



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

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

INSTITUTO DE NEUROCIENCIAS

“Efectos de la atención visual y auditiva sobre los
componentes de los potenciales auditivos de tallo
cerebral”

Tesis

que para obtener el grado de

**MAESTRO EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO
(ORIENTACIÓN NEUROCIENCIA)**

presenta

José Andrés Morales Muñoz

Comité tutorial

M.C. Sergio Meneses Ortega (Director)

Dr. Miguel Ángel Guevara Pérez

Dr. Daniel Zarabozo Enríquez de Rivera

Diciembre de 2012

Agradecimientos:

Primero que nada quiero agradecer a mis padres y hermanos, por todo el apoyo incondicional que me ofrecieron durante este tan importante proceso en mi vida.

En segundo lugar quiero agradecer a la M. en C. Claudia Vega, por haberme iniciado en el increíble mundo de la neurociencia, gracias por haber confiado en mí y en mis habilidades como investigador. Del mismo modo quiero agradecer profundamente al M. en C. Sergio Meneses Ortega por haberme guiado a través de esta etapa de mi vida, y sobre todo por la paciencia y dedicación que les tiene a sus alumnos. En verdad gracias a ambos, pues este trabajo y parte de lo que ahora soy, es resultado de su esfuerzo y dedicación. Este trabajo es de y para ustedes.

También quiero agradecer al Dr. Daniel Zarabozo por su sabio apoyo pero sobre todo por su gran camaradería, así mismo quiero agradecer al Dr. Miguel Ángel Guevara por su ayuda dentro del aspecto técnico, sus consejos siempre fueron de gran utilidad. Muchísimas gracias a los dos, sé que dentro de mi vida siempre habrá una pizca de su profesionalidad.

Quiero, además de agradecer y felicitar a todos los doctores e investigadores asociados del Instituto de Neurociencia de la Universidad de Guadalajara (Dr. Andrés Gonzáles Garrido, Dra. Fabiola Gómez Velázquez, Dra. Julieta Ramos Loyo, Dr. Héctor Martínez Sánchez, Dra. Marisela Hernández Gonzáles, Dr. Jorge Juárez Gonzáles, Dra. Aracely Sanz, Dr. Humberto Madera, Dra. Olga Inozemtseva, Dra. Claudia Amezcua, Dra. Eliana Barrios De Tomasi y la Dra. Esmeralda Matute) por brindar esta gran oportunidad de estudios. Ustedes también forman parte de este proceso, gracias a todos.

Un agradecimiento especial para la maestra Diana Aguiar y la M. en C. Cristina Padilla, gracias por su incondicional ayuda en el laboratorio. También quisiera agradecer a Carlos, Pilar y a todo el personal administrativo y de mantenimiento del Instituto de Neurociencia de la Universidad de Guadalajara.

Y por supuesto quiero agradecer a mis compañeros de laboratorio y de la maestría: Martha Rojas, Rocío Zavala, Yocelín Miranda, Ricardo Romero, Minerva López, Nayamín Aceves, Juan Hernández, Eder Espinoza, Nanoushka Camberos, Marai Pérez, Paola Flores, Ma. Ángeles Guerrero, Susana Morales, Vanessa Ruiz y Mariana Alvarado gracias por su apoyo y por haber hecho de los momentos difíciles algo más fácil.

No quiero terminar sin agradecer enormemente a todas las personas que por apoyarme, se sometieron a los registros de la actividad eléctrica cerebral que realice, tanto en mis pilotos, pruebas y registros definitivos sin su gran colaboración este trabajo no existiera, muchísimas gracias.

| | |
|--|----|
| Índice | |
| Resumen..... | 4 |
| Abstract:..... | 5 |
| Marco Teórico..... | 6 |
| 1. Procesamiento de la información sensorial..... | 6 |
| 1.1. Sistema aferente auditivo | 9 |
| 1.1.1 Cóclea..... | 11 |
| 1.1.2 Núcleo coclear..... | 15 |
| 1.1.3 Complejo superior de la oliva | 17 |
| 1.1.4 El núcleo del lemnisco lateral..... | 18 |
| 1.1.5 Colículo inferior | 19 |
| 1.1.6 Núcleo geniculado medial | 21 |
| 1.1.7 Corteza auditiva primaria..... | 23 |
| 1.2. Sistema eferente auditivo | 26 |
| 1.2.1 Eferencias de la corteza auditiva | 26 |
| 1.2.2. Eferencias del núcleo geniculado medial | 29 |
| 1.2.2 Eferencias del colículo inferior | 29 |
| 1.2.3 El sistema olivo-coclear | 30 |
| 1.2.4 Otras eferencias..... | 31 |
| 2. Teorías de la atención | 32 |
| 2.1 Teorías de la atención selectiva..... | 32 |
| 2.1.1. Teoría del filtro temprano | 33 |
| 2.1.2. Teoría del filtro tardío..... | 33 |
| 2.1.3. Teoría de la selección de información en varios niveles | 34 |
| 3. Atención selectiva: Evidencias electrofisiológicas..... | 35 |
| 3.1 Evidencia de la selección temprana..... | 37 |
| 3.2 Evidencia de la selección tardía | 48 |
| Trabajo Experimental | 50 |
| 1. Planteamiento del problema..... | 50 |
| 2. Objetivo general..... | 53 |
| 2.1. Objetivos específicos..... | 53 |
| 3. Hipótesis general..... | 53 |
| 3.1 Hipótesis específicas..... | 53 |
| 4. Participantes | 54 |

