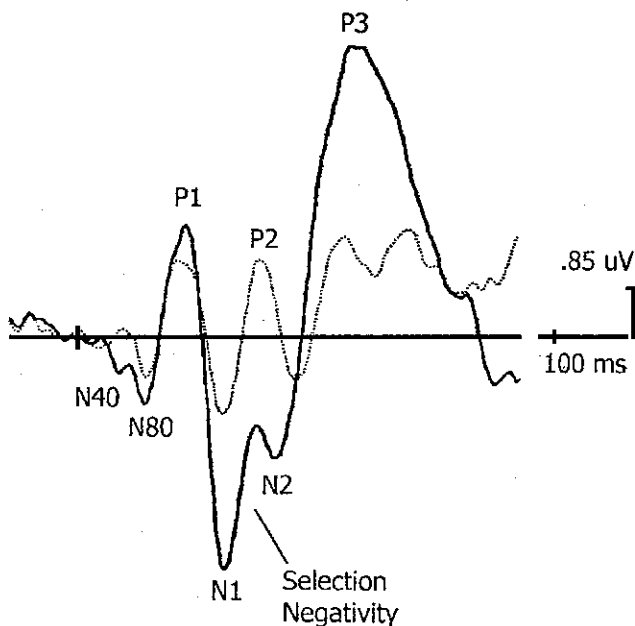
La onda N200 difiere de la MMN básicamente en el hecho de que la atención del sujeto suele estar dirigida hacia la presentación del estímulo (la MMN puede registrarse aunque el sujeto esté dirigiendo su atención a otros estímulos) y en que el modelo del estímulo puede ser activamente generado por el sujeto. Luck y Hillyard (1994) encontraron diferencias en el componente N200 en derivaciones occipitales sólo cuando se presentaba el estímulo que debía ser atendido por el sujeto y no cuando se

presentaban estímulos distintos del estándar (estímulos raros); por otra parte, Gehring, Gratton, Coles y Donchin en 1992 (citado por Fabiani, Gratton y Coles, 2000) encontraron diferencias en este componente ante la presentación de un segundo estímulo cuando sus características no correspondían a la predicción que de ellas hacía un primer estímulo.

Por otra parte, en un trabajo reciente (Fu, Fan y Chen, 2003) en el que se controló cuidadosamente el factor de la probabilidad del estímulo, los autores reportaron la aparición de un componente negativo, occipital, con latencia de 192 ms, que fue interpretado como la contraparte visual del MMN auditivo. Estos autores proponen una explicación de tal componente en términos de la detección automática de una disparidad

entre estímulos, basada en una "huella de memoria icónica".

Por último, se ha reportado que la correlación entre el tiempo de reacción y la latencia de la onda N200 es elevada. Este hecho ha sido interpretado en términos de la relevancia que pueden tener para el organismo los procesos implicados en la discriminación temprana de las características de un estímulo (Ritter et al, 1982,



**Figura 10**

Potenciales evocados registrados en O<sub>2</sub> ante un estímulo cuando es atendido (línea gruesa) y cuando no lo es (línea delgada). Modificado de Proverbio y Zani (2003a), p. 28.

citados por Fabiani, Gratton y Coles, 2000).



El componente P300 (o P3) fue descrito por primera vez en 1965 por Sutton, Braren, Zubin y John (Proverbio y Zani, 2003). Se registra básicamente empleando un modelo experimental de estímulo infrecuente (Oddball). En este modelo se presenta al sujeto una serie de estímulos de un tipo (el estímulo "estándar" o "frecuente" o "no prueba"). Un estímulo distinto (el estímulo "infrecuente" o "prueba" u "objetivo" o "blanco" - *target* -) es presentado en algunas ocasiones, intercalado entre las presentaciones del estímulo frecuente (Rugg y Coles, 1995) y generalmente se pide al sujeto que responda de alguna manera ante el estímulo infrecuente (que deviene el "estímulo atendido"). La respuesta puede ser de tipo motor -como oprimir un botón cuando aparece el estímulo- o de otro tipo, como solamente contar el número de apariciones del estímulo. Inclusive se ha reportado la aparición de un componente P300 ante *la omisión* de un estímulo perteneciente a una serie (Hillyard y Picton, 1987).

El modelo Oddball mencionado genera una sucesión de componentes P1, N1, P2, N2 y P3 (en la que P es positivo y N negativo). En esta secuencia los componentes distintos de N2 y P3 corresponden a la activación de áreas sensoriales primarias (Polich, 1999, citado por Hruby y Marsalek, 2003). El componente P300 es positivo, con latencia que iguala o excede los 300 ms. Aparece en relación con el estímulo infrecuente y puede ser registrado en distintas derivaciones del EEG, aunque su voltaje máximo suele encontrarse en derivaciones posteriores, principalmente parietales.

Fabiani, Gratton y Coles (2000) señalan que "después de 30 años de investigación sobre P300, no hay todavía indicios concluyentes de las regiones cerebrales que subyacen a esta actividad eléctrica registrada superficialmente" (p. 69). Sin embargo, también mencionan que hay datos que sugieren que esta onda puede ser resultante de la suma de

actividad en múltiples generadores ampliamente distribuidos en la corteza cerebral. Inclusive existen algunos trabajos (p. ej. Halgren, Squires, Wilson, et al., 1980) que sugieren también la posibilidad de que algunas estructuras subcorticales participen en la generación del P300.

Si bien no se conocen con certeza los generadores del P300, se han estudiado extensamente diversos factores que afectan su latencia y su amplitud. Duncan-Johnson y Donchin (1977) reportaron que la amplitud del P300 es sensible a la probabilidad del estímulo prueba cuando éste es relevante para la tarea que se está realizando (si los sujetos están realizando otra tarea cuando los estímulos prueba aparecen no se genera un P300). Por otra parte, la aparición de un P300 puede obtenerse presentando estímulos de cualquier modalidad sensorial.

La forma y la latencia de la onda P300 difieren entre las modalidades sensoriales. Por ejemplo, cuando se emplea estimulación auditiva la latencia es menor que cuando se emplean estímulos visuales (Hruby y Marsalek, 2003). Donchin, Kramer y Wickens (1986, citado por Fabiani et. al., 2000) realizaron un conjunto de experimentos en los que demostraron que la amplitud del P300 se relaciona con los recursos de procesamiento que demanda una tarea particular. Cuando se realiza una tarea doble la amplitud del P300 se incrementa ante los estímulos prueba de la tarea primaria y se incrementa además en función de los recursos perceptuales o cognitivos requeridos por la tarea, mientras que el P300 generado por la tarea secundaria se ve disminuido.

## 2.3. LA PERCEPCIÓN DEL MOVIMIENTO

Una característica esencial que distingue a todos los animales de las plantas es la capacidad de movimiento voluntario. Los animales se mueven para encontrar pareja, refugio, o algo para comer, así como para evitar ser comidos. Sin embargo la habilidad para moverse implica la necesidad de percibir o interpretar el movimiento, sea para guiar el progreso del propio o para detectar el de otros seres que se mueven, como algún posible depredador.

En un contexto urbano y contemporáneo la importancia de la información relacionada con el movimiento puede ilustrarse con el lector mismo cuando debe cruzar una calle en la que existe tráfico de vehículos. Para poder cruzar a salvo deberá interpretar correctamente el movimiento de autobuses, autos, bicicletas e inclusive el de otros peatones. Si esta interpretación no se realiza de manera exacta y temporalmente adecuada las consecuencias pueden ser catastróficas.

El movimiento visual consiste, básicamente, en la percepción de un cambio de información óptica en el espacio y en el tiempo, aunque diferentes cambios de información óptica se asocian con distintos tipos de movimiento (Gibson, 1954). Por ejemplo, cuando nos movemos a través de un cierto ambiente los cambios se producen en todo el campo visual. Este tipo de cambio se denomina flujo óptico y nos ayuda a determinar hacia dónde nos dirigimos en nuestro trayecto. Un cambio diferente ocurre cuando enfrentados a un cierto paisaje inmóvil aparece en él un objeto que se mueve. En este caso los cambios ocurren sólo en aquellas regiones del campo visual relacionadas con el objeto en movimiento.

Los fotorreceptores de la retina sólo responden a cambios en la intensidad luminosa. El sistema visual debe usar estos cambios en

intensidad para inferir el movimiento. Los siguientes ejemplos pueden ilustrar la complejidad que pueden alcanzar estas inferencias (Schiffman, 2005).

Primero, imagine el lector que está parado en medio de un campo abierto y que mueve los ojos de un lado al otro para explorar el horizonte. Como resultado del movimiento de los ojos una imagen del campo se mueve cruzando el fondo del ojo. Sin embargo el campo que se examina parece (es percibido como) estacionario. Por lo tanto, el movimiento de una imagen en la retina no da lugar por sí mismo a la percepción de un movimiento. Segundo, imagine que está usted sentado en un cuarto completamente oscuro en el que lo único que se puede ver es un pequeño y único punto luminoso. Aun cuando el punto luminoso permanezca perfectamente estacionario, después de unos momentos de estarlo viendo la luz parecerá moverse de manera errática, dando lugar a lo que se conoce como "efecto autocinético". La explicación de este efecto se encuentra en los movimientos sacádicos de los ojos, junto con la homogeneidad del fondo que genera la habitación oscura. De hecho, este efecto no aparece cuando en el fondo que rodea a la fuente luminosa existe una variedad de objetos. El primero de los ejemplos anteriores ilustra que podemos *no* percibir movimiento aunque señales relacionadas con el movimiento alcancen nuestros ojos. El segundo ejemplo demuestra que podemos percibir el movimiento de un objeto aunque ese objeto realmente permanezca físicamente inmóvil.

La naturaleza relativa de la percepción del movimiento da lugar a complejidades adicionales. Por ejemplo, el movimiento de las nubes puede hacer que la luna parezca moverse rápidamente, dando lugar a lo que se denomina "movimiento inducido", e ilustrando que la percepción del movimiento de un objeto también depende del movimiento del entorno que lo rodea.

A partir de los ejemplos anteriores puede concluirse que la percepción del movimiento es un fenómeno complejo y que no resulta simplemente del cambio de posición en el tiempo.

El movimiento de un estímulo en el campo visual es detectado mediante la comparación de las posiciones de imágenes registradas en momentos diferentes. Dado que la mayoría de las células en el sistema visual es muy sensible a la posición del estímulo en la retina y a que dichas células pueden responder ante sucesos separados en el tiempo por sólo 10 o 20 milisegundos, la mayoría de las células en el sistema visual podrían, en principio, ser capaces de extraer información sobre el movimiento mediante la simple comparación de su posición actual con una posición anterior (Wurtz y Kandel, 2000). Dados estos hechos ¿cuál podría ser la evidencia de que exista un subsistema nervioso especializado para la detección del movimiento?

El movimiento aparente de un punto luminoso (el efecto autocinético) es una primera evidencia de que debe existir un mecanismo nervioso especializado para la percepción del movimiento, ya que en las condiciones descritas para que ocurra este efecto, el estímulo luminoso no se desplaza en forma continua sobre la retina, sino que impresiona un área de la misma y luego otra, que puede estar relativamente muy alejada de la primera. Sin embargo, nosotros percibimos que la fuente luminosa se movió de la misma manera que si hubiera realizado un movimiento real. La percepción del movimiento de objetos que en realidad no han cambiado de posición sugiere que la posición y el movimiento de un estímulo son procesadas por vías nerviosas distintas.

Desde luego que el procesamiento de la información visual sobre el movimiento de un objeto implica de manera importantísima a la corteza visual primaria, situada en las áreas 17 y 18 de Brodman.

En trabajos que ahora son considerados como clásicos Hubel y Wiesel (1962, 1965) demostraron que en la corteza visual del gato existen células que se activan de manera diferencial cuando una franja luminosa con bordes bien definidos se desplaza sobre la retina en una cierta dirección y con una cierta orientación en el espacio. El mismo estímulo produce respuestas esporádicas o ninguna respuesta cuando la dirección de su movimiento o su orientación son modificadas. Estos autores clasificaron a las células de la corteza visual primaria, de acuerdo con su particular modo de respuesta en "células simples" (que responden a bordes con orientaciones y ubicaciones específicas dentro del campo visual) y "células complejas" (cuyas respuestas dependen de combinaciones de características en el estímulo visual, que pueden incluir longitudes o contornos específicos). Los mismos investigadores también describieron cómo células simples y complejas que responden a las mismas características del estímulo visual se encuentran agrupadas en "columnas" perpendiculares a la superficie de la corteza cerebral, y también cómo estas columnas reciben de manera distinta aferencias más abundantes de las retinas de un ojo o de otro, acuñando el término "columnas de dominancia ocular" para describir esta característica (Hubel y Wiesel, 1962).

Poco más de una década después de los primeros trabajos de Hubel y Wiesel, otros investigadores (Albright, 1984; Albright, Desimone y Gross, 1984; Zeki, 1974, 1992; Zeki y Shipp, 1988) pudieron constatar que en regiones corticales extraestriadas existen también agrupaciones de células nerviosas que se organizan en columnas y que responden de manera bien diferenciada a la dirección en la que se mueve un estímulo luminoso a lo largo del campo visual.

En el macaco rhesus (ver Figura 1.7 en el Capítulo 1) estas células nerviosas se encuentran ubicadas en el área medial temporal (también

llamada MT o área V5); en el hombre, el equivalente de V5 se encuentra en la región donde se unen los lóbulos temporal y occipital (Kandel, 1991). La organización visuotópica de la región V5 en el mono fue descrita por primera vez en 1971 (Albright y Stoner, 1995), y en la búsqueda de los mecanismos que el cerebro utiliza al responder al movimiento de un estímulo se han publicado varios trabajos en los que se registra la actividad eléctrica de células ubicadas en la región MT. La mayoría de estos trabajos se han realizado utilizando monos como sujetos experimentales, y los hallazgos han fortalecido la noción de una participación importante de esta región cerebral en el procesamiento del movimiento de un estímulo visual. En la zona MT el 95 % de las neuronas que la constituyen presentan una selectividad direccional del nivel más simple (esto es, responden particularmente a un estímulo que se desplaza a lo largo de una trayectoria lineal en el plano frontal); estas células presentan simultáneamente una carencia de selectividad a la forma o al color del estímulo (Albright y Stoner, 1995).

En un experimento ilustrativo sobre las relaciones que existen entre la actividad de las células en esta región cerebral y la percepción del movimiento Newsome, Britten y Movshon (1989) registraron extracelularmente neuronas ubicadas en el área V5 de monos entrenados para responder ante el movimiento de un conjunto de puntos en un monitor de computadora. Los puntos podían moverse al azar (cada uno en una dirección diferente) o coherentemente (un cierto número de puntos -desde pocos hasta todos- en una misma dirección y con la misma velocidad). El modelo usado por estos investigadores permite cuantificar la coherencia del movimiento de los puntos, en términos del porcentaje del total de puntos que se mueve coherentemente. En estas condiciones una coherencia "baja" del movimiento de los puntos (una "señal débil") correspondería a un pequeño porcentaje de puntos moviéndose en la

misma dirección. Por otra parte una coherencia "alta" (una "señal fuerte") correspondería a un gran porcentaje de puntos moviéndose en la misma dirección y a pocos puntos moviéndose azarosamente. Newsome y sus colaboradores calcularon el valor de la correlación entre la actividad registrada en las células del área V5 y la cantidad de respuestas conductuales correctas de los sujetos, encontrando una asociación significativa entre las dos variables. Este resultado indica con claridad la existencia de un mecanismo neuronal que por lo menos corre al parejo (si no es la causa eficiente) de un juicio o decisión con respecto al movimiento de un estímulo visual.

Un experimento realizado por el mismo grupo de investigadores (Salzman, Britten y Newsome, 1990) reforzó el tipo de conclusiones mencionadas. Trabajando con las mismas técnicas mencionadas, ellos identificaron cuál era la preferencia -selectividad de la dirección del movimiento- de un grupo de células nerviosas en la región V5; posteriormente entrenaron al mono para responder ante una cierta dirección del movimiento del estímulo (por ejemplo, hacia la derecha) reforzando cada respuesta correcta con unas gotas de jugo. Por último, predijeron que la respuesta del mono se vería sesgada si durante la tarea las células previamente identificadas eran sometidas a estimulación eléctrica. Los resultados apoyaron completamente la hipótesis de los autores del trabajo: un mono bien entrenado, que no emitía respuestas ante una señal de baja fuerza (poca coherencia del movimiento de los puntos) comenzó a emitir respuestas ante ese estímulo cuando el área cerebral previamente identificada era estimulada eléctricamente. La interpretación de los resultados de este estudio puede ser expresada en términos de que la estimulación eléctrica influía en la percepción del estímulo haciendo parecer el movimiento de los puntos como una señal fuerte.



Los estudios mencionados anteriormente se basan en el establecimiento de correlaciones entre la actividad neuronal aislada y el desempeño conductual de los sujetos. La perspectiva de estos trabajos puede resumirse en la afirmación de Bair, Zohary, & Newsome (2001, p. 1) "... un problema fundamental en las neurociencias sensoriales es entender cómo la ejecución psicofísica se relaciona con las capacidades de neuronas sensoriales individuales. En la actualidad se reconoce ampliamente que ninguna solución satisfactoria a este problema puede ser alcanzada si se carece de un conocimiento detallado de cómo la actividad individual de las células en una región sensorial específica se correlaciona con un juicio psicofísico particular".

Dentro de esta perspectiva falta todavía mucho por descubrir, entre otras cosas -como lo señala Bremmer (2005)- es necesario identificar y diferenciar a nivel de la respuesta celular las señales de movimiento multisensoriales (visuales, táctiles y auditivas) que son inducidas por el propio movimiento del sujeto y separarlas de las señales de movimiento que tienen su origen en el movimiento real de estímulos visuales, táctiles y auditivos.

No obstante que hasta aquí se han mencionado varios trabajos en los que el objetivo primordial es caracterizar la actividad celular nerviosa relacionada con la percepción del movimiento, el estudio de la percepción del movimiento de un estímulo visual puede ser abordado utilizando aproximaciones diferentes.

Por una parte, puede evaluarse solamente la respuesta conductual de los sujetos cuando se les pide determinar si hay cambios en la velocidad o en la dirección del movimiento de uno o varios estímulos mientras se manipula de manera controlada alguna característica del movimiento de los mismos (p. ej. Beardsley y Vaina, 2005; Matthews, 2005); por otra parte puede registrarse la actividad eléctrica cerebral que

ocurre asociada con cambios en alguna característica del estímulo en movimiento, como su velocidad (Zarabozo, 2000), cuando se presentan estímulos en movimiento durante una tarea que requiere prestar atención a otro tipo de estímulos (Pazo-Alvarez, Amenedo y Cadaveira, 2004), o cuando se influye sobre la actividad eléctrica de algunas zonas cerebrales mientras el sujeto realiza una tarea en la que se requiera seguir un estímulo en movimiento (Antal, Nitsche, Kruse, Kincses et al., 2004).

El presente trabajo se inscribe dentro de la última vertiente, presentando al sujeto un estímulo que cambia mientras se encuentra en movimiento y registrando la actividad eléctrica cerebral relacionada temporalmente con los cambios en el estímulo. Uno de los antecedentes que existen en la literatura sobre el tema es el trabajo de Shimoyama, Nakajima, Shibata e Ito (1997), quienes reportaron un componente relacionado con el cambio en un estímulo que inducía la sensación de movimiento (movimiento aparente). Sin embargo, los resultados de ese estudio parecen poco claros y, en algunos aspectos, contradictorios con la literatura sobre potenciales evocados visuales.

Por otra parte, en un experimento anterior (Zarabozo, 2000) intentamos caracterizar componentes de los PRE que estuvieran asociados particularmente con los cambios de velocidad de un estímulo en movimiento. En ese experimento se presentó un rectángulo vertical, formado por 8 cuadros blancos y negros, que se desplazaba en dirección horizontal (con velocidad de 150 mm/s) en la pantalla de la computadora y que a). continuaba con la misma velocidad hasta desaparecer en el otro extremo de la pantalla (condición control), o b). en algún punto de su recorrido cambiaba su velocidad (disminuyéndola –a 100, 75 o 50 mm/s- o aumentándola –a 200, 225 o 250 mm/s-), o c). cambiaba su orientación (de vertical a horizontal) sin modificar su velocidad. Esta última condición

fue empleada como una especie de control activo, de manera que el estímulo sufriera un cambio que no implicara a la velocidad.