| | |
|---|----|
| 5. Método..... | 54 |
| 5.1. Audiometría..... | 54 |
| 5.2. Tarea de atención auditiva..... | 55 |
| 5.3. Tarea de atención visual..... | 56 |
| 5.4. Registro electrofisiológico..... | 59 |
| 5.5. Análisis de datos..... | 60 |
| 6. Resultados..... | 61 |
| 6.1. Ejecución tareas de atención auditiva y visual..... | 62 |
| 6.2. PATC en las condiciones de atención auditiva y visual..... | 64 |
| 6.3. Correlaciones entre los PATC y la ejecución de las tareas..... | 68 |
| 7. Discusión..... | 70 |
| Referencias:..... | 79 |

Resumen

Los seres humanos estamos constantemente expuestos a una gran cantidad de estímulos sensoriales que se encuentran en el ambiente, sin embargo, el sistema nervioso no es capaz de procesar toda la información que se presenta en forma simultánea. Es por ello que se debe realizar una selección de la información que es relevante para el sujeto. El proceso que hace posible esta selección se denomina atención selectiva.

Existen diversas teorías neurofisiológicas que proponen que los mecanismos de la atención selectiva operan con base en el filtraje de la información sensorial, excluyendo la información irrelevante con la finalidad de atender la información de interés. Algunos autores proponen que el filtraje se presenta a nivel de los receptores sensoriales o en las primeras etapas del procesamiento, en cambio, otros autores sugieren que el filtraje ocurre en etapas tardías del procesamiento.

Con el objetivo de evaluar si la información auditiva es seleccionada en las primeras etapas del procesamiento, nos propusimos realizar un estudio en el cual registramos los potenciales auditivos del tallo cerebral (PATC), que reflejan la activación de los diferentes relevos de la vía auditiva primaria, ante tareas de atención visual y auditiva.

Propusimos que durante la ejecución de la tarea de atención auditiva se presentaría un incremento en la amplitud y una reducción en la latencia en los componentes de los PATC, respecto a la obtenida cuando los participantes dirigieran su atención hacia una tarea de atención visual, y que los cambios en la morfología de los PATC se iban a correlacionar con el nivel de ejecución que presentaran los sujetos en las tareas de atención auditiva y visual.

Los resultados que obtuvimos no nos permiten confirmar nuestra hipótesis ya que no se encontraron diferencias en la amplitud y latencia de los PATC entre las condiciones experimentales. Estos resultados apoyan la idea de que el filtraje de la información se presenta en etapas más tardías en el procesamiento de la información, sin afectar la transmisión sensorial en la vía auditiva primaria.

Abstract:

Living organisms are constantly exposed to a huge amount of sensory information that can be found in the environment, however, the nervous system is not capable to process all this information in simultaneous way. It then requires the selection of relevant information. The process that makes possible this selection has been named Selective Attention.

There are some neurophysiological theories that propose that the selective attention mechanisms works in base on filtering of the sensory information, excluding the irrelevant information in order to attend the relevant information. Some authors have proposed that this filtering occurs in the earliest stages of processing, however, other authors suggest that the filtering occurs at later stages of processing.

In order to assess whether auditory information is selected in the earliest stages of processing, we proposed to carry out a study in which we recorded the brain stem auditory evoked potentials (BAEPs), which reveal the activation of the different relays of the primary auditory pathway, during visual and auditory attention tasks.

We proposed that during the performance of an auditory attention task all the components of the BAEP's will show an increase in amplitude and a decrease in latency, compared to that obtained when the participants oriented their attention to a visual attention task. We also expected that changes in the morphology of the BAEPs would be correlated with the level of performance on the auditory and visual attention task.

Our results did not allow us to confirm our hypothesis, since we found no differences in the amplitude or latency of the BAEP's between the experimental conditions. These results supports the idea that the filtering of the information occurs in later stages of information processing, without affecting sensory transmission in the primary auditory pathway.

Marco Teórico

1. Procesamiento de la información sensorial

La detección de información sensorial es de suma importancia para el individuo ya que le ofrece un panorama de su entorno y le permite realizar ajustes que permitan una mejor adaptación.