Además de los cambios en la actividad eléctrica cerebral relacionados con el cambio de velocidad del estímulo en movimiento (el objetivo principal del trabajo), un resultado interesante fue el PRE obtenido cuando el estímulo cambiaba su orientación (Figura 11). Dicho potencial se presentó con morfología bien definida, incluyendo un componente positivo temprano (aproximadamente a los 125 ms), seguido de un componente negativo (N2) a los 190 ms y un componente positivo (P3) con latencia cercana a los 400 ms y voltaje cercano a los 10 microvolts.

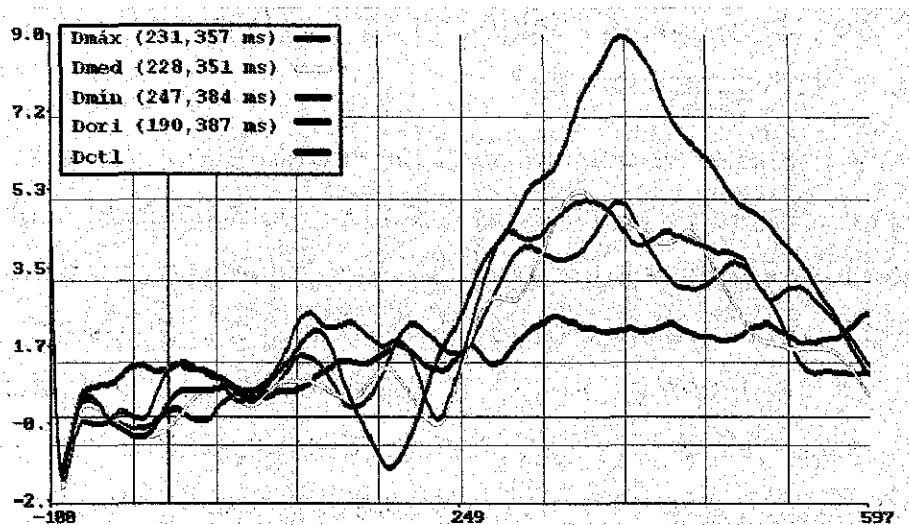


Figura 11

PRE en Pz ante decrementos de velocidad del estímulo (Dmáx, Dmed, Dmín), ante cambio de orientación del estímulo (Dori) y cuando el estímulo no cambió su velocidad ni su orientación (Dct1). N = 8 sujetos. Las rectas rojas indican momento del cambio (vertical) y 0 microvolts (horizontal).

En ese trabajo los estímulos que cambiaban su velocidad, los que no cambiaban y los que cambiaban su orientación fueron presentados en cantidades iguales (con la misma probabilidad de ocurrencia cada uno), por lo que las diferencias en el voltaje del PRE ante el cambio de

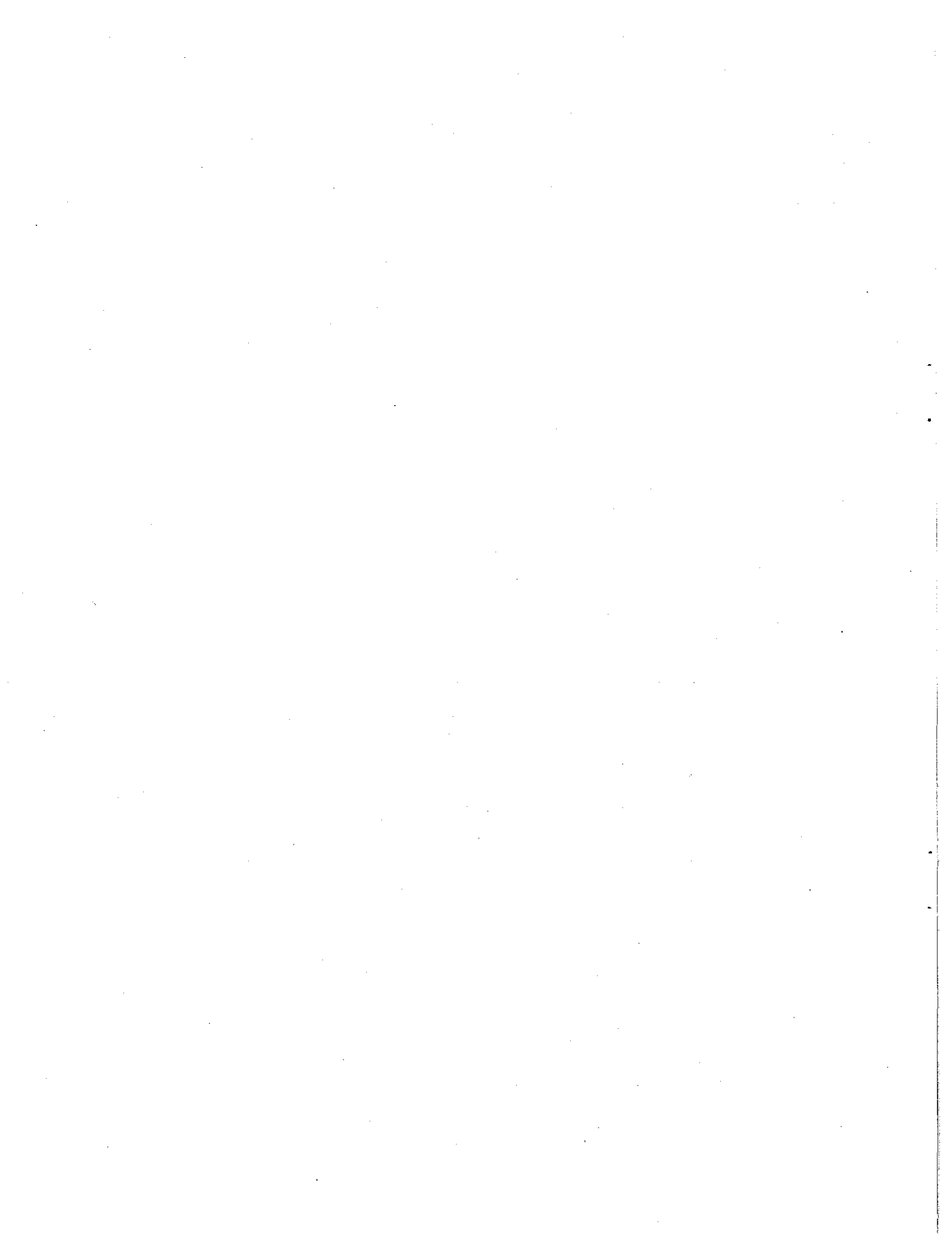
orientación no podrían explicarse por su relativa infrecuencia. Sin embargo una de las explicaciones alternativas para los resultados del trabajo mencionado se enfocó en el sentido de que todos los ensayos en los que cambiaba la velocidad del estímulo pudieron ser agrupados conceptualmente por los sujetos como una clase de eventos, diferentes de aquellos en los que el cambio implicaba a la apariencia misma del estímulo (los cambios de orientación), lo que convertiría a estos últimos en una clase distinta, con una probabilidad de  $1/5$  ( $p = 0.20$ ) con respecto a los otros estímulos.

Desde nuestro punto de vista las diferencias en el PRE ante el cambio de orientación y los PRE obtenidos ante los cambios de velocidad debían relacionarse más con una alteración en el aspecto del estímulo potenciada por el movimiento del mismo, sin embargo no podíamos excluir la última alternativa mencionada.

En este contexto se decidió plantear el trabajo objeto de esta tesis, controlando los aspectos relacionados con la probabilidad de ocurrencia de cada uno de los estímulos e incluyendo la posibilidad de comparar los resultados del cambio de orientación del estímulo cuando éste se encontraba en movimiento con los del mismo cambio de orientación cuando a). el cambio de orientación se producía cuando el estímulo no se movía y b). cuando se presentaba a los sujetos el estímulo con orientación vertical u horizontal.

En las tres condiciones (cambio de orientación con movimiento, cambio de orientación sin movimiento y discriminación de la orientación del estímulo) la respuesta que se solicitaba al sujeto debía ser emitida sólo ante la orientación horizontal del estímulo. Así mismo, en cada una de las tres condiciones la orientación horizontal del estímulo se presentaría con dos probabilidades de ocurrencia distintas: media ( $p = 0.50$ ) y baja ( $p = 0.25$ ).

De esta manera podrían diferenciarse los efectos de la probabilidad de ocurrencia del estímulo (alta y baja) y los efectos de la modalidad de presentación del estímulo (en movimiento, sin movimiento y en forma discontinua) sobre el voltaje y la morfología de los potenciales eléctricos cerebrales obtenidos en cada una de las seis combinaciones de probabilidad de ocurrencia y modalidad de la presentación.



### **3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA, OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

La existencia de células nerviosas que responden diferencialmente a ciertas características (bordes, orientación, desplazamiento, orientación en el espacio) de un estímulo visual fue descrita por Hubel y Wiesel hace más de 40 años (Hubel y Wiesel, 1959; Hubel, 1960). Posteriormente se describió la existencia -en áreas corticales visuales secundarias- de células nerviosas que responden de manera selectiva a la dirección del movimiento de un estímulo y se encontró que esas células están organizadas en columnas, de manera similar a lo que ocurre en la corteza cerebral primaria (Albright, 1984; Albright, Desimone y Gross, 1984). Más recientemente se describió cómo la actividad de estas últimas células se correlaciona con cambios en la respuesta conductual de un sujeto ante el movimiento de un estímulo visual (Newsome, Britten y Movshon, 1989; Newsome, 1995).

Por otra parte, al nivel de la actividad electroencefalográfica algunos investigadores han reportado la existencia de PRE relacionados con el movimiento aparente del estímulo (Shimoyama, Nakajima, Shibata, et al., 1997) y con cambios en el color o en el movimiento del mismo (Arakawa, Tobimatsu, Kato, et al., 1999; Tobimatsu, Shigeto, Arakawa, et al., 1999). Esos últimos reportes han utilizado técnicas que si bien tienen la bondad de permitir cuantificaciones exactas se alejan de la situación real que tiene lugar cuando un estímulo se desplaza realmente en el espacio.

Utilizando un modelo de desplazamiento real del estímulo hemos descrito en un estudio anterior que los PRE registrados ante el cambio de velocidad de un estímulo en movimiento difieren de los observados cuando el mismo estímulo en movimiento cambia su orientación en lugar de su velocidad (Zarabozo, 2000; Zarabozo y Meneses, 2001).

La morfología de los PRE generados por el cambio de orientación del estímulo en movimiento incluye un complejo N2-P3 como el que se ha descrito en otros estudios sobre estímulos en movimiento (Arakawa, Tobimatsu, Kato, et al., 1999), sin embargo en ninguno de estos estudios se presentaron estímulos estáticos, por lo que no es posible comparar los efectos del cambio de orientación del estímulo cuando éste se encuentra en movimiento y cuando no se mueve. Por otra parte, en nuestro estudio anterior tampoco se manipuló la probabilidad de ocurrencia del cambio de orientación en el estímulo cuando éste se encuentra en movimiento, por lo que no es posible discernir la manera en la que dicha probabilidad afecta los PRE producidos por el cambio en el estímulo en condiciones de movimiento.

En este contexto surgen, tres preguntas principales: ¿cómo es afectada la respuesta conductual ante el cambio en un estímulo cuando éste se encuentra en movimiento?, ¿qué diferencias existen entre los PRE obtenidos ante el mismo cambio (p. ej. de orientación) en un estímulo cuando éste se encuentra en movimiento y cuando no se mueve? y ¿cómo afecta la probabilidad de ocurrencia del cambio en el estímulo prueba a los PRE cuando el estímulo se encuentra en movimiento y cuando no se mueve?.



## **Objetivos**

El experimento que se describe a continuación fue realizado para alcanzar los siguientes objetivos:

1. Determinar cómo es la respuesta conductual (TR y RC) ante el cambio de orientación de un estímulo cuando éste se encuentra en movimiento y cuando no se mueve.
2. Caracterizar los cambios en la actividad eléctrica cerebral cuando un estímulo en movimiento sufre un cambio en su orientación en el espacio;
3. Comparar los PRE resultantes cuando el estímulo se encuentra en movimiento con los que se registran cuando el mismo estímulo sufre los mismos cambios, pero estos ocurren sin que el estímulo se encuentre en movimiento.
4. Determinar cómo influye la probabilidad de aparición del cambio en el estímulo cuando éste se encuentra en movimiento y cuando no se mueve.

## **Hipótesis**

Las hipótesis que se sometieron a prueba en este estudio fueron las siguientes:

1. Si la discriminación del cambio en un estímulo requiere distintos recursos cuando el estímulo se encuentra en movimiento y cuando no se mueve, las RC y los TR ante el cambio serán diferentes cuando el estímulo se encuentre en movimiento y cuando se encuentre estático.
2. La acción de los mecanismos cerebrales relacionados con el procesamiento del movimiento de un estímulo se manifestará en diferencias de los PRE obtenidos ante el cambio de orientación del estímulo cuando éste se encuentre en movimiento y cuando no se mueva.
3. La actividad eléctrica cerebral registrada ante el cambio de un estímulo en movimiento estará influida por la probabilidad de ocurrencia del cambio. Esta influencia afectará básicamente la amplitud de los PRE, que será mayor conforme menor sea la probabilidad del cambio en el estímulo.

## 4. MÉTODO

### 4.1. Sujetos

Participaron en el experimento 13 estudiantes universitarios, voluntarios, con edades entre 19 y 32 años ( $\bar{x} = 24.15$ ,  $s = 4.90$ ), diestros, con visión normal o corregida y sin historia de traumatismos craneales con pérdida del conocimiento, de epilepsia o de antecedentes familiares de epilepsia.

### 4.2 . Aparatos

La actividad electroencefalográfica (EEG) se registró empleando un equipo Medicid IV (Neuronic), con un factor de amplificación de 20,000 en cada uno de los amplificadores. Todas las derivaciones se hicieron en forma monopolar, refiriendo cada electrodo a los electrodos cortocircuitados de los lóbulos auriculares. Se atenuaron todas las frecuencias por debajo de 0.5 y por encima de 30 Hz en todos los canales, y durante todo el registro se mantuvo activo un filtro específico ("Notch Filter") para atenuar las frecuencias de 60 Hz.

Se emplearon electrodos de plata chapeados con oro (Neuro Supplies Inc.), colocados de acuerdo con el Sistema 10-20 Internacional (Harner y Sannit, 1974) en derivaciones frontales ( $F_z$ ,  $F_3$ ,  $F_4$ ), centrales ( $C_z$ ,  $C_3$ ,  $C_4$ ), parietales ( $P_z$ ,  $P_3$ ,  $P_4$ ) y occipitales ( $O$ ,  $O_1$ ,  $O_2$ ). Adicionalmente se colocaron dos electrodos cercanos a los bordes interno superior y externo inferior del ojo izquierdo, para registrar los movimientos oculares durante el experimento.

La impedancia de los electrodos se midió antes de iniciar el registro en cada sesión experimental y después de finalizar ésta. Los valores

iniciales de impedancia al inicio de la sesión siempre estuvieron por debajo de 10 k $\Omega$ .

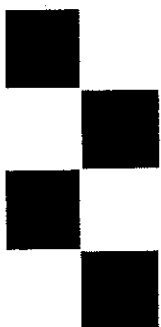
### 4.3. Estímulos

Los estímulos fueron presentados sobre fondo negro, en un monitor de computadora (CRT 17") situado a 60 cm. de la frente de los sujetos, ajustando la altura del monitor en cada sesión experimental para que el centro de la pantalla estuviera alineado con los ojos de cada sujeto; en todas las condiciones se mantuvo presente un punto de fijación en el centro de la pantalla. La resolución del monitor se fijó en 800 x 600 píxeles (píx), y se ajustó el ancho del área útil de la pantalla para que fuera de 320 mm (4 píx/mm).

Los estímulos empleados se describen a continuación. Todas las medidas en grados se obtuvieron sobre la base de una distancia de 60 cm entre los ojos del sujeto y el centro de la pantalla del monitor.



**Estímulo Estándar.** Un rectángulo de 3.2 x 6.2 cm (3.05° x 5.90°) formado por 8 cuadros más pequeños, todos del mismo tamaño, alternados en colores blanco y negro. El borde exterior del rectángulo y las separaciones entre los cuadros pequeños estuvieron formados por una línea gris de un píxel de grosor.



**Estímulo No Prueba (no atendido).** Un rectángulo con las mismas características de tamaño y forma, pero con el orden de color de los cuadros pequeños invertido con respecto al rectángulo anterior.



**Estímulo Prueba (atendido).** Un rectángulo con las mismas características del Estímulo Prueba, pero orientado horizontalmente.

#### 4.4. Variables Independientes y Dependientes

Las variables independientes en este estudio fueron dos: la **Forma de Presentación** de los estímulos visuales: *en Forma Discontinua (DISC)*, *en Forma Continua (CONT)* y *en Movimiento (MOVI)* y la **Probabilidad de Ocurrencia** de estímulos prueba en la serie de ensayos:  $p = 0.50$  (ALTA) y  $p = 0.25$  (BAJA).

Las variables dependientes (registradas) fueron de dos tipos: conductuales (el número de Respuestas Correctas y el Tiempo de Reacción ante el estímulo prueba) y electrofisiológicas (la morfología, la distribución topográfica, la latencia y el voltaje de los componentes en los PRE registrados en las distintas condiciones).

Además de las condiciones de control correspondientes, la combinación de niveles de las dos variables independientes originó seis condiciones experimentales que se describen a continuación.

#### 4.5. Condiciones Experimentales

A continuación se describen en detalle las condiciones experimentales que formaron parte del estudio: presentación discontinua (control,  $p = 0.50$ ,  $p = 0.25$ ), presentación continua (control,  $p = 0.50$ ,  $p = 0.25$ ) y presentación en movimiento (control,  $p = 0.50$ ,  $p = 0.25$ ). De aquí en adelante la denominación breve que se empleará será, respectivamente, DISC-C, DISC50, DISC25, CONT-C, CONT50, CONT25,

MOVI-C, MOVI50 y MOVI25. La secuencia de presentación de las condiciones fue variada azarosamente entre los distintos sujetos.

## **CONTROL**

Las condiciones control pretendieron la evaluación de PREs ante estímulos que no formaran parte de una tarea particular, permitiendo así la comparación con los PREs obtenidos ante los mismos estímulos, pero en otro contexto, en el que el sujeto debía señalar con una respuesta motriz que había percibido el estímulo prueba. En cada condición control (DISC-C, CONT-C y MOVI-C) se presentaron a cada sujeto en forma alternada los estímulos prueba y no prueba, solicitándole que se concretara a dirigir la vista al punto de fijación, procurando parpadear lo menos posible.

## **DISC50**

Los estímulos no prueba (45) y prueba (45) se presentaron mezclados en forma aleatoria, con duración de 200 ms y con un Intervalo Entre Estímulos (ISI) promedio de 1,647 ms (d.s. = 426 ms). Antes de iniciar la presentación de los estímulos se presentaron en la pantalla las siguientes instrucciones:

***En la pantalla aparecerán dos estímulos distintos:***

- 1). un rectángulo vertical formado por cuadros blancos y negros, o***
- 2). un rectángulo horizontal formado por cuadros blancos y negros.***

***Tú debes mantener la vista fija en el centro de la pantalla, y oprimir el BOTÓN IZQUIERDO del ratón cuando aparezca el rectángulo HORIZONTAL.***

## **DISC25**

Los estímulos no prueba (105) y prueba (35) se presentaron mezclados en forma aleatoria, con duración de 200 ms y con ISI promedio de 1659 ms (d.s. = 419 ms). Antes de iniciar la presentación de los estímulos se presentaron las mismas instrucciones que en la condición DISC50.

## **CONT50**

Cada uno de los 180 ensayos comenzó con la presentación del estímulo estándar en el centro de la pantalla durante 1000 ms. Transcurrido ese tiempo el estímulo estándar fue substituido inmediatamente por el estímulo no prueba (90 ensayos) o por el estímulo prueba (90 ensayos), presentados en el mismo lugar y con la misma duración. Ambos tipos de ensayos fueron mezclados aleatoriamente. Las instrucciones previas al inicio de la serie de ensayos fueron las siguientes:

***En la pantalla aparecerá un rectángulo vertical formado por cuadros blancos y negros.***

***Después de un momento el estímulo cambiará de la siguiente manera:***

***1). los cuadros blancos y negros intercambiarán sus colores, o***

***2). el mismo rectángulo se volverá horizontal.***

***Tú debes mantener la vista fija en el centro de la pantalla, y oprimir el BOTÓN IZQUIERDO del ratón cuando aparezca el rectángulo HORIZONTAL.***

## **CONT25**

Cada uno de los 145 ensayos comenzó con la presentación del estímulo estándar en el centro de la pantalla durante 1000 ms. Transcurrido ese tiempo el estímulo estándar fue substituido inmediatamente por el estímulo no prueba (109 ensayos) o por el estímulo prueba (36 ensayos), presentados en el mismo lugar y con la misma duración. Ambos tipos de ensayos fueron mezclados aleatoriamente. Las

instrucciones previas al inicio de la serie de ensayos fueron las mismas que en la condición CONT50.

## **MOVI50**

Cada uno de los 70 ensayos comenzó con la presentación del estímulo estándar en uno de los extremos (izquierdo o derecho) del monitor, en el centro de la pantalla durante 500 ms. Transcurrido ese tiempo el estímulo comenzó a moverse horizontalmente hacia el otro lado de la pantalla, con velocidad constante de 150 mm/s. Al llegar a la mitad de la pantalla el estímulo estándar fue substituido por el estímulo no prueba (35 ensayos) o por el estímulo prueba (35 ensayos), y este último estímulo prosiguió su camino sin modificar la velocidad hasta desaparecer en el borde de la pantalla. Ambos tipos de ensayos fueron mezclados aleatoriamente. Las instrucciones previas al inicio de la serie de ensayos fueron las siguientes:

***En la pantalla aparecerá un rectángulo vertical que comenzará a moverse hacia el otro lado. En algún momento ese estímulo cambiará de una de las dos maneras siguientes:***

***1). los cuadros blancos y negros cambiarán sus colores, o***

***2). el rectángulo se volverá horizontal.***

***Tú debes mantener la vista fija en el centro de la pantalla, y oprimir el BOTÓN IZQUIERDO del ratón cuando el rectángulo se vuelva HORIZONTAL.***

## **MOVI25**

Cada uno de los 128 ensayos comenzó con la presentación del estímulo estándar en uno de los extremos (izquierdo o derecho) del monitor, en el centro de la pantalla durante 500 ms. Transcurrido ese tiempo el estímulo comenzó a moverse horizontalmente hacia el otro lado de la pantalla, con velocidad constante de 150 mm/s. Al llegar a la mitad de la pantalla el estímulo estándar fue substituido por el estímulo no



prueba (96 ensayos) o por el estímulo prueba (32 ensayos), y este último estímulo prosiguió su camino sin modificar la velocidad hasta desaparecer en el borde de la pantalla. Ambos tipos de ensayos fueron mezclados aleatoriamente. Las instrucciones previas al inicio de la serie de ensayos fueron las mismas que en la condición MOVI50.

#### **4.6. Registro electroencefalográfico**

Para la obtención de los datos electrofisiológicos el registro electroencefalográfico fue revisado fuera de línea y para cada sujeto se eliminaron los PRE en los que se observaron artefactos de movimiento (parpadeos, ajustes de postura, etc.) o movimientos oculares con voltaje mayor a 100  $\mu$ V. Con los PRE libres de artefactos se obtuvieron promedios de cada sujeto en cada condición, y estos PRE de cada individuo (N = 13) fueron a su vez promediados para obtener los grandes promedios de la actividad electroencefalográfica característica en cada una de las condiciones.

En los grandes promedios se identificaron visualmente los distintos componentes de los PRE en las derivaciones centrales (Fz, Cz, Pz y O). A continuación se definió una ventana temporal de 50 ms de duración (25 ms antes y 25 ms después del momento en que el componente alcanzaba su voltaje máximo, negativo o positivo en la derivación central correspondiente) y se calculó el voltaje promedio de todas las muestras incluidas en la ventana temporal. Este dato, obtenido de cada uno de los promedios individuales que contribuyeron a formar el gran promedio se consideró como el voltaje del componente en cuestión en cada una de las derivaciones y fue el dato sometido al análisis estadístico.

## 4.7. Diseño Experimental y Análisis Estadístico

Todos los sujetos fueron sometidos a todas las condiciones experimentales y el orden de éstas para cada sujeto fue asignado en forma aleatoria.

Dado que el número de presentaciones del estímulo atendido fue distinto entre las condiciones experimentales las Respuestas Correctas fueron expresadas como una proporción (respuestas correctas / número de estímulos prueba presentados).

Para el análisis de los datos conductuales (respuestas correctas y tiempo de reacción) se empleó un Diseño Factorial de Bloques Aleatorizados (Kirk, 1995) con dos factores: Presentación (3 niveles: DISC, CONT y MOVI) y Probabilidad (2 niveles:  $p = 0.50$  y  $p = 0.25$ ).

Para el análisis de los datos electrofisiológicos (voltaje de los componentes de los PRE) se empleó el mismo diseño experimental incluyendo un factor adicional: las derivaciones en las que se obtuvo el registro de la actividad eléctrica.

El análisis de los datos se realizó utilizando el programa Estadis (Zarabozo, 2002), definiendo para los análisis de varianza un nivel de significación ( $\alpha$ ) de 0.01. Cuando el análisis de varianza reportó diferencias significativas se realizaron comparaciones *a posteriori* con el método de Tukey-Kramer (Zar, 1999), utilizando un nivel de significación ( $\alpha$ ) de 0.05.

## 5. RESULTADOS

### Conductuales

Para cada sujeto se calcularon la proporción de Respuestas Correctas (RC) en cada uno de los tratamientos y el promedio de Tiempo de Reacción (TR) correspondiente a ellas. Los datos individuales y los análisis estadísticos de estas dos variables se presentan en el Anexo 1.

Las estadísticas descriptivas de la proporción de RC se muestran en el Cuadro 1. Puede observarse que la proporción de respuestas adecuadas fue muy alta, y que fue similar en todas las condiciones.

**CUADRO 1**

Media y (Desviación Estándar) de la proporción de Respuestas Correctas en todos los tratamientos (N = 13).

Presentación	Probabilidad	
	p = 0.50	p = 0.25
Discontinua (DISC)	0.983 (0.038)	0.985 (0.022)
Continua (CONT)	0.996 (0.011)	0.986 (0.016)
Movimiento (MOVI)	0.983 (0.024)	0.987 (0.025)

El análisis de la varianza no señaló diferencias significativas en RC asociadas con alguno de los dos factores manipulados en el estudio, ni con su interacción.

Las estadísticas descriptivas del TR se presentan en el Cuadro 2. Puede notarse que los valores correspondientes a la presentación *MOVI* (ante ambas probabilidades de presentación del estímulo atendido) son los menores de todos, y que en las otras dos condiciones los TR en la

condición *DISC* fueron menores que en la condición *CONT*, aunque la diferencia entre ambas condiciones fue reducida.

Las diferencias entre los TR fueron significativas en el factor Presentación ( $F_{(2,60)} = 35.03, p < 0.0001$ ) y no significativas en el factor Probabilidad ni en la interacción de ambos.

### CUADRO 2

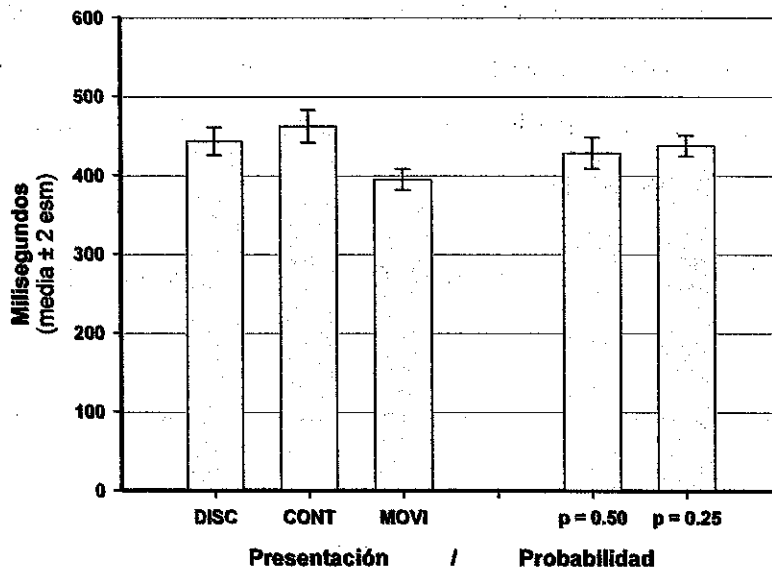
Media y (Desviación Estándar) del Tiempo de Reacción en todos los tratamientos (N = 13).

Presentación	Probabilidad	
	p = 0.50	p = 0.25
Discontinua (DISC)	436.568 (52.015)	449.163 (37.848)
Continua (CONT)	465.662 (66.135)	457.924 (37.288)
Movimiento (MOVI)	382.985 (35.462)	406.102 (29.491)

Las comparaciones *a posteriori* en el factor Presentación indicaron que el TR en la condición *MOVI* fue significativamente menor que en las condiciones *DISC* ( $q_{(3,60)} = 8.25, p < 0.01$ ) y *CONT* ( $q_{(3,60)} = 11.48, p < 0.01$ ), y que estas últimas condiciones no difirieron significativamente entre sí. Los valores correspondientes se muestran en la Gráfica 1.

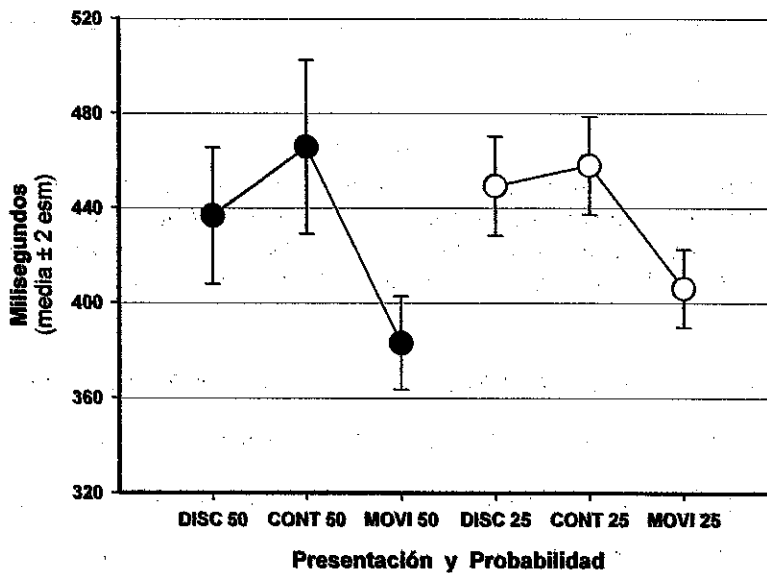
Aunque la diferencia no fue estadísticamente significativa, puede observarse que cuando la probabilidad de aparición del estímulo atendido fue menor ( $p = 0.25$ ) el TR fue mayor en dos de las tres modalidades de presentación del estímulo atendido; la excepción se dio en la modalidad de presentación *CONT* (sin movimiento). Estas relaciones pueden apreciarse en la Gráfica 2.

**Tiempo de Reacción**  
Efectos de Presentación y Probabilidad



**Gráfica 1**  
Efectos de la Presentación y de la Probabilidad del estímulo atendido sobre el Tiempo de Reacción. N = 13.

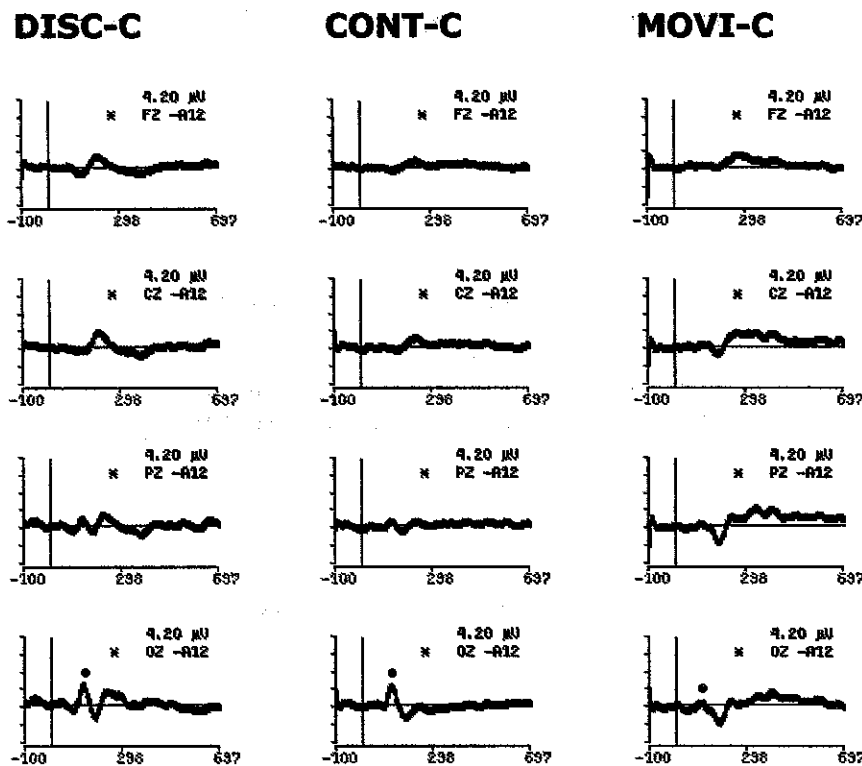
**Tiempo de Reacción**



**Gráfica 2**  
Tiempo de Reacción en las seis combinaciones de Presentación y Probabilidad de ocurrencia. N = 13.

## Electrofisiológicos

La actividad eléctrica cerebral durante las distintas condiciones del experimento se describe a continuación. En todas las figuras en las que se presentan PRE se han señalado con un punto aquellos componentes a los que se hace referencia en el texto.



**Figura 12**

**Control.** PRE ante el estímulo prueba (derivaciones centrales) cuando los sujetos NO debían atender al estímulo. Las líneas rojas señalan aparición (DISC) o cambio (CONT, MOVI) del estímulo (vertical) y voltaje 0 (horizontal). N = 13.

Para determinar la respuesta cerebral ante los estímulos prueba y no prueba en ausencia de cualquier disposición del sujeto a responder ante uno u otro se registraron los PRE ante una secuencia alternada de ambos estímulos, en todas las condiciones, cuando el sujeto recibía instrucciones de no responder ante el estímulo y solamente fijar la mirada en el punto

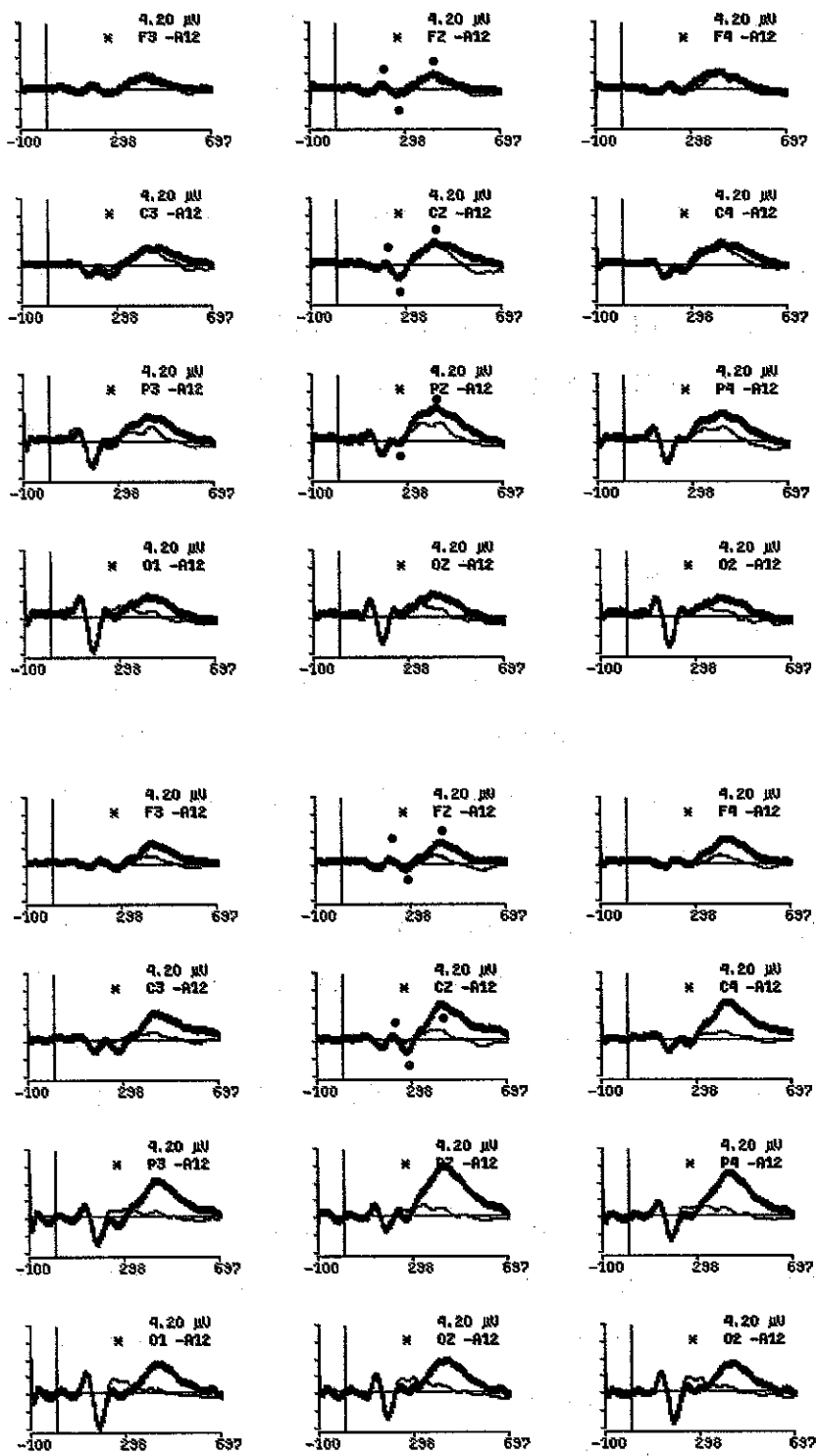
de fijación, parpadeando lo menos posible. En la Figura 12 se muestran los PRE (sólo en las derivaciones centrales) obtenidos ante el estímulo prueba.

Puede apreciarse que ningún componente tuvo un voltaje notable (el mayor voltaje fue  $4.3 \mu\text{V}$ ) y que en las condiciones en que el estímulo no se desplazaba en la pantalla la actividad a partir de los 300 ms osciló alrededor de cero, mientras que en la condición con movimiento se apreció una tendencia a los valores positivos durante un breve periodo alrededor de los 300 ms.

En la misma figura puede apreciarse en las derivaciones occipitales otra diferencia entre las condiciones sin movimiento (DISC y CONT) y con movimiento (MOVI): tanto la presentación discontinua como la continua generaron un claro componente positivo (P100) alrededor de los 100 ms. Ese componente apareció sumamente atenuado cuando el estímulo se encontraba en movimiento.

Las Figuras 13, 14 y 15 muestran la actividad electroencefalográfica (PRE) asociada con las tres formas de presentación de los estímulos prueba (atendido) y no prueba (no atendido), en cada una de las dos probabilidades de ocurrencia del estímulo atendido: alta ( $p = 0.50$ ) y baja ( $p = 0.25$ ).