Los sistemas sensoriales permiten procesar diversas cualidades perceptuales: modalidad, localización, intensidad y duración. El hecho de que los diversos sistemas sensoriales procesen cualidades sensoriales similares pudiera estar relacionado con la estrecha similitud en su organización anatómica y neurofisiológica (Kandel, Schwartz & Jessel, 2000). Los sistemas sensoriales poseen mecanismos de procesamiento similares que involucran la activación secuencial de estructuras cerebrales encargadas del procesamiento de la información sensorial.

En todos los sistemas sensoriales el inicio del procesamiento implica la activación de receptores especializados en la recepción de diversos tipos de estímulos. Posteriormente, la información sensorial será transmitida al cerebro por la activación secuencial de diversos centros de relevo. A las estructuras cerebrales encargadas del procesamiento sensorial le llamaremos vía sensorial. La figura 1.1 ilustra un ejemplo de la vía sensorial activada por un estímulo auditivo.

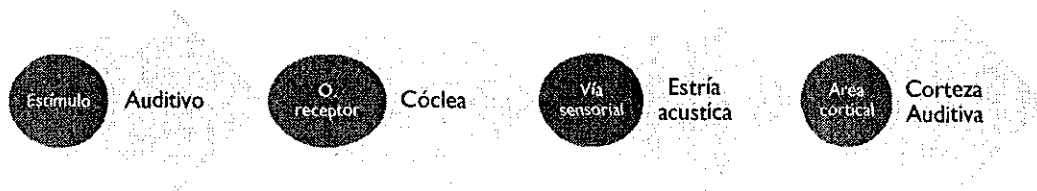


Figura 1.1. Los estímulos auditivos son captados por receptores ubicados en la cóclea y transmitidos a la corteza cerebral.

El procesamiento de la información auditiva comienza cuando la cóclea, órgano receptor del sistema auditivo, es activada por un cambio en la presión del aire. Esta variación de presión es transmitida por la oreja y dirigida por el conducto auditivo hacia el tímpano y a los huesecillos del oído medio: el martillo, el yunque y el estribo. Este último se encuentra adosado directamente a la ventana oval, membrana que cubre una abertura que se encuentra en la cóclea (oído interno) (Matlin & Foley, 1996; Kandel et al., 2000; Moller, 2003). En la figura 1.2 se puede observar la anatomía de estas estructuras.

El nervio auditivo transmite la información auditiva de la cóclea hacia el primer relevo de la vía auditiva, el núcleo coclear. De aquí, la información viaja al núcleo de la oliva superior y a los núcleos del lemnisco lateral externo, para después llegar a los colículos inferiores. Todos estos relevos se localizan en el tallo cerebral.

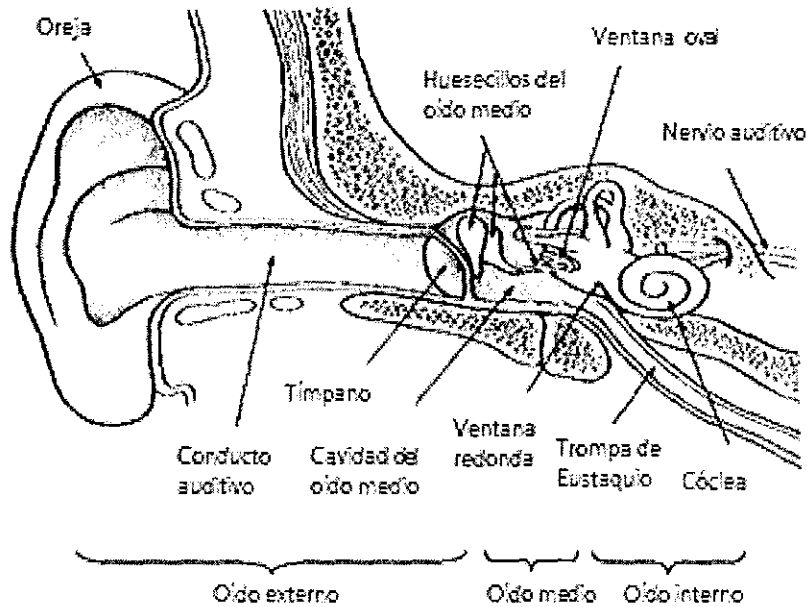


Figura 1.2. Anatomía del sistema auditivo (adaptado de Denes & Pinson, 1993).

La información auditiva continúa su trayecto hacia el núcleo geniculado medial del tálamo, para después ser enviada a la corteza auditiva, donde se distribuye en varias áreas encargadas del procesamiento de la información auditiva, las cuales se encuentran situadas en el giro superior del lóbulo temporal (Kandel et al., 2000) (Figura 1.3). Además la información auditiva puede alcanzar diversas áreas multimodales, como el área frontal, el lóbulo temporal posterior y el cerebelo (Velluti, 2008).

El sistema nervioso central auditivo típicamente es descrito en términos de vías aferentes y eferentes. A continuación se describirán ambas vías.