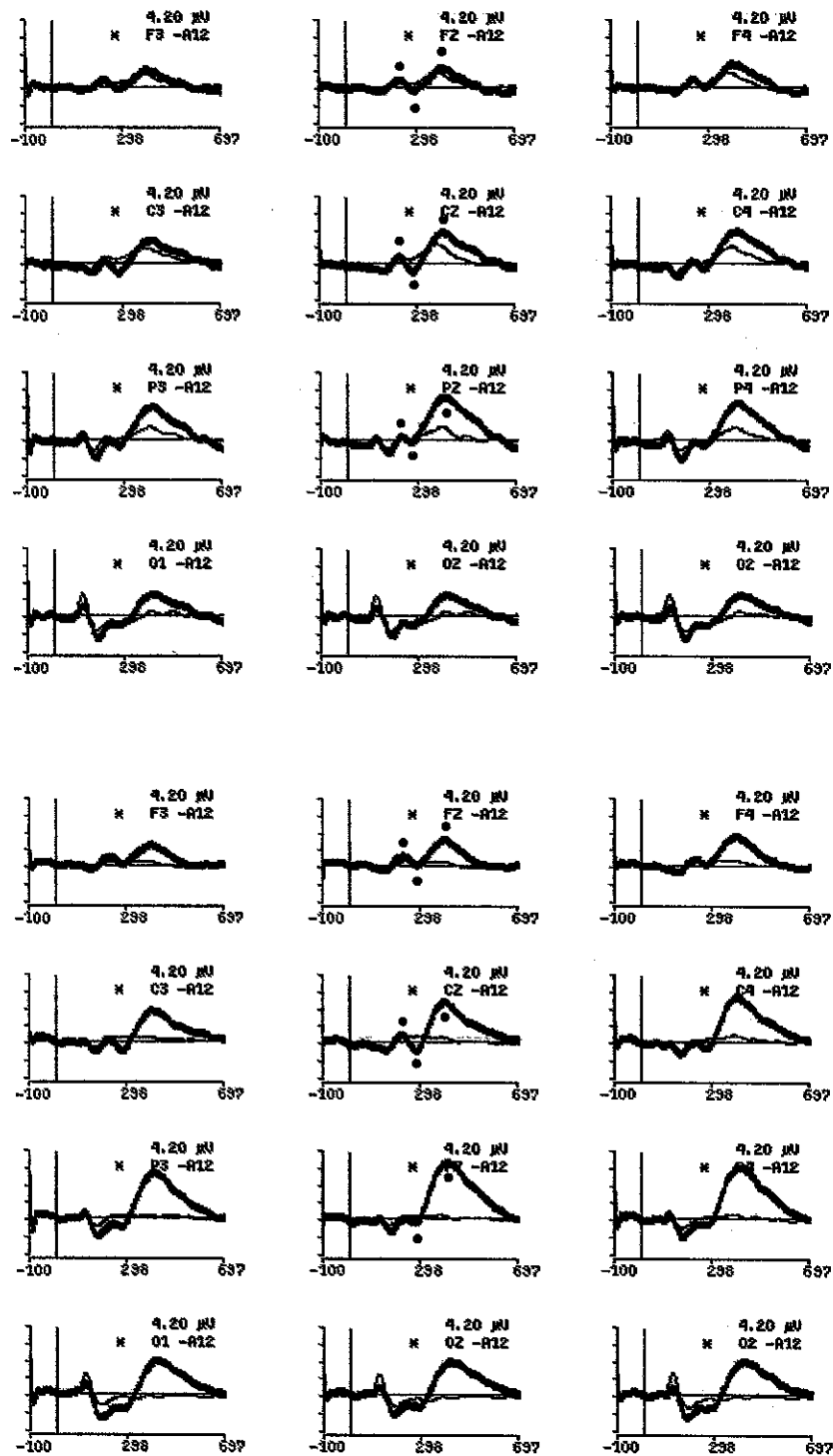
En las modalidades DISC (Figura 13) y CONT (Figura 14) la morfología de los PRE puede describirse en términos de tres componentes de polaridad positiva, negativa y positiva (P-N-P), respectivamente. El primero con latencia entre 200 y 238 ms; el segundo con latencia entre 259 y 284 ms, y el tercero, cuyo voltaje fue mucho mayor que el de los anteriores, con latencia entre 394 y 428 ms (véase Cuadro 3).



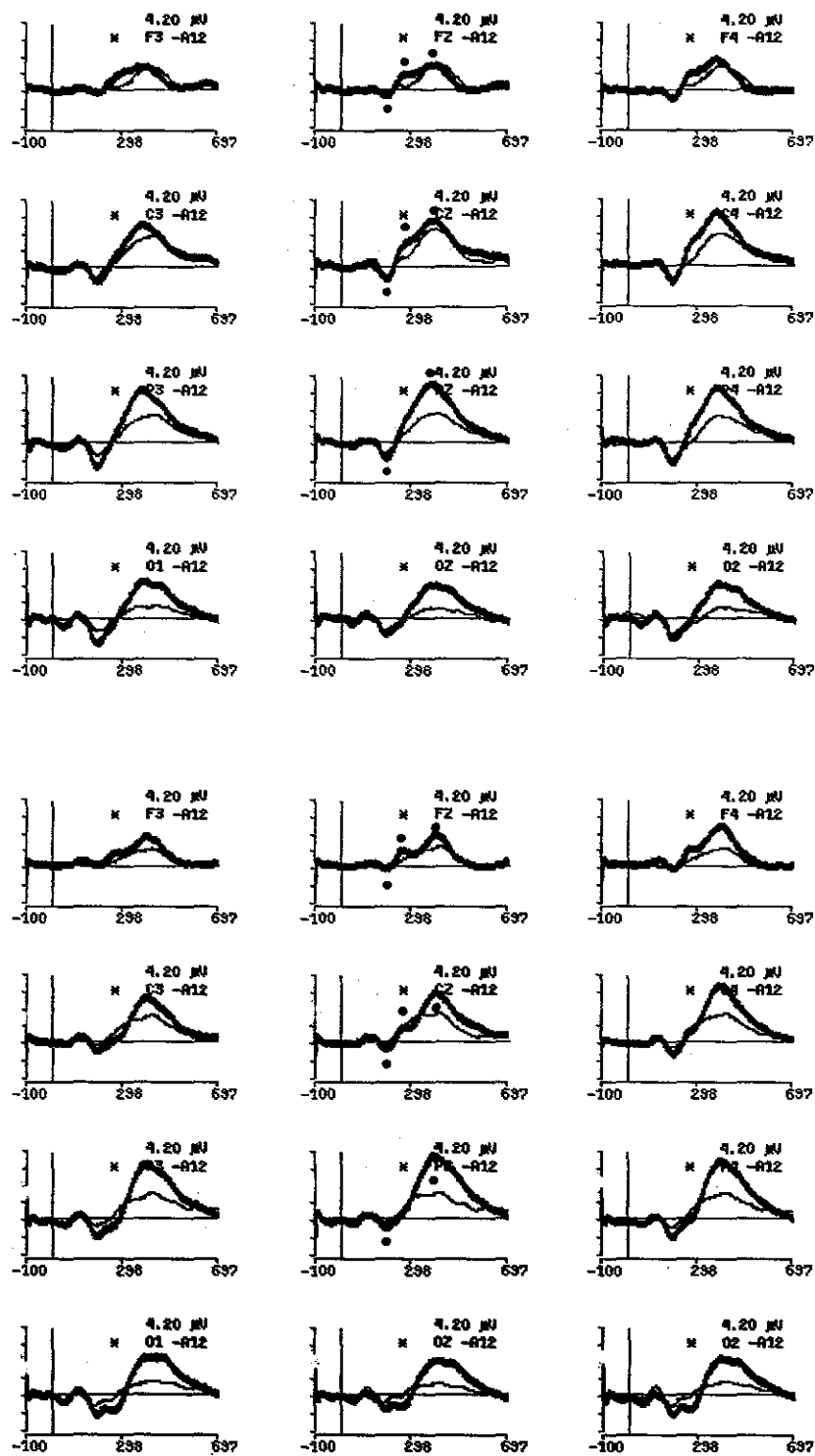
**Figura 13**

**DISC** ( $p = 0.50$  arriba,  $p = 0.25$  abajo). Estímulo atendido (línea gruesa) y no atendido (línea delgada). Las líneas rojas señalan aparición del estímulo en el tiempo (vertical) y voltaje 0 (horizontal).  $N = 13$ .





**Figura 14**  
**CONT** ( $p = 0.50$  arriba,  $p = 0.25$  abajo). Estímulo aténdido (línea gruesa) y no atendido (línea delgada). Las líneas rojas señalan cambio del estímulo en el tiempo (vertical) y voltaje 0 (horizontal).  $N = 13$ .



**Figura 15**

**MOVI** ( $p = 0.50$  arriba,  $p = 0.25$  abajo). Estímulo atendido (línea gruesa) y no atendido (línea delgada). Las líneas rojas señalan cambio del estímulo en el tiempo (vertical) y voltaje 0 (horizontal).  $N = 13$ .

Por otra parte, en la modalidad MOVI (Figura 15) puede observarse una secuencia N-P-P con morfología caracterizada por un primer componente negativo con latencias entre 188 y 197 ms, seguido de un componente positivo, más notable en las derivaciones frontales que en las centrales y prácticamente indistinguible en las derivaciones parietales, con una latencia entre 266 y 275 ms y, por último, un tercer componente positivo de gran voltaje -similar al que se observó en las otras dos modalidades de presentación del estímulo- que apareció con latencias entre 378 y 400 ms.

**CUADRO 3**

Latencias y Voltajes en las derivaciones centrales en las modalidades DISC y CONT

		Fz	Cz	Pz	Fz	Cz	Pz	Fz	Cz	Pz
	P	+	+	+	-	-	-	+	+	+
DISC	0.50	200	206	231	259	263	259	413	419	416
		0.67	-0.63	-0.78	-1.67	-3.51	-1.28	2.80	4.47	6.92
DISC	0.25	203	219	231	272	275	269	416	422	428
		0.41	0.57	0.65	-1.71	-2.88	-0.81	4.42	7.93	11.43
CONT	0.50	225	225	228	284	278	269	397	403	409
		1.71	1.76	1.08	-0.89	-1.68	-0.13	4.43	7.41	10.24
CONT	0.25	231	222	238	284	281	272	397	394	409
		1.62	1.41	-0.36	-0.47	-2.39	-1.16	5.57	8.86	12.76

Los Cuadros 3 y 4 muestran las latencias y los voltajes de los distintos componentes mencionados, durante la presentación del estímulo atendido.

**CUADRO 4**

Latencias y Voltajes en las derivaciones centrales en la modalidad MOVI

		Fz	Cz	Pz	Fz	Cz	Pz	Fz	Cz	Pz
	P	-	-	-	+	+	+	+	+	+
MOVI	0.50	194	197	194	275			388	384	378
		-1.53	-3.11	-3.76	3.36			5.59	10.37	13.39
MOVI	0.25	194	188	191	266	269		400	394	394
		-0.77	-1.41	-1.78	3.42	3.31		6.95	11.38	14.94

En las condiciones DISC50 y DISC25 (Figura 13) pudo verse ante los estímulos atendido y no atendido que el primer componente alcanzó su máximo voltaje en las derivaciones frontales y centrales, con latencia de 225 ms. El segundo componente alcanzó su máximo en las derivaciones centrales entre los 263 y los 275 ms y, por último, el tercer componente, positivo, alcanzó su máximo voltaje en las derivaciones parietales, entre los 409 y los 428 ms.

La actividad descrita fue más marcada cuando el estímulo era atendido, y el voltaje de sus componentes se incrementó en general cuando era menor la probabilidad de ocurrencia del estímulo prueba. De hecho, en la parte superior de la Figura 13 (probabilidad alta) es imposible discernir con claridad en las derivaciones frontales el PRE ante los estímulos atendido y no atendido, mientras que en la parte inferior de la misma figura (probabilidad baja) se aprecia que el voltaje de los PRE correspondientes a ambos estímulos fue diferente en todas las derivaciones, incluyendo las frontales.

En las condiciones DISC50 y DISC25, en las que el estímulo desapareció de la pantalla después de ser presentado por 200 ms, fue clara la presencia de un complejo P-N-P en todas las derivaciones occipitales. Los voltajes máximos de esos tres componentes ocurrieron a los 135, 185 y 235 milisegundos, respectivamente.

Los PRE en la condición CONT, cuando un estímulo siempre estuvo presente (estándar, prueba o no prueba) se presentan en la Figura 14. Su morfología y su distribución topográfica fueron similares a las observadas en la modalidad DISC, aunque las diferencias de voltaje entre los estímulos atendido y no atendido pudieron apreciarse más claramente. Esta diferencia también se incrementó notablemente cuando la probabilidad de ocurrencia del estímulo atendido fue menor (probabilidad baja).

En la Figura 14 se aprecian en las derivaciones occipitales dos cambios principales con respecto a lo que ocurrió en las condiciones DISC50 y DISC25: en primer lugar se observa que el voltaje del componente P1 ante el estímulo no atendido fue un poco mayor, y esto ocurrió con ambos valores de probabilidad del estímulo prueba; en segundo lugar, el componente positivo P2 disminuyó notablemente su voltaje ante ambos tipos de estímulo, durante ambos valores de probabilidad de ocurrencia del estímulo prueba.

En las condiciones MOVI50 y MOVI25, cuando el cambio de orientación ocurría mientras el estímulo se encontraba en movimiento, se obtuvieron los PRE que se presentan en la Figura 15. La actividad eléctrica ante los estímulos atendido y no atendido presentó también un componente positivo con voltaje máximo cerca de los 400 ms, pero existieron diferencias en otros componentes con respecto a las condiciones DISC y CONT dignas de mencionarse.

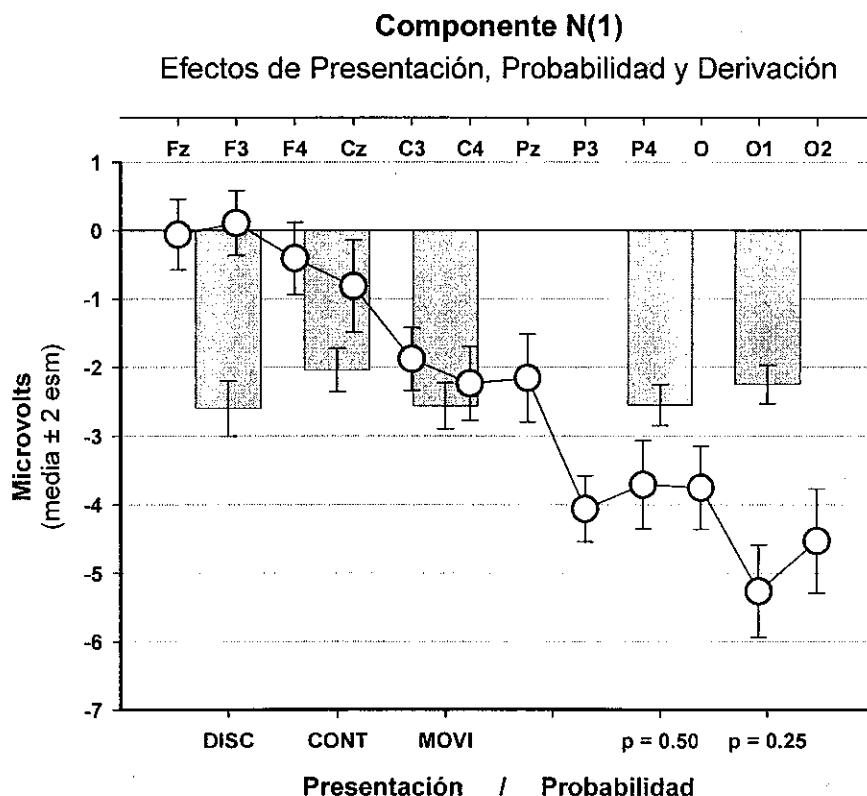
En primer lugar el componente negativo que en las otras condiciones apareció en las derivaciones Fz, Cz y Pz alrededor de los 259-284 ms (véanse Cuadro 3 y Figuras 13 y 14) se encontró ausente, mientras que con una latencia parecida (266-275 ms) apareció un componente positivo, que fue más notable en las derivaciones frontales (véase Cuadro 4). La definición y el voltaje de este componente positivo se incrementaron cuando la probabilidad del estímulo atendido disminuyó.

En segundo lugar, la disparidad de voltajes de la actividad eléctrica entre los PRE que corresponden al estímulo atendido y al no atendido fue mucho menor que en las condiciones en las que el estímulo no se encuentra en movimiento.

Las latencias y las derivaciones en las que se observaron los máximos voltajes de los tres componentes seleccionados fueron las

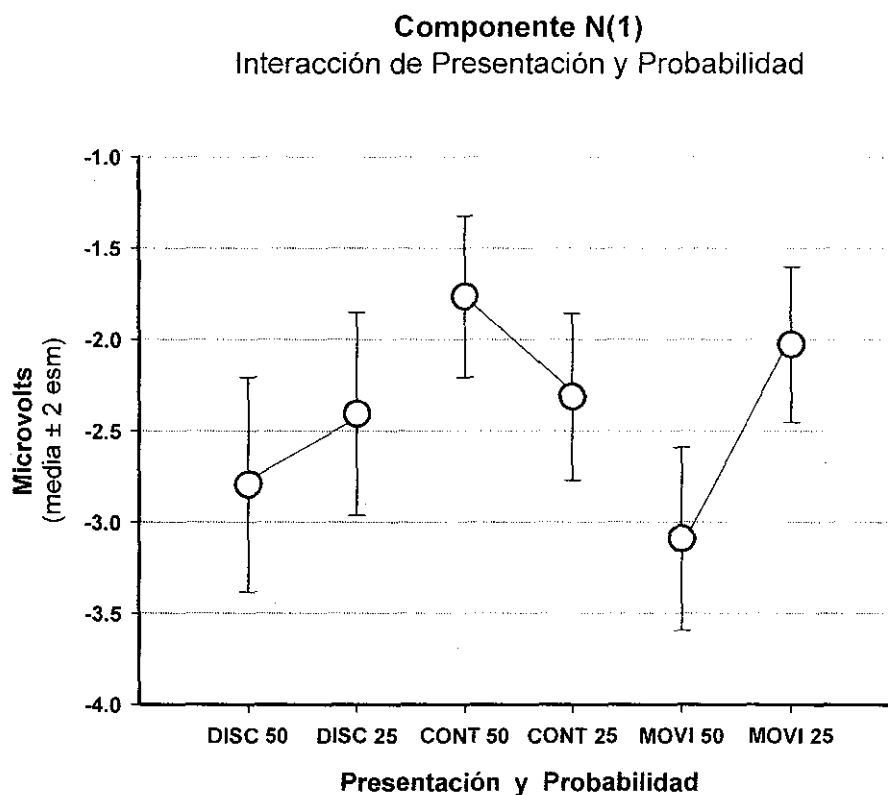
siguientes: 194 ms en derivaciones parietales para el primer componente N(1), 266 ms en derivaciones frontales para el segundo componente P(1) y 394 ms en derivaciones parietales para el tercer componente P(2).

Dado que el interés principal del trabajo se centró sobre los efectos del movimiento del estímulo sobre los PRE relacionados con su cambio, las latencias del voltaje máximo en esos tres componentes N(1), P(1) y P(2) fueron las que se consideraron como base para definir una ventana temporal de 50 ms (25 antes y 25 después del voltaje máximo) y calcular, para cada sujeto, el voltaje promedio de todas las muestras del EEG contenidas en la ventana. Este dato fue considerado como el voltaje máximo del componente en cuestión, y es el dato que se presenta en las gráficas (3 a 9).



**Gráfica 3**  
Voltaje en las distintas presentaciones, probabilidades y derivaciones ante el estímulo atendido. N = 13.

El análisis de la varianza del voltaje correspondiente al primer componente N(1) reveló diferencias significativas asociadas con las variables Presentación ( $F_{(2,852)} = 5.80, p < 0.01$ ) y Derivaciones ( $F_{(11,852)} = 50.62, p < 0.0001$ ), así como una interacción significativa entre Presentación y Probabilidad ( $F_{(2,852)} = 9.69, p < 0.001$ ). La Gráfica 3 ilustra el comportamiento del voltaje de este componente en las distintas Presentaciones y Probabilidades.

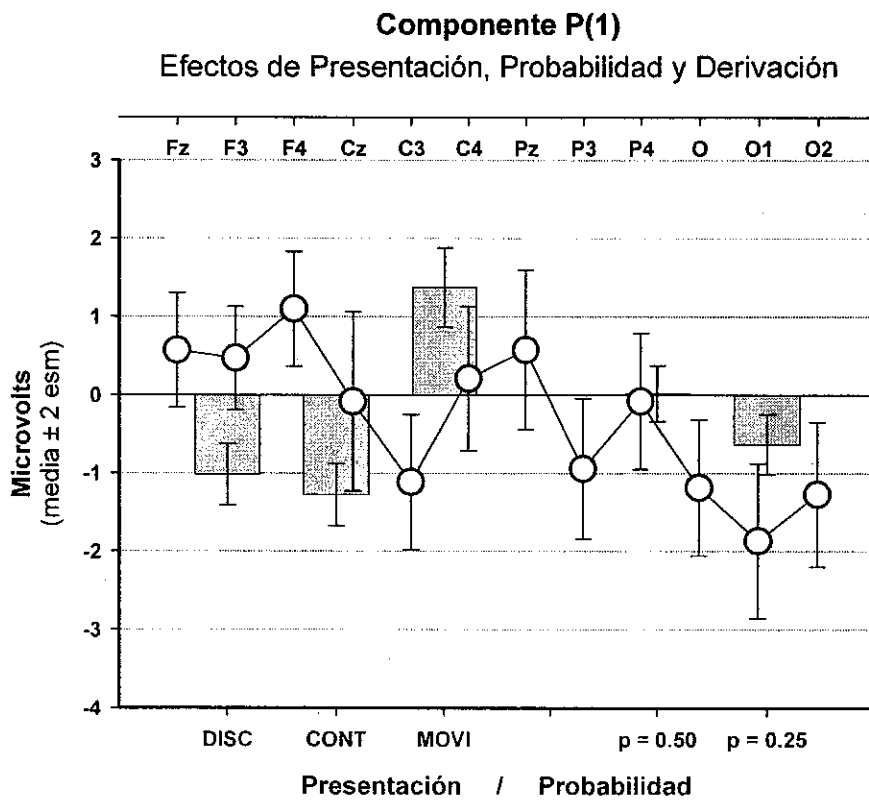


**Gráfica 4**  
Voltaje en las distintas combinaciones de presentación y probabilidad de ocurrencia del estímulo atendido. N = 13.

La interacción entre las modalidades de Presentación y las Probabilidades de ocurrencia del estímulo prueba se ilustran en la Gráfica 4. Las comparaciones *a posteriori* indicaron diferencias significativas en el voltaje del componente N1 entre DISC y CONT ( $q = 5.60, p < 0.01$ ) y entre CONT y MOVI ( $q = 7.21, p < 0.01$ ) cuando la probabilidad era 0.50,

mientras que no hubo diferencias significativas cuando la probabilidad era 0.25. Por otra parte, el voltaje del componente N1 fue significativamente distinto entre ambas probabilidades de ocurrencia en las modalidades CONT ( $q = 2.99, p < 0.05$ ) y MOVI ( $q = 5.78, p < 0.01$ ). El análisis estadístico y los resultados de las comparaciones a posteriori pueden consultarse en el Anexo 3.

En lo que toca al componente P(1), cuyo voltaje máximo se presentó



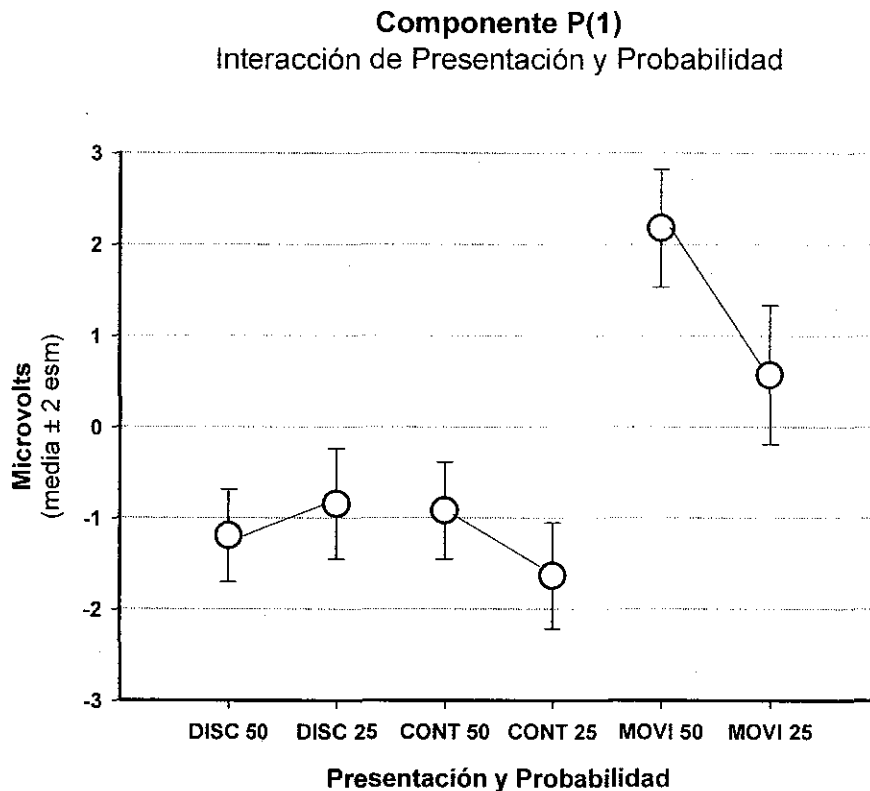
**Gráfica 5**

Voltaje en las distintas presentaciones, probabilidades y derivaciones ante el estímulo atendido. N = 13.

en derivaciones frontales alrededor de los 270 ms, la Gráfica 5 muestra el voltaje en las tres modalidades de presentación y ante las dos probabilidades de ocurrencia del estímulo atendido, así como en las distintas derivaciones registradas.



El análisis de la varianza señaló diferencias significativas atribuibles a los tres factores: Presentación ( $F_{(2,852)} = 70.76, p < 0.0001$ ), Probabilidad ( $F_{(1,852)} = 10.66, p < 0.01$ ) y Derivación ( $F_{(11,852)} = 7.28, p < 0.0001$ ), así como interacciones significativas entre Presentación y Probabilidad ( $F_{(2,852)} = 7.90, p < 0.001$ ) y entre Presentación y Derivación ( $F_{(22,852)} = 5.13, p < 0.0001$ ).

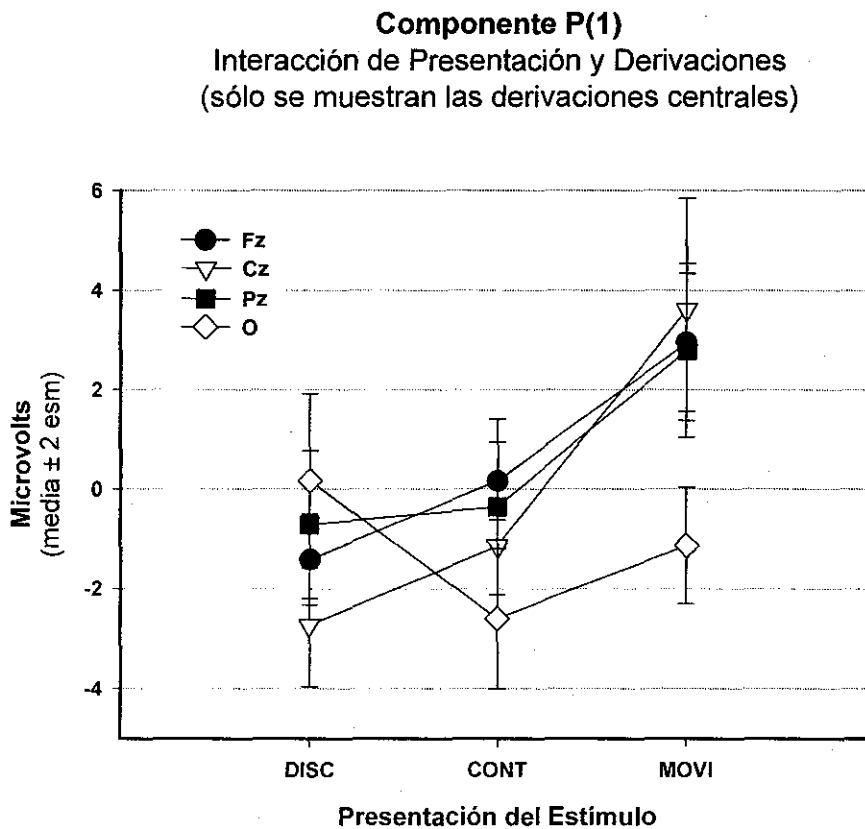


**Gráfica 6**  
Voltaje en las distintas combinaciones de presentación y probabilidad de ocurrencia del estímulo atendido. N = 13.

Las comparaciones *a posteriori* (véase Anexo 2) indicaron un voltaje significativamente mayor en la condición MOVI que en cada una de las otras dos (DISC y CONT), y que estas últimas no difirieron significativamente entre ellas. Por otra parte, también fueron señaladas diferencias significativas (interacción Presentación x Probabilidad) entre las dos probabilidades de ocurrencia del estímulo atendido, pero sólo dentro de las Presentaciones continua (CONT) y con movimiento MOVI), y no

dentro de la presentación discontinua (DISC). La Gráfica 6 muestra el voltaje del componente P(1) en las distintas combinaciones de Presentación y Probabilidad.

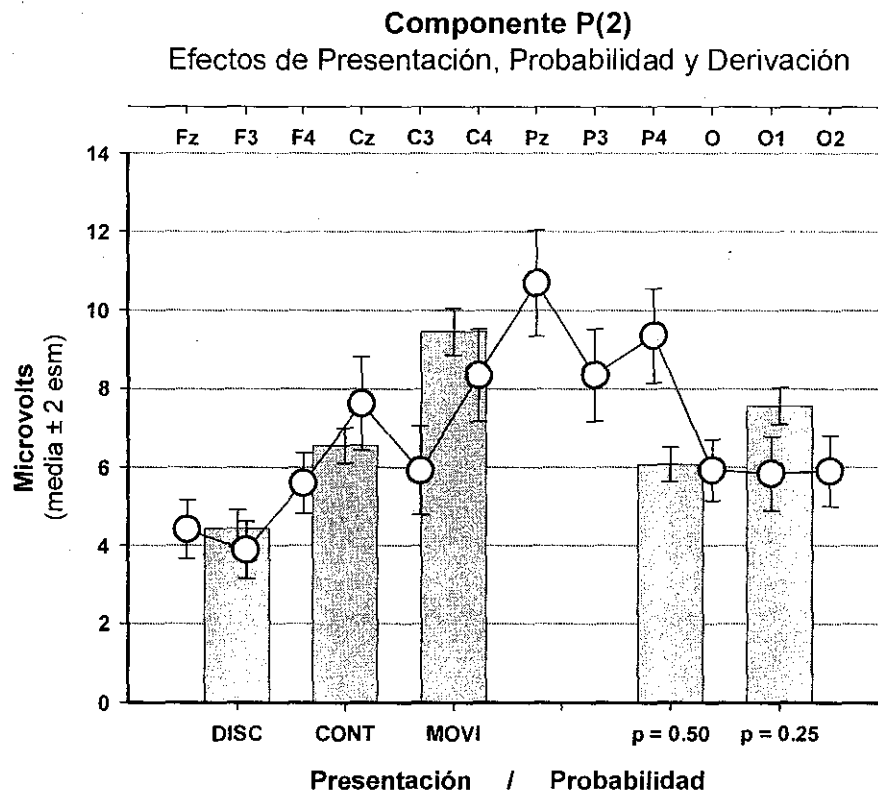
La interacción Presentación x Derivación se presenta en la Gráfica 7, (sólo en las derivaciones centrales, para mayor claridad). Las comparaciones *a posteriori* (Anexo 2) indicaron diferencias del voltaje de P(1) entre derivaciones parietales y occipitales sólo en la presentación



**Gráfica 7**  
Voltaje en las derivaciones centrales en las distintas modalidades de presentación del estímulo atendido. N = 13.

discontinua (DISC), y diferencias entre derivaciones frontales y todas las demás en la presentación con movimiento (MOVI), mientras que ninguna diferencia entre derivaciones fue significativa en la presentación continua (CONT).

Por último, en lo que toca al voltaje del último componente positivo (P2), el análisis de la varianza indicó diferencias significativas asociadas con las variables Presentación ( $F_{(2,852)} = 171.23, p < 0.0001$ ), Probabilidad ( $F_{(1,852)} = 44.99, p < 0.0001$ ) y Derivaciones ( $F_{(11,852)} = 28.19, p < 0.0001$ ), mientras que ninguna de las interacciones entre las variables independientes llegó a ser significativa.



**Gráfica 8**  
Voltaje en las distintas presentaciones, probabilidades y derivaciones ante el estímulo atendido. N = 13.

En resumen, los principales resultados son los siguientes:

1. Conductualmente se observaron diferencias en los Tiempos de Reacción, que fueron menores cuando el estímulo atendido aparecía en movimiento. No hubo diferencias en cuanto a la proporción de Respuestas Correctas.

2. Electrofisiológicamente se observaron diferencias en la morfología y en el voltaje de los PRE asociadas con las tres modalidades de Presentación del estímulo atendido (Discontinua, Continua y en Movimiento) y con las dos Probabilidades (alta y baja) de aparición del estímulo atendido. El voltaje de los PRE fue, en general, mayor cuando la probabilidad era menor y cuando el cambio en el estímulo ocurría en movimiento.
3. El análisis se centró sobre tres componentes notorios durante la condición de Movimiento del estímulo: uno negativo -N(1)- alrededor de los 200 ms y los otros dos positivos, -P(1)- alrededor de los 260 ms y el segundo -P(2)- alrededor de los 400 ms. Las mayores diferencias entre las distintas presentaciones de los estímulos se relacionaron con los componentes positivos: P(1), que tuvo una distribución frontal-central y P(2) cuya distribución fue parietal-central.

## 6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

A continuación se discuten los resultados obtenidos en el trabajo experimental, tratando en primer lugar lo que concierne a los aspectos conductuales –proporción de respuestas correctas (RC) y tiempos de reacción (TR)– y posteriormente lo que corresponde a los aspectos electrofisiológicos –morfología general de los potenciales relacionados con eventos (PRE) y voltaje de los componentes elegidos: N(1), P(1) y P(2)–.

La eficacia con la que los sujetos discriminaron la presencia del estímulo infrecuente (estímulo atendido, estímulo prueba) fue elevada y similar con ambas Probabilidades de Ocurrencia (alta,  $p = 0.50$  y baja,  $p = 0.25$ ) y en las tres formas de Presentación –discontinua (DISC), continua (CONT) y en movimiento (MOVI)– a juzgar por la alta proporción de RC que se observó en cada uno de los tratamientos. Por otra parte, si bien no hubo diferencias en los TR asociadas con las dos Probabilidades de Ocurrencia del estímulo atendido, la velocidad de la respuesta fue mayor (los TR fueron menores) cuando el estímulo se encontraba en movimiento (MOVI) que cuando no se movía (DISC, CONT).

Prácticamente en todos los trabajos en los que el sujeto debe responder de alguna manera ante uno o varios estímulos se reporta el valor de las RC, ya sea éste expresado en forma de frecuencia, de porcentaje o de proporción (p. ej. Luck y Hillyard, 1994; Katayama y Polich, 1996; Katayama y Polich, 1998; Fu, Fan y Chen, 2003; Dien, Spencer y Donchin, 2004; Pazo-Alvarez, Amenedo y Cadaveira, 2004). Sin embargo, la discusión explícita del valor de las RC como un indicador de la dificultad de la tarea no siempre es realizada por los autores (p. ej. Fu, Fan y Chen, 2003; Dien, Spencer y Donchin, 2004).

Un ejemplo de cómo se ha considerado la proporción de respuestas correctas un indicador de la dificultad de la tarea se encuentra en el trabajo de Katayama y Polich (1998), quienes manipularon explícitamente la dificultad de una tarea de discriminación auditiva variando la frecuencia de los tonos ante los que un sujeto debía responder. En una primera parte del experimento la frecuencia del tono estándar (al que no había que responder) fue de 2000 Hz y el tono prueba (ante el que había que responder) fue 1000 Hz. En una segunda parte del experimento las frecuencias de ambos estímulos fueron hechas más similares, 2000 y 1940 Hz, respectivamente. La proporción de respuestas erróneas en la primera parte, cuando los estímulos auditivos eran muy distintos fue cercana a 0.03, mientras que en la segunda parte, cuando ambos estímulos eran más similares la proporción de errores fue cercana a 0.47, resultado que fue interpretado por los autores como la corroboración de que un incremento en la similitud de los estímulos 'no prueba' y 'prueba' hacía más difícil la tarea.

Por otra parte, la importancia del TR como un indicador relacionado con los procesos psicológicos ya había sido destacada por los psicólogos experimentales clásicos (Catell, 1886). El empleo de este indicador en el contexto de las neurociencias cognitivas sigue siendo extensivo, al punto de que Posner en 1978 acuñó el término 'cronometría mental' para "... describir una aproximación a la psicología cognoscitiva que hace énfasis en la utilidad de mediciones del tiempo de reacción para proveer elementos (*insights*) sobre el sistema de procesamiento de información del ser humano" (Coles, Smid, Scheffers y Otten, 1995, p. 86).

Una clasificación de los TR de acuerdo con la situación experimental en la que éste es registrado (Coles, Smid, Scheffers y Otten, 1995; Kosinski, 2005) contempla las siguientes variantes:

1. TR Simple (*simple reaction time*): un mismo estímulo es presentado siempre en la misma posición o con las mismas características, y el sujeto tiene que emitir una respuesta –siempre la misma- cuando aparece el estímulo;
2. TR de Reconocimiento (*recognition reaction time*): pueden ser presentados varios estímulos que constituyen dos grupos: aquéllos ante los cuales el sujeto debe responder y aquéllos ante los cuales no debe responder; la respuesta es siempre la misma, y
3. TR de Elección (*choice reaction time*): un mismo estímulo es presentado en distintas posiciones o con distintas características, y la respuesta es una u otra, dependiendo de las características del estímulo).

De acuerdo con esta clasificación, en todas nuestras tareas empleamos un TR de Reconocimiento, ya que en el mismo lugar de la pantalla se presentaba uno de dos estímulos. Ante uno de ellos el sujeto debía responder y ante el otro no.

De acuerdo con Kosinski (2005) los  $TR_{(simple)}$  tienen un valor de aproximadamente 220 ms, los de  $TR_{(reconocimiento)}$  un valor de aproximadamente 384 ms y los  $TR_{(elección)}$  tienen valores todavía más altos. De acuerdo con estos datos los valores medios registrados en nuestras tareas -con un rango de 383 a 466 ms- corresponden a los reportados en la literatura cuando se mide esta variante de Tiempo de Reacción.

Al analizar nuestros resultados vemos que si la discriminación del estímulo prueba en las tres modalidades de Presentación del estímulo prueba (DISC, CONT y MOVI) tuvo una dificultad similar (la proporción de respuestas significativas fue elevada y similar en todas las tareas) y todas las tareas requerían el mismo tipo de TR podría esperarse que los TR fueran similares, pero esto sólo ocurrió en las dos formas de presentación

que *no incluían movimiento del estímulo* (DISC y CONT); el TR en la modalidad de presentación MOVI fue menor que el registrado en las otras dos modalidades.

Este resultado puede parecer contradictorio con la proporción de respuestas correctas, que fue muy similar en todas las modalidades de presentación del estímulo. Así, interpretando las RC, todas las tareas resultaron similarmente fáciles, pero interpretando los TR la tarea cuando el estímulo estaba en movimiento resultó más fácil que en las otras dos condiciones.

Una explicación para esta contradicción radicaría en la importancia del movimiento de los estímulos para la supervivencia en un medio ambiente en el que muchos de los estímulos que se mueven pueden representar aspectos vitales para el individuo (y, en consecuencia, para la especie). Desde la presencia de posibles predadores y presas hasta la de posibles parejas y miembros del mismo grupo social, así como la ubicación de las crías son reveladas de manera importante por sus movimientos.

Desde este punto de vista la participación de mecanismos cerebrales estimulados particularmente por el movimiento del estímulo podría contribuir no a la detección sino a la mayor velocidad de procesamiento de la información que concierne a estímulos en movimiento. Es decir, esos mecanismos se relacionarían con componentes del TR relacionados con la respuesta, más que con aquellos relacionados con el estímulo (Dien, Spencer y Donchin, 2004).

La explicación anterior coincide con los hallazgos de Abrams y Christ (2003). Ellos encontraron que el  $TR_{(elección)}$  es significativamente menor cuando el estímulo prueba aparece y simultáneamente comienza a moverse (con un movimiento rotatorio) que cuando aparece en forma estática, o cuando substituye a un estímulo que ya estaba moviéndose de



manera continua o cuya aparición substituye –de manera estática- a un estímulo que se estaba moviendo.

Tal como sería de esperarse en una tarea que implica un  $TR_{(elección)}$  el promedio del TR encontrado por Abrams y Christ (2003) fue mayor que el encontrado por nosotros, con un valor de alrededor de 610 ms.

La coincidencia de nuestros resultados en su aspecto conductual con el trabajo mencionado es parcial debido a que nosotros no manipulamos la variable 'inicio del movimiento', sino que el estímulo se movía en forma continua antes de sufrir el cambio constituido por la aparición del estímulo prueba. Sin embargo, el comportamiento del TR cuando se comparan las condiciones en las que el cambio en el estímulo ocurría sin movimiento con aquella en la que el movimiento se encontraba presente es muy similar al descrito por aquellos investigadores.