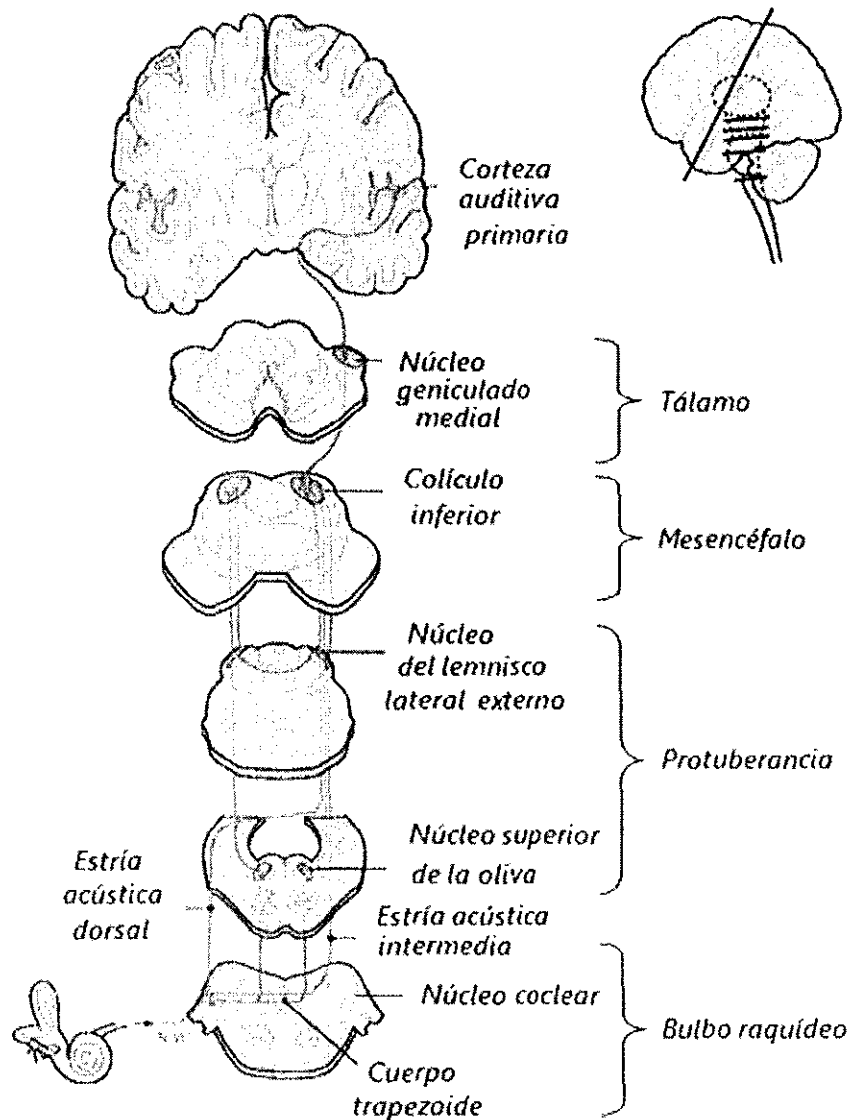


Figura 1.3. Vía sensorial del procesamiento de la información auditiva (adaptado de Kandel et al., 2000).

1.1. Sistema aferente auditivo

Un diagrama de las vías y las estaciones de relevo más importantes del sistema aferente auditivo se muestra en la figura 1.4.

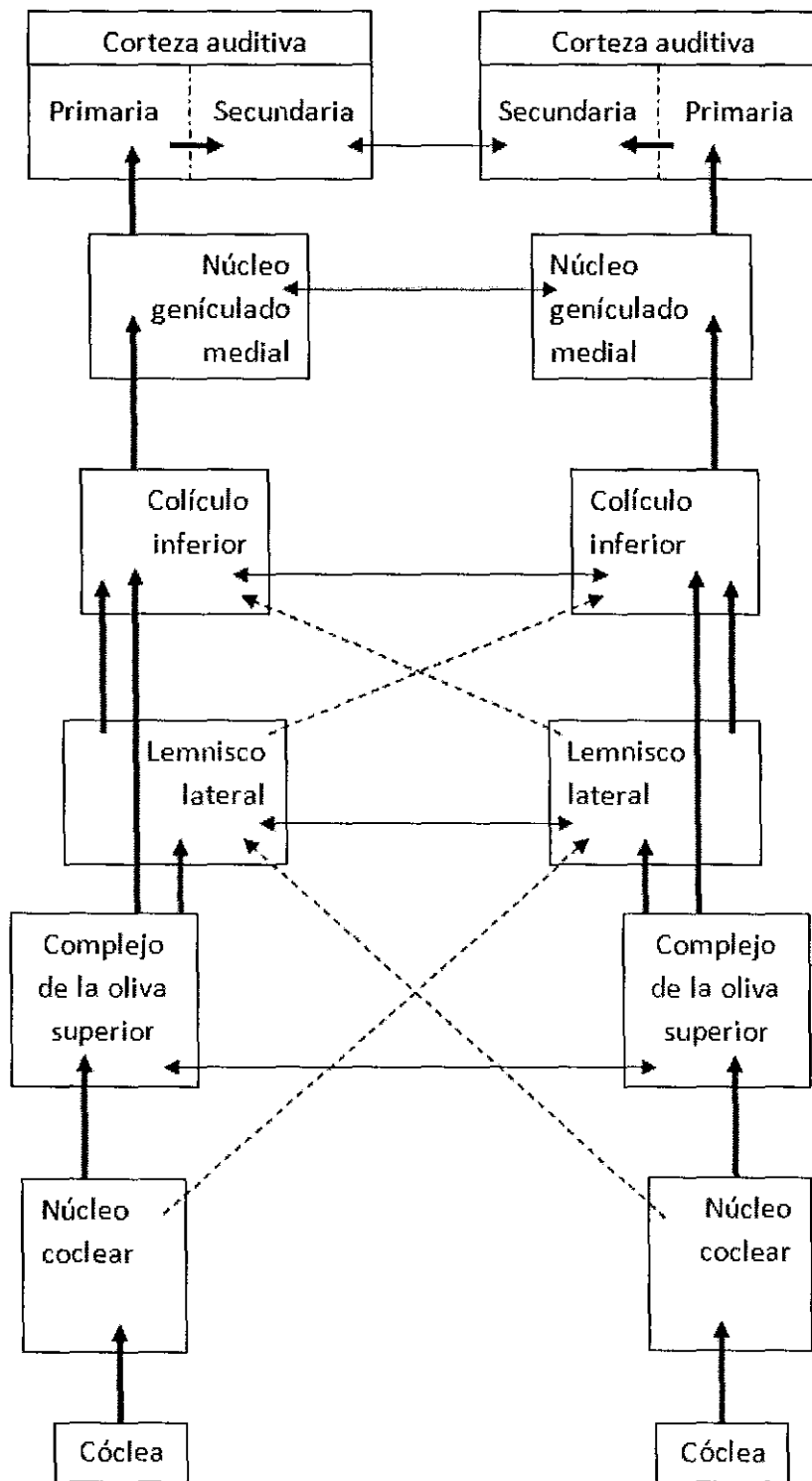


Figura 1.4. Diagrama general del sistema aferente auditivo (adaptado de Velluti, 2008).

1.1.1Cóclea

La cóclea es una estructura que asemeja un conducto enrollado en espiral. Está dividida a lo largo por la membrana basilar y la membrana de Reissner, éstas a su vez forman tres compartimentos: las escalas vestibular, media y timpánica. No obstante, la membrana basilar no alcanza el final de la cóclea, dejando así, un espacio de comunicación entre la escala vestibular y la timpánica, llamado helicotrema (figura 1.5). La escala media es un compartimento completamente separado que contiene un fluido llamado endolinfa, mientras que las otras dos escalas contienen el fluido perilinfa (Plack, 2005).

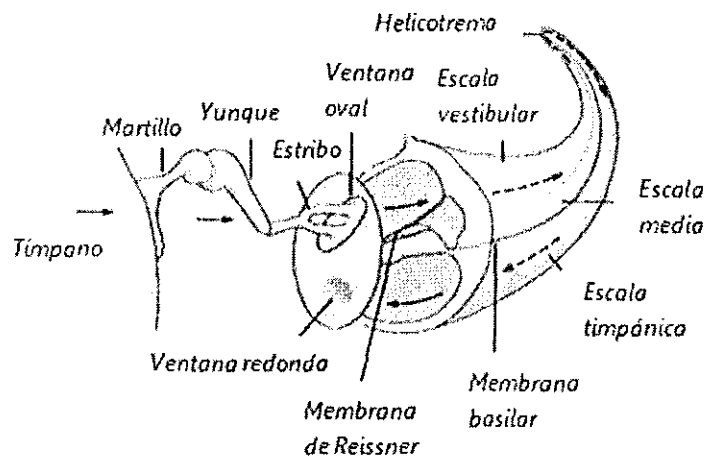


Figura 1.5. Anatomía de los huesecillos del oído medio y las escalas que conforman la cóclea (adaptado de Kandel, 2000).

Dentro de la escala media se encuentra el Órgano de Corti, el cual yace sobre la membrana basilar, por debajo de la membrana tectorial, que se localiza entre la membrana basilar y la membrana de Reissner. El Órgano de Corti contiene a los receptores sensoriales auditivos, las células ciliadas internas, y a las células ciliadas externas (figura 1.6). En la parte superior de las células

ciliadas se encuentran los estereocilios, que son protuberancias tubulares en forma de vellos encargados de realizar la transducción sensorial. Cada célula ciliada posee varios estereocilios que se encuentran conectados entre sí a través de filamentos proteínicos. La parte basal de las células ciliadas hace contacto sináptico sobre las fibras nerviosas de las neuronas bipolares que constituyen el nervio auditivo (Popper & Fay, 1992).