Los resultados en el terreno de la electrofisiología, principal objetivo de la investigación son discutidos a continuación.

La morfología de los PRE obtenidos en las tres modalidades de presentación (DISC, CONT, MOVI) cuando el sujeto *no debía responder* correspondió a la que se ha descrito para un estímulo visual con un patrón definido (*chessboard pattern*), de intensidad media o baja (Erwin, 1980). El componente más notable ocurrió en las derivaciones occipitales alrededor de los 120 ms en las condiciones DISC y CONT, en las que el estímulo atendido o el cambio en el estímulo produjeron una estimulación fásica de la vía visual. Este tipo de estimulación ocurrió debido a una de dos razones: a). el estímulo apareció súbitamente en una pantalla en la que sólo se encontraba el punto de fijación (condición DISC) o b). el estímulo cambió su configuración también de manera súbita, invirtiéndose el patrón negro/blanco de los cuadros que lo componían (condición CONT).

En cambio, en la condición MOVI, aunque el cambio en el estímulo fue idéntico al de la condición CONT, también es cierto que dicho cambio se dio en un contexto de estimulación tónica de la vía visual, ya que el estímulo se encontraba en movimiento. En ese mismo contexto, el voltaje de los PRE registrados en las derivaciones frontales, centrales y parietales fue pequeño y en los PRE no se observaron componentes tardíos asociados con procesos cognoscitivos, particularmente el componente P300 (Sutton, Braren, Zubin y John, 1965; Hruby y Marsalek, 2003).

A diferencia de lo anterior, en las tres modalidades de Presentación, cuando el sujeto fue requerido para responder ante el estímulo prueba, se observó un cambio claro en la morfología de los PRE, consistente en la aparición de componentes tardíos, correspondientes a los que han sido denominados 'componentes endógenos' de los PRE (Allison, 1984; Hillyard y Picton, 1987; Fabiani, Gratton y Coles, 2000). La descripción de estos componentes endógenos cuando existen dos clases de estímulos, una ante la que se espera una respuesta y otra ante la que no hay que responder (modelo 'oddball') ha sido bien documentada en la literatura científica (Rugg y Coles, 1995).

Nuestros resultados (Figuras 13 a 15) confirman que la morfología de los PRE registrados ante un estímulo atendido es claramente distinta de la que se observa cuando el sujeto no tiene que prestar atención al estímulo. Cuando el sujeto es requerido para responder ante una de dos clases de estímulos los PRE en ambas condiciones presentan una secuencia de componentes entre los que destaca uno positivo, con latencia entre 300 y 500 ms, con distribución central-parietal, que puede ser registrado empleando distintas modalidades de estimulación sensorial (Rugg y Coles, 1995; Hruby y Marsalek, 2003). Los mismos resultados confirmaron que el voltaje de los componentes de los PRE ante los estímulos atendidos es notoriamente mayor que ante los no atendidos, y

que dicho voltaje es mayor cuanto más pequeña es la probabilidad de ocurrencia del estímulo atendido (Duncan-Johnson y Donchin, 1977; Donchin y Coles, 1988).

Sin embargo, los resultados de nuestro experimento también aportan elementos adicionales a los que han sido descritos en la literatura científica. Sin haber realizado aún el análisis estadístico correspondiente, puede observarse que en la condición MOVI la diferencia en voltaje entre los PRE correspondientes a los estímulos atendido y no atendido (Figura 15) fue mucho menor que la diferencia observada en las condiciones DISC y CONT (Figuras 13 y 14). Dicho de otra manera, el voltaje de los PRE ante los estímulos no atendidos fue mayor cuando el estímulo se encontraba en movimiento. Por otra parte, en la condición MOVI pudieron observarse componentes que difirieron de los observados en las otras dos condiciones (DISC, CONT), en las que el estímulo no se movía, principalmente el que fue denominado P(1), con distribución anterior y latencia aproximada de 270 ms. Estos dos hechos son congruentes con la postulación de un mecanismo cerebral que se encuentra particularmente relacionado con el procesamiento de información sobre estímulos que se encuentran en movimiento.

El voltaje del componente N(1), con latencia aproximada de 195 ms fue máximo en las derivaciones parietales y occipitales, por lo que podría estar relacionado con aspectos sensoriales de detección del cambio en el estímulo, tal como ha sido sugerido en la revisión de la literatura realizada por Hillyard y Picton (1987). Sin embargo, deberemos buscar todavía una explicación para el hecho de que en la presentación continua (CONT) el voltaje del componente se incrementa en relación con las otras dos modalidades de Presentación (DISC y MOVI) cuando la Probabilidad del estímulo infrecuente es menor, dando lugar a la interacción detectada por el análisis estadístico (Gráfica 4). Tentativamente, podría pensarse que la

estimulación tónica (un estímulo siempre presente) de la vía visual podría estar relacionada con este hecho, ya que las diferencias significativas de voltaje en función de la Probabilidad sólo se presentan en las condiciones CONT y MOVI y no cuando el estímulo aparece en forma súbita (DISC).

El voltaje del componente P(1) fue sensible a la acción de las tres variables independientes implicadas en el experimento: modalidad de Presentación, Probabilidad del estímulo infrecuente y Derivación del registro electroencefalográfico. Así mismo, las interacciones entre las variables Presentación y Probabilidad y Presentación y Derivación fueron más notables en este componente que en los otros componentes observados -N(1) y P(2)-.

La relación entre la modalidad de Presentación y el componente P(1) es muy clara (Gráfica 5). El componente solamente apareció cuando el estímulo se encontraba en movimiento, su presencia ocurrió principalmente en las regiones frontales y su latencia (alrededor de los 270 ms) correspondió a la de los componentes 'cognitivos' (Coles y Rugg, 1995; Rugg y Coles, 1995; Fabiani, Gratton y Coles, 2000). Estas características del componente P(1) concuerdan con los resultados obtenidos por Martín-Loeches, Valdés, Gómez-Jarabo y Rubia (1998), quienes encontraron un mayor voltaje positivo en los PRE y una activación predominantemente frontal en la fMRI cuando pedían a sus sujetos que prestaran atención a la dirección del movimiento aparente de un estímulo, que cuando les pedían prestar atención a la ubicación del estímulo en el área de la pantalla.

La interacción entre modalidad de Presentación y Probabilidad de ocurrencia del estímulo prueba (Gráfica 6) lleva a pensar que la estimulación continua de la vía visual ejerce alguna clase de efecto sobre los PRE. En las dos condiciones en las que la estimulación es continua (CONT, MOVI) el voltaje del componente disminuye cuando la Probabilidad

de ocurrencia del estímulo infrecuente es menor, mientras que en la condición DISC el voltaje del componente se comporta exactamente en forma inversa. Adicionalmente, durante la condición MOVI el voltaje del componente es notablemente mayor que en las otras dos modalidades de Presentación.

Por otra parte, la interacción entre forma de Presentación y Derivaciones (Gráfica 7) puede ser atribuida básicamente a algo que ya ha sido mencionado: la diferencia entre la aparición súbita del estímulo y su cambio cuando ya está presente. El voltaje del componente se vuelve positivo progresivamente en las condiciones DISC, CONT y MOVI en todas las derivaciones centrales, con excepción de las derivaciones occipitales. En éstas últimas en las condiciones CONT y MOVI el voltaje se mantiene negativo durante más tiempo, en lugar de regresar a valores basales después de la desaparición del estímulo, como ha sido descrito por Stockard, Hughes y Sharbrough (1979) y por Erwin (1980) utilizando estimulación repetitiva con patrones cuadrículados.

Por último, el componente P(2) correspondió al ampliamente descrito componente P300 (Sutton, Braren, Zubin, y John, 1965; Donchin, y Coles, 1988; Dien, Spencer, y Donchin, 2004). El voltaje de este componente (Gráfica 8) fue menor en la condición DISC y máximo en la condición MOVI, reflejando la distinta cantidad de información que la tarea requería en cada una de las distintas condiciones y que debía ser actualizada por los sujetos (Donchin, y Coles, 1988; Meneses, 2001). Su voltaje fue máximo en las derivaciones parietales y centrales (Fabiani, Gratton, y Coles, 2000; Hruby, y Marsalek, 2003) y se incrementó de manera significativa cuando la Probabilidad de ocurrencia del estímulo atendido fue menor (Duncan-Johnson, y Donchin, 1977; Dien, Spencer y Donchin, 2004).

Diversos trabajos recientes en la literatura pueden servir como apoyo a la propuesta antes mencionada: la existencia de mecanismos nerviosos particularmente activados por cambios en la orientación o en el movimiento de un estímulo. Además de que los tiempos de reacción ante estímulos en movimiento resultan menores que en ausencia del mismo (Abrams y Christ, 2003) como ya se mencionó, existen otros reportes que también sugieren la existencia de mecanismos nerviosos relacionados con el procesamiento de cambios en la orientación espacial o con el procesamiento del movimiento de estímulos visuales.

Fu, Fan y Chen (2003) presentaron estímulos visuales formados por líneas horizontales o verticales (H, V), con densidades espaciales baja y alta (S, D), pidiendo a los sujetos responder sólo ante los estímulos con densidad espacial alta (HD, VD), independientemente de la orientación de las líneas. En cada ensayo se presentaron dos estímulos de los cuatro posibles (HS, HD, VS, VD) y se obtuvieron los PRE para los ensayos en los que ambos estímulos *no atendidos* eran iguales (*match*, HS-HS, VS-VS, etc.) y para los ensayos en los que eran diferentes (*non match*, HS-VS, VS-HS).

Comparando las ondas diferencia entre los PRE de ensayos en los que los estímulos eran iguales y los obtenidos en ensayos con estímulos diferentes estos autores reportaron la existencia de dos componentes, uno negativo (N192) con distribución occipital-temporal y otro positivo (P196) con distribución frontal, que interpretaron como un análogo visual de la negatividad por disparidad (*mismatch negativity*), reportada empleando estímulos auditivos (Herreño, 2005); esto es, como un indicador electrofisiológico de procesos de memoria icónica que posee características tales como una relativa independencia de la atención prestada por el sujeto al estímulo y un rápido decaimiento de la magnitud de la respuesta eléctrica con el paso del tiempo.

Por otra parte, un trabajo -también reciente- de Pazo-Alvarez, Amenedo y Cadaveira (2004) propone en forma similar que existen mecanismos cerebrales implicados en la detección de forma automática de cambios en la dirección del movimiento de un estímulo visual. Estos autores enfrentaron a los sujetos a dos tareas de detección de números (1 a 9, en colores rojo, verde o azul) que aparecían durante 40 ms, substituyendo momentáneamente a un punto de fijación que se encontraba en el centro de la pantalla. Las tareas difirieron en dificultad, siendo la fácil presionar un botón cuando el número presentado era de cualquier color y menor que 5, y la difícil presionar el botón cuando el número presentado era menor que 5 y de color azul o mayor que 5 y de color verde. A ambos lados del punto de fijación y separados de él por un ángulo de  $\sim 11^\circ$  se presentaron dos patrones senoidales (*sinusoidal gratings*) que se desplazaban de abajo hacia arriba ( $p = 0.8$ ) o de arriba hacia abajo ( $p = 0.2$ ) durante 133 ms, después de los cuales desaparecían durante 665 ms. Los sujetos fueron instruidos para ignorar lo que ocurría a los lados del punto de fijación y para responder únicamente ante los números que se presentaban en el centro de la pantalla.

En ese trabajo se registraron los PRE ante la aparición de los patrones senoidales en movimiento, tanto frecuentes (de abajo hacia arriba) como infrecuentes (de arriba hacia abajo) y encontraron un mayor voltaje en dos componentes de los potenciales registrados en regiones posteriores (occipitales y temporales): una positividad, alrededor de los 115 ms y una negatividad cerca de los 155 ms. Estos resultados, en combinación con la ausencia de un componente P300 en los potenciales registrados, fueron interpretados como una respuesta cerebral independiente de la atención y ligada a la modalidad sensorial ante cambios en la dirección del movimiento de un estímulo visual.

Los trabajos antes mencionados hacen referencia a mecanismos nerviosos no ligados con la atención que el sujeto dedica a la tarea, y mecanismos de esa clase podrían estar implicados en el mayor voltaje observado en los PRE cuando los estímulos no atendidos se encontraban en movimiento, en comparación con los resultados en las otras dos condiciones (DISC y CONT).

Sin embargo, nuestro trabajo experimental fue diseñado de manera que la atención del sujeto estuviera dirigida a la detección del cambio en el estímulo, y el comportamiento observado en el componente P(2) -P300, P3b- nos autoriza a suponer que las distintas condiciones experimentales lograron ese objetivo. Así, el componente P(1) puede ser propuesto como un índice electrofisiológico relacionado básicamente con el procesamiento del movimiento del estímulo y no del cambio en su orientación, ya que en la condición CONT el cambio en el estímulo era el mismo que en la condición MOVI y sin embargo el componente P(1) no se manifestó en ausencia de movimiento. En este contexto, el mecanismo neural implicado en la generación del componente P(1) estaría relacionado con la atención del sujeto dirigida al cambio en el estímulo.

Por otra parte -y en busca de explicaciones alternativas- podría argüirse que el cerebro tiende a realizar ajustes o correcciones dinámicas del seguimiento perceptual del destino de atención (cambios en la dirección del objetivo o desviaciones en su curso). En este caso, al análisis visoespacial (*visuospatial*) y la planeación de una respuesta motriz adecuada podrían activar circuitos frontoparietales que se expresarían en subcomponentes tempranos de los PRE, como ha sido propuesto por De Jong, Frackowiak, Willemsen y Paans (1999) y, más recientemente por Hill y Raab (2005). En otra línea de pensamiento el componente P(1) podría ser un análogo del componente P3a, tomando en cuenta su distribución predominantemente frontal y el relativo incremento de su voltaje en la



tarea con mayor nivel de dificultad (cuando la probabilidad del estímulo infrecuente fue menor). La naturaleza de P3a no ha podido ser determinada por completo, pero existe un acuerdo general acerca de que este componente refleja la operación en la etapa de selección del estímulo -y por lo tanto puede aparecer sobrepuesto al componente P300- (Dien, Spencer y Donchin, 2004; Berti, Roeber y Schröger, 2004) y de que involucra generadores ubicados en áreas precentrales (Bledowski y col., 2004).

Adicionalmente, la activación cerebral ante los estímulos frecuentes -interpretada a partir de un mayor voltaje general en los PRE- podría relacionarse con mecanismos hasta cierto punto independientes de la atención, como los descritos en el trabajo de Pazo-Alvarez y sus colaboradores (2004), aunque desde luego hacen falta trabajos destinados específicamente a este fin.



## 7. REFERENCIAS

- Abrams, R.A. & Christ, S.E. (2003). Motion onset captures attention. *Psychological Science*, 14(5), 427-432.
- Albright, T. D. (1984). Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 52, 1106-1130.
- Albright, T. D., Desimone, R., & Gross, C. G. (1984). Columnar organization of directionally selective cells in visual area MT of the macaque. *Journal of Neurophysiology*, 51, 16-31.
- Albright, T. D., & Stoner, G.R. (1995). Visual motion perception. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92(7), 2433-2440.
- Alcaraz, V. M. (2000). *Estructura y función del Sistema Nervioso*. Guadalajara: Universidad de Guadalajara.
- Allison, T. (1984). Recording and interpreting Event-Related Potentials. En E. Donchin (Ed.), *Cognitive Psychophysiology. Event-Related Potentials and the Study of Cognition* (pp. 1-36). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Andreassi, J. L. (2000). *Psychophysiology. Human behavior & physiological response*. New Jersey: Lawrence Erlbaum.
- Antal, A., Nitsche, M. A., Kruse, W., Kincses, T. Z., Hoffmann, K. P., & Paulus, W. (2004). Direct Current Stimulation over V5 Enhances Visuomotor Coordination by Improving Motion Perception in Humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16(4), 521-527.
- Arakawa, K., Tobimatsu, S., Kato, M., & Kira, J. (1999). Parvocellular and magnocellular visual processing in spinocerebellar degeneration and Parkinson's disease: an event-related potential study. *Clinical Neurophysiology*, 110(6), 1048-1057.
- Bair, W., Zohary, E., & Newsome, W. T. (2001). Correlated firing in macaque visual area MT: time scales and relationship to behavior. *The Journal of Neuroscience*, 21(5), 1676-1697.
- Berti, S., Roeber, U., Schröger, E. (2004). Bottom-Up Influences on Working Memory: Behavioral and Electrophysiological Distraction Varies with Distractor Strength *Experimental Psychology*; Vol. 51(4): 249-257.
- Bowsher, D. (1966). *Introducción a la Neuroanatomía*. Buenos Aires: EUDEBA.
- Bradley, D. (2001). MT signals: better with time. *Nature Neuroscience*, 4(4), 346-348.
- Brailowsky, S. (1995). *Las Sustancias de los Sueños: Neuropsicofarmacología*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Bledowski, C., Prvulovic, D., Hoehstetter, K., Scherg, M., Wibral, M., Goebel, R., Linden, D.E.J. (2004). Localizing P300 Generators in Visual Target and Distractor Processing: A Combined Event-Related Potential and Functional Magnetic Resonance Imaging Study. *The Journal of Neuroscience*, 24(42), 9353-9360
- Bremmer, F. (2005). What's next? Sequential movement encoding in primary motor cortex. *Neuron*, 45(6):819-821.

- Carrillo de la Peña, M., Rodríguez Holguín, S., Corral, M., & Cadaveira, F. (1999). The effects of stimulus intensity and age on visual-evoked potentials (VEPs) in normal children. *Psychophysiology*, *36*, 693-698.
- Cattell, J.M. (1886). The time taken up by cerebral operations, Parts 1 & 2 [versión electrónica]. *Mind*, *11*, 220-242.
- Carlson, N. R. (1996). *Fundamentos de Psicología Fisiológica*. México: Prentice-Hall Hispanoamericana.
- Coles, M.G.H., & Rugg, M.D. (1995). Event-Related Brain Potentials: an introduction. En M. H. Rugg & M. G. H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of Mind. Event-related Brain Potentials and Cognition* (pp. 86-131). Oxford: Oxford University Press.
- Coles, M. G. H., Smid, H. G. O., Scheffers, M. K., & Otten, L.J. (1995). Mental chronometry and the study of human information processing. En M. H. Rugg & M. G. H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of Mind. Event-related Brain Potentials and Cognition* (pp. 86-131). Oxford: Oxford University Press.
- Comi, G., Leocani, L., Medaglini, S., Locatelli, T., Martinelli, V., Santuccio, G., & Rossi, P. (1999). Evoked potentials in diagnosis and monitoring of multiple sclerosis. En C. Barber, G. G. Celesia, I. Hashimoto & R. Kakigi (Eds.), *Functional Neuroscience: Evoked Potentials and Magnetic Fields (EEG Suppl. 49)* (pp. 13-18). Amsterdam: Elsevier Science.
- Davidson, R. J., Jackson, D. C., & Larson, C. L. (2000). Human electroencephalography. En J. T. Cacioppo, L. G. Tassinary & G. G. Berntson (Eds.), *Handbook of Psychophysiology 2nd. ed* (pp. 27-52). New York: Cambridge University Press.
- De Jong, B. M., Frackowiak, R. S., Willemsen, A. T., & Paans, A. M. (1999). The distribution of cerebral activity related to visuomotor coordination indicating perceptual and executional specialization. *Cognitive Brain Research*, *8*, 45-59.
- Dien, J., Spencer, K. M., & Donchin, E. (2004). Parsing the late positive complex: Mental chronometry and the ERP components that inhabit the neighborhood of the P300. *Psychophysiology*, *41*, 665-678.
- Donchin, E. & Coles, M.G.H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating?. *Behavioral and Brain Sciences*, *11*(3): 355-425.
- Donchin, E., Kramer, A. F., & Wikens, C. D. (1986). Applications of event-related brain potentials to problems in engineering psychology. En M. G. H. Coles, E. Donchin, & S. W. Porges (Eds.) *Psychophysiology: Systems, Processes and Applications* (pp. 702-718). New York: Guilford.
- Duncan-Johnson, C.C., & Donchin, E. (1977). On quantifying surprise: the variation of event-related potentials with subjective probability. *Psychophysiology*, *14*, 456-467.
- Erwin, C.W. (1980). Pattern Reversal Evoked Potentials. En American Society of Electroneurodiagnostic Technologists, *Evoked Potentials Book II - Visual* (pp. 1-24). IA: American Society of Electroneurodiagnostic Technologists.
- Farah, M.J. (2000). *The Cognitive Neuroscience of Vision*. Oxford: Blackwell Publishers.
- Fabiani, M., Gratton, G., & Coles, M. G. H. (2000). Event-Related Brain Potentials. Methods, Theory and Applications. En J. T. Cacioppo, L. G. Tassinary & G. G. Berntson (Eds.), *Handbook of Psychophysiology 2nd. ed* (pp. 53-84). New York: Cambridge University Press.