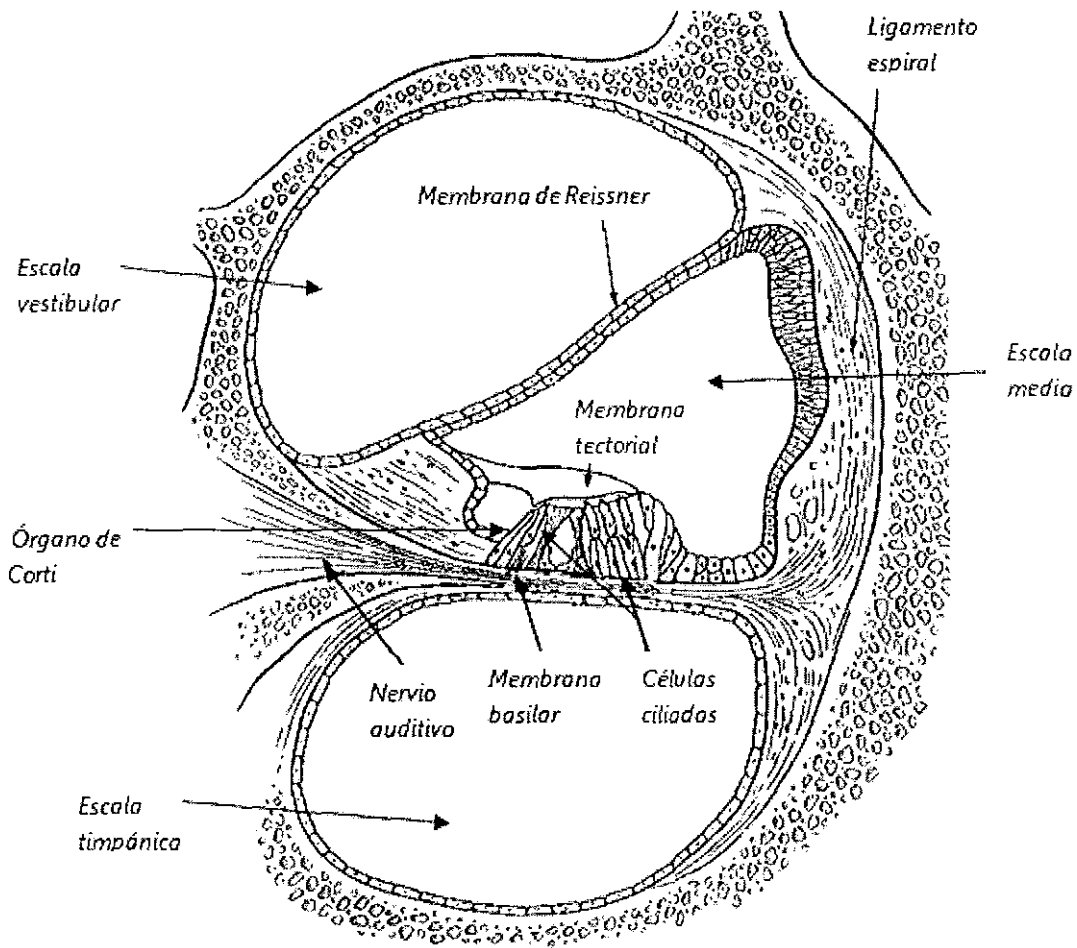


Figura 1.6. Corte transversal de una parte de la cóclea. Se observan las diferentes estructuras dentro de la cóclea (adaptado de Denes & Pinson, 1993).

Las vibraciones producidas por las ondas que alcanzan el tímpano generan un patrón vibratorio sobre los huesecillos del oído medio. Este patrón

es favorecido por una membrana que cubre la ventana oval, la cual realiza un desplazamiento opuesto al ejercido por los huesecillos. Esta mecánica origina una onda de presión en el fluido interno de la cóclea (perilinfia), desplazando de esta manera a la membrana basilar. Von Békésy (1960), describió a esta onda de presión como la onda viajera (en Carbajo, 2001; Popper & Fay, 1992). El punto de mayor amplitud de oscilación de la membrana basilar varía en función de la frecuencia del sonido que genera su movimiento. Las frecuencias más altas tienen su punto mayor de amplitud en el borde basal de la membrana, mientras que para las frecuencias bajas el máximo desplazamiento basilar se localiza en el borde cercano al helicotrema. Esta característica de la membrana basilar, ofrece un mapa tonotópico de las diferentes frecuencias del espectro auditivo (Carbajo, 2001; Kandel et al., 2000; Matlin & Foley, 1996; Moller, 2003; Popper & Fay, 1992; Plack, 2005).

El desplazamiento de la membrana basilar producirá el movimiento del Órgano de Corti y de las células ciliadas hacia la membrana tectorial, generando el desplazamiento lateral de los estereocilios. Cuando los estereocilios se flexionan, abren canales iónicos localizados en la base de los cilios y con esto se produce el flujo de iones al interior de la célula (figura 1.7). La dirección del movimiento de los estereocilios define la despolarización o la hiperpolarización de la célula. Así la despolarización de la célula, asociada con el flujo de iones de potasio hacia el interior de la célula, se dará gracias a un desplazamiento de los estereocilios hacia la escala media, mientras que un movimiento contrario a este

cerrará los canales iónicos, y con esto, se producirá la hiperpolarización de la célula (Plack, 2005).

Ambos tipos de células ciliadas (externas e internas) son activadas de la misma manera, pero se sabe que sólo las células ciliadas internas están involucradas en el proceso de transducción implicado en la audición (Moller, 2003; Plack, 2005).

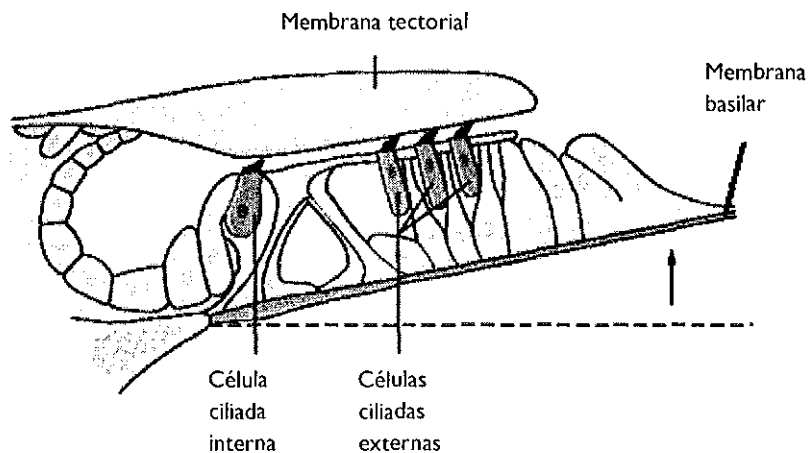


Figura 1.7. Mecanismo por el cual, a través del movimiento de la membrana basilar, las células ciliadas son activadas (adaptado de Kandel, 2000).

Las células ciliadas hacen contacto sináptico con las neuronas bipolares del ganglio espiral, utilizando acetilcolina como neurotransmisor (Dallos, 1981). El 90% de estos contactos provienen de las células ciliadas internas y el 10% restantes de las células ciliadas externas.

Las neuronas bipolares del ganglio espiral darán origen al nervio auditivo, que se dirige hacia el tallo cerebral y constituye el VIII par craneal (Moller, 2003).

Dado que cada célula ciliada se localiza en un lugar específico de la membrana basilar en la cóclea, en donde hace sinapsis con fibras de las neuronas que constituyen el nervio auditivo, cada fibra conducirá información acerca de la vibración de la membrana de ese lugar. En virtud de que cada lugar de la membrana basilar es activado por una frecuencia auditiva específica, cada fibra del nervio auditivo responderá a un determinado rango de frecuencias. Así, las fibras que se originan en la base de la membrana basilar conducirán información asociada con las frecuencias bajas, mientras que las fibras que surgen en el nivel del helicotrema conducirán información relacionada con las frecuencias altas (Popper & Fay, 1992; Moller, 2003; Plack, 2005). Estas fibras que surgen de diferentes regiones del Órgano de Corti se distribuyen en diferentes zonas del nervio auditivo; las fibras que se localizan en el centro del nervio conducen información relacionada con frecuencias bajas, mientras que las fibras localizadas en la periferia del nervio conducen información relacionada con las frecuencias altas.

Estas fibras que conforman el nervio auditivo (VIII par craneal) se dirigen hacia el tallo cerebral, en particular hacia el núcleo coclear localizado en el bulbo raquídeo, donde establecerán la primera sinapsis dentro del sistema nervioso central.

1.1.2 Núcleo coclear

El núcleo coclear es el primer relevo de la información auditiva; se encuentra en el tallo cerebral a nivel del bulbo raquídeo. Consta de tres componentes

principales: el núcleo coclear dorsal y los núcleos anterior-ventral y posterior-ventral (Kandel et al., 2000).

Al entrar al núcleo coclear, el nervio auditivo se divide en dos ramas, una posterior y una anterior. La rama posterior alcanza el área posterior-ventral y el área dorsal del núcleo, mientras que la rama anterior inerva la parte anterior del núcleo (figura 1.8).