- Fu, S., Fan, S., & Chen, L. (2003). Event-related potentials reveal involuntary processing of orientation changes in the visual modality. *Psychophysiology*, 40, 770-775.
- Ganong, W. F. (1976). *Manual de Fisiología Médica*. México: El Manual Moderno.
- Gehring, W. J., Gratton, G., Coles, M. G., & Donchin, E. (1992). Probability effects on stimulus evaluation and response processes. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and Performance*, 18, 198-216.
- Gibson, J.J. (1954). The visual perception of objective motion and subjective movement. *Psychological Review*, 101, 318-323.
- Goff, W. R. (1974). Human Average Evoked Potentials: Procedures for Stimulating and Recording. En R. F. Thompson & M. M. Patterson (Eds.), *Bioelectric Recording Techniques. Part B: Electroencephalography and Human Brain Potentials* (pp. 101-155). New York: Academic Press.
- Goldberg, M. E., & Robinson, D. L. (1978). Visual System: Superior Colliculus. En R. B. Masterton (Ed.), *Handbook of Behavioral Neurobiology* (pp. ). New York: Plenum Press.
- Halgren, E., Squires, N. K., Wilson, C. L., Rohrbaugh, J. W., Babb, T. L., & Crandall, P.H. (1980). Endogenous potentials generated in the Human Hippocampal Formation and Amygdala by infrequent events. *Science*, 210, 803-805.
- Harmony, T. (1990). Origen del electroencefalograma. *Salud Mental*, 13(3), 27-34.
- Harner, M. A., & Sannit, B. S. (1974). *A review of the Internatinal Ten-Twenty System of electrode placement*. Massachussets: Grass Instrument Company.
- Herreño, S. (2005). *Efecto de la ejecución de tareas de procesamiento controlado sobre la detección automática de estímulos auditivos*. Tesis de Maestría, Instituto de Neurociencias, CUCBA, Universidad de Guadalajara.
- Hill, H., & Raab, M. (2005). Analyzing a complex visuomotor tracking task with brain-electrical event related potentials. *Human Movement Science* 24 , 1-30
- Hillyard, S. A., & Picton, T. W. (1987). Electrophysiology of Cognition. En F. Plum (Ed.), *Handbook of Physiology - The Nervous System V* (pp. 519-584). American Physiological Association.
- Hruby, T., & Marsalek, P. (2003). Event-Related Potentials - the P3 Wave. *Acta Neurobiologicae Experimentalis*, 63, 55-63.
- Hubel, D. H. (1960). Single unit activity in lateral geniculate body and optic tract of unrestrained cats. *The Journal of Physiology*, 150, 91-104.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *The Journal of Physiology*, 148, 574-591.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1962). Receptive fields, binocular interaction, and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, 160: 106-154.
- Hubel, D.H. & Wiesel, T.N. (1965). Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. *Journal of Neurophysiology*, 28: 229-289.
- Hubel, D. H., & Wiesel, T. N. (1979). Brain mechanisms of vision. *Scientific American*, 241(3), 150-162.

- Kandel, E. R. (1991). Perception of motion, depth, and form. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Principles of Neural Science (Third edition)* (pp. 440-466). Norwalk: Appleton & Lange.
- Kandel, E. R. (1997). La construcción de la imagen visual. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Neurociencia y Conducta* (pp. 415-433). Madrid: Prentice Hall.
- Kandel, E. R., & Mason, C. (1997). Percepción de la forma y el movimiento. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Neurociencia y Conducta* (pp. 455-482). Madrid: Prentice Hall.
- Katayama, J. & Polich, J. (1996). P300, probability, and the three tone paradigm. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 100, 555-562.
- Katayama, J. & Polich, J. (1998). Stimulus context determines P3a and P3b. *Psychophysiology*, 35, 23-33.
- Kirk, R. E. (1995). *Experimental Design: Procedures for the Behavioral Sciences (3rd ed.)*. Belmont: Brooks/Cole Publishing Company.
- Kornhuber, H. H., & Deecke, L. (1965). Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, 284, 1-17.
- Kosinski, R.J. (2005). *A Literature Review on Reaction Time*. Recuperado el 29 de diciembre de 2005, del Sitio Web de Clemson University, Biology Sciences Department: <http://biae.clemson.edu/bpc/bp/Lab/110/reaction.htm>.
- Livingstone, M., & Hubel, D. H. (1988). Segregation of Form, Color, Movement, and Depth: Anatomy, Physiology, and Perception. *Science*, 240, 740-749.
- Luck, S., & Hillyard, S. (1994). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, 31, 291-308.
- Mangun, G. R., Hillyard, S. A., & Luck, S. J. (1993). Electrocortical substrates of visual selective attention. En D. Meyer & S. Kornblum (Eds.), *Attention and Performance*, vol. 14 (pp. 219-243). Cambridge: MIT.
- Mason, C., & Kandel, E. R. (1991). Central visual pathways. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Principles of Neural Science (Third edition)* (pp. 420-439). Norwalk: Appleton & Lange.
- Martín-Loeches, M., Valdés, B., Gómez-Jarabo, G., & Rubia, F.J. (1998). Working memory within the visual dorsal stream: brain potentials of spatial location and motion direction encoding into memory. *International Journal of Neuroscience*, 96, 87-105.
- Matthews, N., & Allen, J. (2005). The role of speed lines in subtle direction judgments. *Vision Research*, 45(12), 1629-1640.
- Meneses, S. (2001). Neurofisiología de la Atención: Potenciales Relacionados a Eventos. En V. Alcaraz y E. Gumá (Comp.), *Texto de Neurociencias Cognitivas* (pp. 81-109). México: Manual Moderno.
- Misulis, K. E., & Fakhoury, T. (2001). *Spehlmann's Evoked Potential Primer*. Boston: Butterworth-Heinemann.
- Newsome, W. T. (1995). On Neural Codes and Perception. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7(1), 95-100.

- Newsome, W. T., Britten, K. H., & Movshon, J. A. (1989). Neural correlates of a perceptual decision. *Nature*, *341*, 52.
- Novak, G. P. (1989). Visual Evoked Potentials in the Diagnosis of Multiple Sclerosis. *American Journal of EEG Technology*, *29*(4), 283-297.
- Pazo-Álvarez, P., Amenedo, E., & Cadaveira, F. (2004). Automatic detection of motion direction changes in the human brain. *European Journal of Neuroscience*, *19*, 1978-1986.
- Patzwahl, D. R., & Zanker, J. M. (2000). Mechanisms of human motion perception: combining evidence from evoked potentials, behavioural performance and computational modelling. *European Journal of Neuroscience*, *12*, 273-282.
- Proverbio, A.M., & Zani, A. (2003). Visual Selective Attention to Object Features. En A. Zani & A. M. Proverbio (Eds.), *The Cognitive Electrophysiology of Mind and Brain* (pp. 71-92). San Diego, CA: Academic Press.
- Ritter, W., Simson, R., Vaughan, H. G., Jr., & Macht, M. (1982). Manipulation of event-related potential manifestations of information processing stages. *Science*, *218*, 909-911.
- Rosenzweig, M. R., & Leiman, A. I. (1992). *Psicología Fisiológica (2ª Edición)*. Madrid: McGraw-Hill.
- Rugg, M. D., & Coles, M. G. H. (1995). *Electrophysiology of Mind. Event-Related Brain Potentials and Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Salzman, C. D., Britten, K. H., & Newsome, W. T. (1990). Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction. *Nature*, *346*, 174-177.
- Schaul, N. (1998). The fundamental neural mechanisms of electroencephalography. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *106*, 101-107.
- Schiffman, M. (2005). Movement and Event Perception. En E.B. Goldstein (Ed.), *Blackwell Handbook of Sensation & Perception* (pp. 237-271). Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- Shimoyama, I., Nakajima, Y., Shibata, T., & Ito, T. (1997). Visual Evoked Potentials relating to recognizing Visual Motion. *Journal of Brain Science*, *23*(2-3), 127-133.
- Skrandies, W. (2003). Evoked Potentials Studies of Visual Information Processing. En A. Zani & A. M. Proverbio (Eds.), *The Cognitive Electrophysiology of Mind and Brain* (pp. 71-92). San Diego, CA: Academic Press.
- Snyder, E., Hillyard, S. A., & Galambos, R. (1980). Similarities and Differences Among the P3 Waves to Detected Signals in Three Modalities. *Psychophysiology*, *17*(2), 112-122.
- Stern, R. M., Ray, W. J., & Quigley, K. S. (2001). *Psychophysiological Recording*. New York: Oxford University Press.
- Stockard, J.J., Hughes, J.F., & Sharbrough, F.W. (1979). Visually evoked potentials to electronic pattern reversal: latency variations with gender, age and technical factors. En American Society of Electroneurodiagnostic Technologists, *Evoked Potentials Book II - Visual* (pp. 25-58). IA: American Society of Electroneurodiagnostic Technologists.
- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J., & John, E. R. (1965). Evoked potential correlates of stimulus uncertainty. *Science*, *150*, 1187-1188.

- Tessier-Lavigne, M. (1997). El procesamiento visual en la retina. En E. R. Kandel, J. H. Schwartz & T. M. Jessell (Eds.), *Neurociencia y Conducta* (pp. 435-453). Madrid: Prentice Hall.
- Tobimatsu, S., Shigeto, H., Arakawa, K., & Kato, M. (1999). Electrophysiological studies of parallel visual processing in humans. En C. Barber, G. G. Celesia, I. Hashimoto & R. Kakigi (Eds.), *Functional Neuroscience: Evoked Potentials and Magnetic Fields (EEG Suppl. 49)* (pp. 103-107). Amsterdam: Elsevier Science.
- Walter, W. G., Cooper, R., Aldridge, V. J., McCallum, W. C., & Winter, A. L. (1964). Contingent negative variation: an electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. *Nature (Lond.)*, 203, 380-384.
- Wurtz, R. H. & Kandel, E.R. (2000). Perception of Motion, Depth and Form. En E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (Eds.), *Principles of Neural Science, Fourth Ed.* (pp. 548-571). New York: McGraw-Hill.
- Young, P. A., & Young, P. H. (1998). *Neuroanatomía clínica funcional*. Barcelona: Masson-Williams & Wilkins.
- Zar, J.H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall, Inc.
- Zarabozo, D. (2000). *Tiempo de Reacción y Potenciales Relacionados con Eventos durante la Percepción del Cambio de Velocidad de un Móvil*. Tesis de Maestría. Instituto de Neurociencias, CUCBA, Universidad de Guadalajara.
- Zarabozo, D., & Meneses, S. (marzo, 2001). *Detección Visual de la Aceleración: correlatos electrofisiológicos y características psicofísicas*. Trabajo presentado en el Primer Congreso de Responsables de Proyecto de Investigación en Ciencias Humanas y de la Conducta. Veracruz, Ver.
- Zarabozo, D. (2002). *ESTADIS - Pruebas estadísticas paramétricas y no paramétricas* [Programa de Computadora]. México, D.F.: SEP (Reg. 03-2002-082817271200-01).
- Zeki, S. (1974). Functional organization of a visual area in the posterior bank of the superior temporal sulcus of the rhesus monkey. *The Journal of Physiology*, 148, 574-591.
- Zeki, S. (1992). The visual image in mind and brain. *Scientific American*, 267(3), 42-50.
- Zeki, S., & Shipp, S. (1988). The functional logic of cortical connections. *Nature*, 335, 311-317.



# Anexo 1

Descripción y análisis estadístico de las Respuestas Correctas (RC) y los Tiempos de Reacción (TR).

1. Proporción de RC de cada sujeto en cada tratamiento.

SUJETO	DISC	DISC	CONT	CONT	MOVI	MOVI
	P = 0.50	P = 0.25	P = 0.50	P = 0.25	P = 0.50	P = 0.25
DZH	1.000	1.000	1.000	1.000	0.977	0.971
MCA	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
LSO	1.000	0.972	1.000	0.969	1.000	1.000
SOS	1.000	1.000	0.971	0.969	0.911	1.000
RRL	0.977	0.972	1.000	1.000	0.977	1.000
GSB	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
AGG	0.955	1.000	1.000	1.000	1.000	0.971
EGR	1.000	1.000	0.971	1.000	1.000	1.000
OCS	0.866	0.944	1.000	0.969	0.977	1.000
HGV	1.000	1.000	1.000	1.000	0.977	1.000
JAR	0.977	0.944	1.000	0.969	0.977	0.914
JAM	1.000	1.000	1.000	0.969	1.000	1.000
JSF	1.000	0.972	1.000	0.969	0.977	0.971

2. Promedio de TR de cada sujeto en cada tratamiento.

SUJETO	DISC	DISC	CONT	CONT	MOVI	MOVI
	P = 0.50	P = 0.25	P = 0.50	P = 0.25	P = 0.50	P = 0.25
DZH	455.18	480.29	488.38	465.89	385.37	378.88
MCA	311.40	385.46	352.29	377.56	324.57	380.88
LSO	467.04	469.34	414.51	484.66	406.40	446.19
SOS	415.54	441.57	449.53	430.56	391.06	403.23
RRL	463.82	473.57	521.36	492.54	377.71	390.88
GSB	427.13	448.89	456.47	450.78	384.34	400.13
AGG	392.91	427.00	442.67	426.56	356.11	403.38
EGR	480.47	489.80	400.11	457.22	356.00	383.50
OCS	399.09	461.87	454.64	429.35	377.49	404.77
HGV	500.82	476.20	626.51	526.33	472.34	460.38
JAR	415.79	402.13	453.45	477.35	414.74	398.45
JAM	502.96	495.06	505.21	481.67	365.37	456.26
JSF	443.23	387.94	488.47	452.54	367.31	372.39

### 3. Cuadro 1 – Respuestas Correctas.

ANÁLISIS DE LA VARIANZA (DOS FACTORES)  
Grupos Relacionados

RC.DAT (D:\\_DoctoradoDZ\Manuscrito\Análisis\)

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
<b>A:</b>						
DISC	0.984	0.030	0.006	26	1.000	0.134
CONT	0.991	0.014	0.003	26	1.000	0.031
MOVI	0.985	0.024	0.005	26	1.000	0.089
<b>B:</b>						
P50	0.987	0.027	0.004	39	1.000	0.134
P25	0.986	0.021	0.003	39	1.000	0.086
<b>A x B:</b>						
DISCp50	0.983	0.038	0.010	13	1.000	0.134
DISCp25	0.985	0.022	0.006	13	1.000	0.056
CONTp50	0.996	0.011	0.003	13	1.000	0.029
CONTp25	0.986	0.016	0.004	13	1.000	0.031
MOVIp50	0.983	0.024	0.007	13	0.977	0.089
MOVIp25	0.987	0.025	0.007	13	1.000	0.086

Fuentes de Varianza	SC	GL	MC	F	p(F)
Bloques (Sujetos)	0.012	12	0.001	2.08	0.0318
Tratamientos	0.001	5	0.000		
A	0.001	2	0.000	0.73	0.4880
B	0.000	1	0.000	0.05	0.8197
A x B	0.001	2	0.000	0.76	0.4740
Residual	0.030	60	0.000		
Total	0.044	77			

Notas:

Proporción de respuestas correctas 13 sujetos. Condición (Disc,Cont,Movi) x Probabilidad (0.50,0.25).

#### 4. Cuadro 2 – Tiempos de Reacción.

ANÁLISIS DE LA VARIANZA (DOS FACTORES)  
Grupos Relacionados

TR.DAT (D:\\_DoctoradoDZ\Manuscrito\Análisis\)

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
<b>A:</b>						
DISC	442.865	45.027	8.831	26	452.035	191.560
CONT	461.793	52.748	10.345	26	455.555	274.220
MOVI	394.543	34.059	6.680	26	388.125	147.770
<b>B:</b>						
p50	428.405	61.936	9.918	39	415.790	315.110
p25	437.729	41.141	6.588	39	446.190	153.940
<b>A x B:</b>						
DISCp50	436.568	52.015	14.426	13	443.230	191.560
DISCp25	449.163	37.848	10.497	13	461.870	109.600
CONTp50	465.662	66.135	18.342	13	454.640	274.220
CONTp25	457.924	37.288	10.342	13	457.220	148.770
MOVIp50	382.985	35.462	9.835	13	377.710	147.770
MOVIp25	406.102	29.491	8.179	13	400.130	87.990

Fuentes de Varianza	SC	GL	MC	F	p(F)
Bloques (Sujetos)	90795.798	12	7566.316	8.48	0.0000
Tratamientos	67429.825	5	13485.965		
A	62536.156	2	31268.078	35.03	0.0000
B	1695.495	1	1695.495	1.90	0.1733
A x B	3198.174	2	1599.087	1.79	0.1755
Residual	53557.709	60	892.628		
Total	211783.331	77			

Notas:

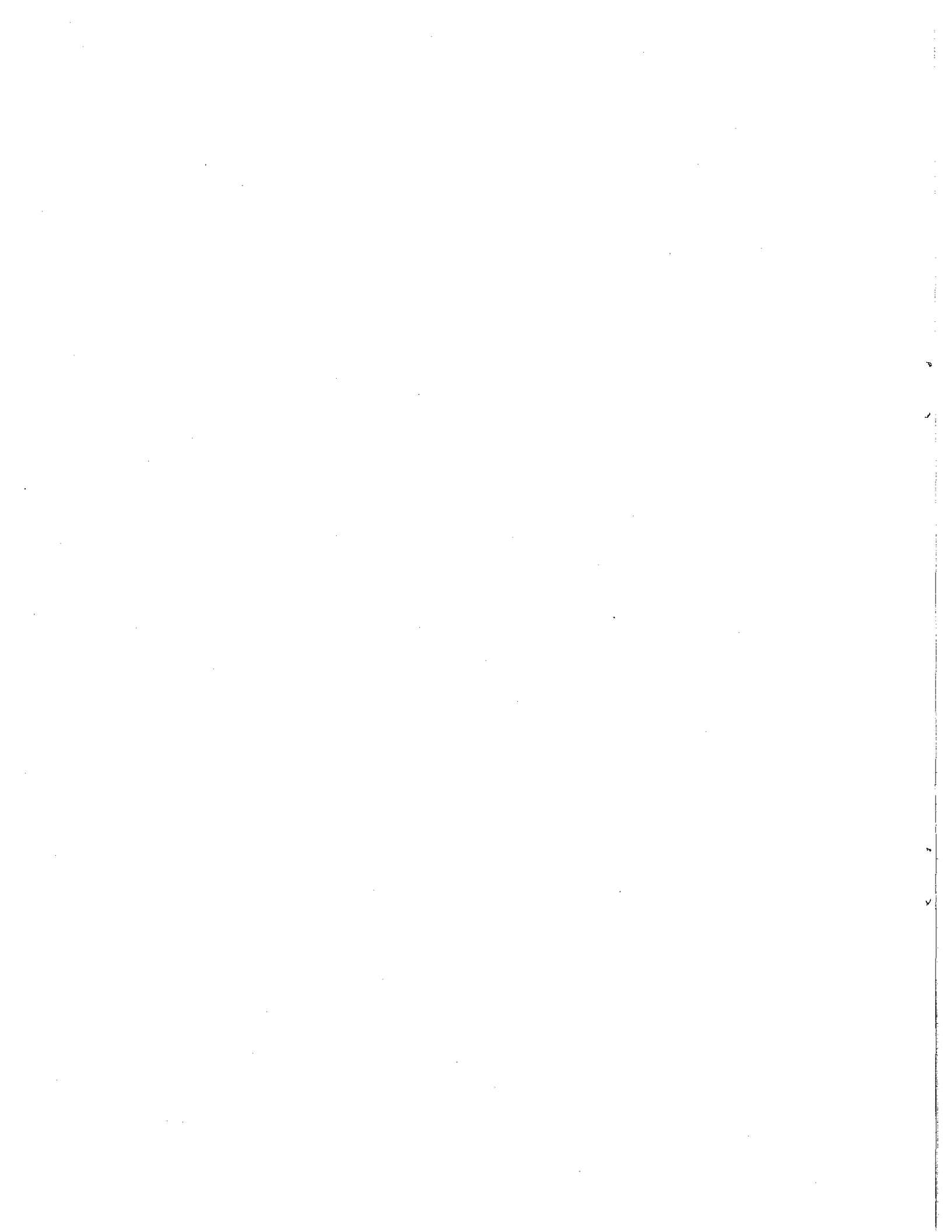
Tiempos de reacción 13 sujetos. Condición (Disc,Cont,Movi) x Probabilidad (0.50,0.25).

COMPARACIONES MÚLTIPLES (Tukey-Kramer):

Entre niveles del Factor A:

<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 3.40), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 4.28)

	DISC	CONT	MOVI
DISC	---	3.230	<sup>2</sup> 8.247
CONT		---	<sup>2</sup> 11.477
MOVI			---



## Anexo 2

Análisis estadístico del voltaje de los distintos componentes en los Potenciales Relacionados con Eventos (PRE).

### 1. Gráficas 3 y 4 – Componente N(1).

Estadist v1.2.1 07/12/2005

ANÁLISIS DE LA VARIANZA (TRES FACTORES)

Grupos Relacionados

N1.DAT (D:\\_DoctoradoDZ\Manuscrito\Análisis\)

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
<b>A:</b>						
DISC	-2.601	3.574	0.202	312	-2.599	20.629
CONT	-2.038	2.814	0.159	312	-1.719	15.812
MOVI	-2.559	2.951	0.167	312	-2.518	18.892
<b>B:</b>						
p50	-2.550	3.255	0.150	468	-2.554	22.502
p25	-2.249	3.012	0.139	468	-2.172	15.749
<b>C:</b>						
Fz	-0.062	2.284	0.259	78	-0.194	12.896
F3	0.105	2.095	0.237	78	-0.401	12.120
F4	-0.411	2.331	0.264	78	-0.771	13.722
Cz	-0.816	2.961	0.335	78	-0.881	14.243
C3	-1.881	2.032	0.230	78	-2.149	9.174
C4	-2.237	2.377	0.269	78	-2.261	11.409
Pz	-2.157	2.833	0.321	78	-2.448	14.515
P3	-4.065	2.128	0.241	78	-4.123	10.661
P4	-3.714	2.827	0.320	78	-3.552	14.354
Oz	-3.756	2.679	0.303	78	-3.879	12.741
O1	-5.266	2.986	0.338	78	-5.155	15.191
O2	-4.533	3.345	0.379	78	-4.627	16.140
<b>A x B:</b>						
DISCp50	-2.794	3.669	0.294	156	-2.944	20.629
DISCp25	-2.407	3.477	0.278	156	-2.353	15.556
CONTp50	-1.764	2.763	0.221	156	-1.215	13.591
CONTp25	-2.313	2.847	0.228	156	-2.157	14.637
MOVIp50	-3.090	3.139	0.251	156	-2.922	18.892
MOVIp25	-2.027	2.656	0.213	156	-2.126	13.941

Fuentes de Varianza	SC	GL	MC	F	p(F)
Bloques (sujetos)	1427.760	12	118.980	22.55	0.0000
Tratamientos	3283.043	71	46.240		
A	61.206	2	30.603	5.80	0.0031
B	21.124	1	21.124	4.00	0.0457
C	2937.675	11	267.061	50.62	0.0000
A x B	102.256	2	51.128	9.69	0.0001
A x C	123.038	22	5.593	1.06	0.3863
B x C	9.431	11	0.857	0.16	0.9991
A x B x C	28.313	22	1.287	0.24	0.9999
Residual	4495.244	852	5.276		
Total	9206.047	935			

Notas:

Componente N1 (194 ± 25 ms). 3 condiciones (Disc, Cont, Movi) x 2 probabilidades (.50, .25) x 12 derivaciones (Fz, F3, F4, Cz, C3, C4, Pz, P3, P4, O, O1, O2)

-----  
 COMPARACIONES MÚLTIPLES (Tukey-Kramer):  
 -----

Entre niveles del Factor A:

<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 3.31), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 4.12)

	DISC	CONT	MOVI
DISC	---	<sup>2</sup> 4.329	0.323
CONT		---	<sup>1</sup> 4.006
MOVI			---

Entre niveles del Factor C:

<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 4.62), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 5.29)

	Fz	F3	F4	Cz	C3	C4
Fz	---	0.642	1.342	2.899	<sup>2</sup> 6.994	<sup>2</sup> 8.363
F3		---	1.984	3.541	<sup>2</sup> 7.636	<sup>2</sup> 9.005
F4			---	1.557	<sup>2</sup> 5.652	<sup>2</sup> 7.021
Cz				---	4.095	<sup>2</sup> 5.464
C3					---	1.369
C4						---
Pz						
P3						
P4						
Oz						
O1						
O2						
	Pz	P3	P4	Oz	O1	O2
Fz	<sup>2</sup> 8.355	<sup>2</sup> 15.391	<sup>2</sup> 14.042	<sup>2</sup> 14.203	<sup>2</sup> 20.009	<sup>2</sup> 17.191
F3	<sup>2</sup> 8.697	<sup>2</sup> 16.034	<sup>2</sup> 14.684	<sup>2</sup> 14.845	<sup>2</sup> 20.651	<sup>2</sup> 17.833
F4	<sup>2</sup> 6.713	<sup>2</sup> 14.050	<sup>2</sup> 12.700	<sup>2</sup> 12.861	<sup>2</sup> 18.667	<sup>2</sup> 15.849
Cz	<sup>1</sup> 5.156	<sup>2</sup> 12.492	<sup>2</sup> 11.143	<sup>2</sup> 11.304	<sup>2</sup> 17.110	<sup>2</sup> 14.292
C3	1.061	<sup>2</sup> 8.397	<sup>2</sup> 7.048	<sup>2</sup> 7.209	<sup>2</sup> 13.015	<sup>2</sup> 10.197
C4	0.308	<sup>2</sup> 7.029	<sup>2</sup> 5.679	<sup>2</sup> 5.841	<sup>2</sup> 11.646	<sup>2</sup> 8.828
Pz	---	<sup>2</sup> 7.336	<sup>2</sup> 5.987	<sup>2</sup> 6.148	<sup>2</sup> 11.954	<sup>2</sup> 9.136
P3		---	1.350	1.188	4.618	1.799
P4			---	0.161	<sup>2</sup> 5.967	3.149
Oz				---	<sup>2</sup> 5.806	2.988
O1					---	2.818
O2						---

Entre niveles del Factor B en cada nivel del Factor A:  
<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 2.77), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 3.64)

	DISCp50	DISCp25
DISCp50	---	2.104
DISCp25		---
	CONTp50	CONTp25
CONTp50	---	<sup>1</sup> 2.985
CONTp25		---
	MOVIp50	MOVIp25
MOVIp50	---	<sup>2</sup> 5.780
MOVIp25		---

Entre niveles del Factor A en cada nivel del Factor B:  
<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 3.31), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 4.12)

	DISCp50	CONTp50	MOVIp50
DISCp50	---	<sup>2</sup> 5.601	1.610
CONTp50		---	<sup>2</sup> 7.210
MOVIp50			---
	DISCp25	CONTp25	MOVIp25
DISCp25	---	0.511	2.066
CONTp25		---	1.555
MOVIp25			---

## 2. Gráficas 5, 6 y 7 - Componente P(1).

Estadist v1.2.1 07/12/2005

### ANÁLISIS DE LA VARIANZA (TRES FACTORES)

Grupos Relacionados

P1.DAT (D:\\_DoctoradoDZ\Manuscrito\Análisis\)

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
<b>A:</b>						
DISC	-1.019	3.503	0.198	312	-1.220	20.413
CONT	-1.276	3.497	0.198	312	-0.553	19.619
MOVI	1.375	4.467	0.253	312	1.143	23.380
<b>B:</b>						
p50	0.021	3.841	0.178	468	-0.142	23.730
p25	-0.634	4.183	0.193	468	-0.702	24.818
<b>C:</b>						
Fz	0.566	3.223	0.365	78	0.054	14.523
F3	0.465	2.907	0.329	78	-0.174	13.869
F4	1.092	3.228	0.366	78	0.385	16.336
Cz	-0.089	5.045	0.571	78	-0.442	22.643
C3	-1.119	3.805	0.431	78	-1.421	19.302
C4	0.205	4.068	0.461	78	-0.086	20.224
Pz	0.571	4.491	0.509	78	0.178	20.387
P3	-0.947	3.970	0.450	78	-0.571	18.877
P4	-0.084	3.836	0.434	78	-0.154	16.619
Oz	-1.189	3.849	0.436	78	-1.019	17.297
O1	-1.872	4.364	0.494	78	-1.715	18.957
O2	-1.277	4.101	0.464	78	-1.318	18.100
<b>A x B:</b>						
DISCp50	-1.194	3.180	0.255	156	-1.312	16.792
DISCp25	-0.844	3.800	0.304	156	-1.008	20.351
CONTp50	-0.919	3.337	0.267	156	-0.371	16.996
CONTp25	-1.633	3.626	0.290	156	-1.082	19.619
MOVIp50	2.177	4.018	0.322	156	1.623	18.634
MOVIp25	0.574	4.754	0.381	156	0.800	23.380
<b>A x C:</b>						
DISCFz	-1.411	2.318	0.455	26	-1.604	9.230
DISCF3	-1.212	2.192	0.430	26	-1.036	10.473
DISCF4	-0.596	2.231	0.438	26	-1.055	7.778
DISCCz	-2.731	3.135	0.615	26	-3.192	10.639
DISCC3	-2.574	2.510	0.492	26	-2.624	9.204
DISCC4	-1.346	2.393	0.469	26	-1.341	7.744
DISCPz	-0.717	3.783	0.742	26	-0.339	17.009
DISCP3	-1.396	3.536	0.694	26	-1.419	15.297
DISCP4	-0.227	3.768	0.739	26	-0.300	16.427
DISCOz	0.168	4.464	0.876	26	-0.373	16.197
DISCO1	-0.459	4.944	0.970	26	0.432	18.085
DISCO2	0.273	4.443	0.871	26	0.224	16.041
CONTFz	0.161	2.002	0.393	26	-0.114	8.336
CONTF3	0.086	2.015	0.395	26	-0.329	8.733
CONTF4	0.539	2.005	0.393	26	0.321	10.017
GONTCz	-1.145	3.687	0.723	26	-0.324	13.825
CONTC3	-1.903	3.077	0.603	26	-1.421	10.995



Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
<b>A x C (. . .):</b>						
CONTC4	-1.067	2.695	0.529	26	-0.320	11.270
CONTPz	-0.357	4.498	0.882	26	-0.494	17.829
CONTP3	-1.750	4.034	0.791	26	-1.067	13.770
CONTP4	-1.317	3.393	0.665	26	-0.717	12.127
CONTOz	-2.599	3.586	0.703	26	-2.592	12.934
CONTO1	-3.050	4.156	0.815	26	-2.451	15.258
CONTO2	-2.909	3.824	0.750	26	-3.122	14.760
MOVIFz	2.948	3.532	0.693	26	2.514	12.415
MOVIF3	2.520	3.115	0.611	26	2.831	12.378
MOVIF4	3.334	3.820	0.749	26	3.591	14.194
MOVICz	3.609	5.685	1.115	26	3.038	19.490
MOVIC3	1.122	4.557	0.894	26	0.806	17.023
MOVIC4	3.027	5.050	0.990	26	2.333	19.298
MOVIPz	2.787	4.457	0.874	26	2.791	16.701
MOVIP3	0.304	4.155	0.815	26	0.832	15.391
MOVIP4	1.290	4.005	0.785	26	0.691	15.068
MOVIOz	-1.135	2.976	0.584	26	-0.812	10.654
MOVIO1	-2.106	3.657	0.717	26	-1.987	13.544
MOVIO2	-1.195	3.488	0.584	26	-1.227	13.537

Fuentes de Varianza	SC	GL	MC	F	p(F)
Bloques (sujetos)	3613.125	12	301.094	31.94	0.0000
Tratamientos	3513.851	71	49.491		
A	1334.198	2	667.099	70.76	0.0000
B	100.534	1	100.534	10.66	0.0011
C	755.032	11	68.639	7.28	0.0000
A x B	149.013	2	74.506	7.90	0.0004
A x C	1063.849	22	48.357	5.13	0.0000
B x C	57.176	11	5.198	0.55	0.8683
A x B x C	54.050	22	2.457	0.26	0.9998
Residual	8032.316	852	9.428		
Total	15159.292	935			

Notas:

Componente P1 (266 ± 25 ms). 3 condiciones (Disc, Cont, Movi) x 2 probabilidades (.50, .25) x 12 derivaciones (Fz, F3, F4, Cz, C3, C4, Pz, P3, P4, O, O1, O2)

COMPARACIONES MÚLTIPLES (Tukey-Kramer):

Entre niveles del Factor A:

<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 3.31), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 4.12)

	DISC	CONT	MOVI
DISC	---	1.478	<sup>2</sup> 13.772
CONT		---	<sup>2</sup> 15.250
MOVI			---

Entre niveles del Factor B en cada nivel del Factor A:  
<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 2.77), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 3.64)

	DISCp50	DISCp25
DISCp50	---	1.424
DISCp25		---
	CONTp50	CONTp25
CONTp50	---	<sup>1</sup> 2.904
CONTp25		---
	MOVIp50	MOVIp25
MOVIp50	---	<sup>2</sup> 6.521
MOVIp25		---

Entre niveles del Factor A en cada nivel del Factor B:  
<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 3.31), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 4.12)

	DISCp50	CONTp50	MOVIp50
DISCp50	---	1.119	<sup>2</sup> 13.712
CONTp50		---	<sup>2</sup> 12.594
MOVIp50			---
	DISCp25	CONTp25	MOVIp25
DISCp25	---	3.209	<sup>2</sup> 5.768
CONTp25		---	<sup>2</sup> 8.977
MOVIp25			---

Entre niveles del Factor C (derivaciones centrales) en cada nivel del Factor A:  
<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 4.62), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 5.29)

	DISCFz	DISCCz	DISCPz	DISCOz
DISCFz	---	2.192	1.152	2.622
DISCCz		---	3.345	<sup>1</sup> 4.814
DISCPz			---	1.470
DISCOz				---
	CONTFz	CONTCz	CONTPz	CONTOz
CONTFz	---	2.169	0.860	4.583
CONTCz		---	1.309	2.415
CONTPz			---	3.723
CONTOz				---
	MOVIFz	MOVICz	MOVIPz	MOVIOz
MOVIFz	---	1.098	0.267	<sup>2</sup> 6.780
MOVICz		---	1.365	<sup>2</sup> 7.878
MOVIPz			---	<sup>2</sup> 6.513
MOVIOz				---

Entre niveles del Factor A en cada nivel del Factor C (sólo derivaciones centrales):  
<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 3.31), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 4.12)

	DISCFz	CONTFz	MOVIFz
DISCFz	---	2.611	<sup>2</sup> 7.239
CONTFz		---	<sup>2</sup> 4.628
MOVIFz			---
	DISCCz	CONTCz	MOVICz
DISCCz	---	2.634	<sup>2</sup> 10.528
CONTCz		---	<sup>2</sup> 7.895
MOVICz			---
	DISCPz	CONTPz	MOVIPz
DISCPz	---	0.598	<sup>2</sup> 5.819
CONTPz		---	<sup>2</sup> 5.221
MOVIPz			---
	DISCOz	CONTOz	MOVIOz
DISCOz	---	<sup>2</sup> 4.595	2.164
CONTOz		---	2.431
MOVIOz			---

### 3. Gráfica 8 – Componente P(2).

Estadis vl.2.1 08/12/2005

ANÁLISIS DE LA VARIANZA (TRES FACTORES)  
Grupos Relacionados

P2.DAT (D:\\_DoctoradoDZ\Manuscrito\Análisis\)

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
<b>A:</b>						
DISC	4.440	4.165	0.236	312	4.017	23.204
CONT	6.557	3.963	0.224	312	6.342	21.943
MOVI	9.458	5.231	0.296	312	8.454	31.390
<b>B:</b>						
p50	6.073	4.663	0.216	468	5.869	31.264
p25	7.564	5.085	0.235	468	6.737	32.815
<b>C:</b>						
Fz	4.412	3.318	0.376	78	4.550	19.427
F3	3.886	3.227	0.365	78	3.753	18.434
F4	5.594	3.444	0.390	78	5.659	21.679
Cz	7.623	5.257	0.595	78	7.623	21.542
C3	5.916	4.989	0.565	78	5.962	29.640
C4	8.344	5.198	0.589	78	7.225	28.548
Pz	10.685	5.968	0.676	78	10.167	32.056
P3	8.346	5.201	0.589	78	7.911	30.022
P4	9.350	5.316	0.602	78	8.718	30.356
Oz	5.921	3.466	0.392	78	5.917	16.198
O1	5.840	4.176	0.473	78	5.652	22.617
O2	5.901	3.960	0.448	78	5.747	19.596

Fuentes de Varianza	SC	GL	MC	F	p(F)
Bloques (sujetos)	4289.226	12	357.435	30.91	0.0000
Tratamientos	8609.034	71	121.254		
A	3960.018	2	1980.009	171.23	0.0000
B	520.282	1	520.282	44.99	0.0000
C	3585.949	11	325.995	28.19	0.0000
A x B	43.190	2	21.595	1.87	0.1551
A x C	400.002	22	18.182	1.57	0.0457
B x C	70.263	11	6.388	0.55	0.8675
A x B x C	29.331	22	1.333	0.12	1.0000
Residual	9852.082	852	11.563		
Total	22750.342	935			

Notas:

Componente P2 (394 ± 25 ms). 3 condiciones (Disc, Cont, Movi) x 2 probabilidades (.50, .25) x 12 derivaciones (Fz, F3, F4, Cz, C3, C4, Pz, P3, P4, Oz, O1, O2)

-----  
 COMPARACIONES MÚLTIPLES (Tukey-Kramer):  
 -----

Entre niveles del Factor A:

<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 3.31), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 4.12)

	DISC	CONT	MOVI
DISC	---	<sup>2</sup> 10.997	<sup>2</sup> 26.066
CONT		---	<sup>2</sup> 15.069
MOVI			---

Entre niveles del Factor C:

<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 4.62), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 5.29)

	Fz	F3	F4	Cz	C3	C4
Fz	---	1.366	3.070	<sup>2</sup> 8.340	3.906	<sup>2</sup> 10.212
F3		---	4.436	<sup>2</sup> 9.706	<sup>1</sup> 5.272	<sup>2</sup> 11.578
F4			---	<sup>1</sup> 5.270	0.836	<sup>2</sup> 7.142
Cz				---	4.433	1.873
C3					---	<sup>2</sup> 6.306
C4						---
Pz						
P3						
P4						
Oz						
O1						
O2						

Entre niveles del Factor C (. . .):

<sup>1</sup> p < 0.05 (q = 4.62), <sup>2</sup> p < 0.01 (q = 5.29)

	Pz	P3	P4	Oz	O1	O2
Fz	<sup>2</sup> 16.292	<sup>2</sup> 10.218	<sup>2</sup> 12.825	3.919	3.709	3.867
F3	<sup>2</sup> 17.659	<sup>2</sup> 11.584	<sup>2</sup> 14.191	<sup>1</sup> 5.285	<sup>1</sup> 5.075	<sup>1</sup> 5.233
F4	<sup>2</sup> 13.223	<sup>2</sup> 7.148	<sup>2</sup> 9.755	0.849	0.639	0.797
Cz	<sup>2</sup> 7.953	1.878	4.485	4.421	<sup>1</sup> 4.631	4.472
C3	<sup>2</sup> 12.386	<sup>2</sup> 6.311	<sup>2</sup> 8.919	0.013	0.197	0.039
C4	<sup>2</sup> 6.080	0.005	2.613	<sup>2</sup> 6.293	<sup>2</sup> 6.503	<sup>2</sup> 6.345
Pz	---	<sup>2</sup> 6.075	3.467	<sup>2</sup> 12.373	<sup>2</sup> 12.584	<sup>2</sup> 12.425
P3		---	2.608	<sup>2</sup> 6.298	<sup>2</sup> 6.509	<sup>2</sup> 6.350
P4			---	<sup>2</sup> 8.906	<sup>2</sup> 9.116	<sup>2</sup> 8.958
Oz				---	0.210	0.052
O1					---	0.158
O2						---