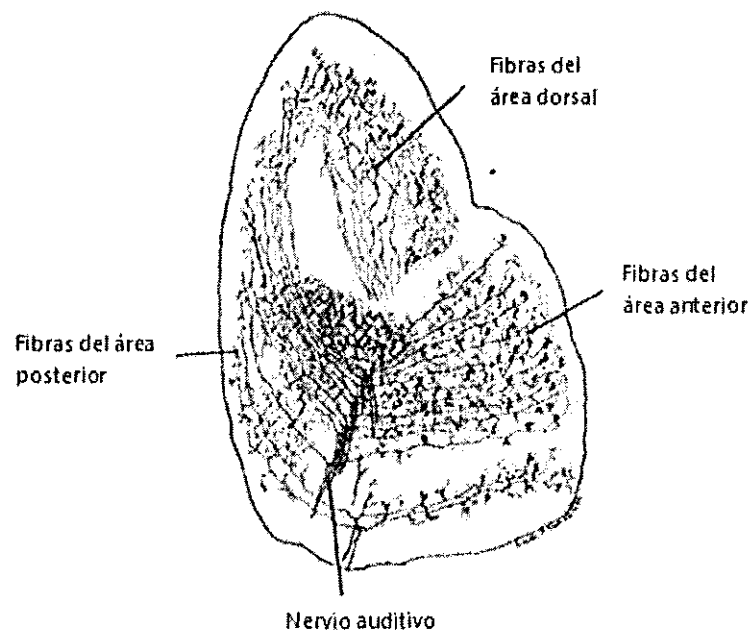


Figura 1.8. Distribución de las conexiones sinápticas del nervio auditivo dentro del núcleo coclear (adaptado de Velluti, 2008).

La organización tonotópica que se presenta tanto en la cóclea como en el nervio auditivo, se mantiene en el núcleo coclear. Las frecuencias bajas se distribuyen de manera rostral en las áreas posterior y anterior del núcleo, mientras que las frecuencias altas se encuentran mayormente distribuidas en su parte dorsal (Kandel et al., 2000). Esta ramificación del nervio auditivo sobre el

núcleo coclear representa la base anatómica más periférica del procesamiento en paralelo de la información auditiva (Møller, 2003).

Las neuronas del núcleo coclear reciben aferencias excitatorias (glutamatérgicas) provenientes del nervio auditivo del oído ipsilateral, sin embargo, también recibe aferencias inhibitorias (GABAérgicas y glicinérgicas) provenientes de centros superiores, como los núcleos de la oliva, los colículos superiores e incluso de la corteza auditiva (Huffman & Henson, 1990; Malmierca, 2004; Winer, Diehl & Larue, 2001; Weedman & Ryugo, 1996). Además, recibe proyecciones noradrenérgicas provenientes del locus coeruleus y proyecciones serotoninérgicas del núcleo del Rafé (Weedman & Ryugo, 1996).

Las neuronas del área anterior-ventral del núcleo coclear se proyectan al complejo superior de la oliva en forma ipsi y contralateral. Las neuronas de la parte dorsal envían sus proyecciones de manera ipsilateral hacia el lemnisco lateral y a los colículos inferiores (Velluti, 2008). Además las neuronas de la parte ventral del núcleo envían proyecciones glicinérgicas hacia el núcleo dorsal coclear contralateral (Doucet, Ross, Gillespie & Ryugo, 1999; Wenthold, 1987).

1.1.3 Complejo superior de la oliva

Este complejo se encuentra ubicado en la zona de la protuberancia en el tallo cerebral. Lo componen tres diferentes núcleos: los núcleos superiores de la oliva lateral, medial y el núcleo del cuerpo trapezoide.

Los núcleos lateral y medial de este complejo reciben proyecciones excitatorias glutamatergicas tanto ipsi como contralaterales provenientes de los

núcleos cocleares anterior y posterior. También recibe fibras GABAérgicas procedentes del complejo superior de la oliva contralateral (Wu & Kelly, 1992).

El procesamiento binaural de localización de los estímulos auditivos comienza en este complejo. La comparación de las señales ipsi y contralaterales, basada en el tiempo de llegada y la intensidad de la señal, permiten determinar la región del espacio de donde provienen los sonidos (Velluti, 2008).

Los tres núcleos también mantienen la disposición tonotópica procedente desde la cóclea. Al parecer las diferentes frecuencias se distribuyen entre los tres núcleos, sin embargo, el núcleo medial responde mejor ante frecuencias bajas (Sahley et al., 1997).

Las neuronas del complejo superior de la oliva envían fibras hacia los colículos inferiores, la formación reticular y a los lemniscos laterales (ipsi y contralateral).

1.1.4 El núcleo del lemnisco lateral

Este núcleo se encuentra en el tallo cerebral, específicamente en la protuberancia. Dentro del núcleo del lemnisco lateral se pueden encontrar dos sistemas: el sistema monoaural ventral (SMV) y el sistema binaural dorsal (SBD). Estos sistemas participan en el procesamiento de la información binaural y la localización de los sonidos.

El SMV consiste en un grupo de neuronas localizadas entre el complejo superior de la oliva y el SBD. Las neuronas de este sistema procesan las cualidades temporales de los estímulos auditivos. Recibe aferencias del núcleo

coclear y del complejo superior de la oliva, principalmente de información proveniente del oído contralateral.

El SBD se encuentra localizado en la parte dorsal del núcleo del lemnisco lateral, recibe información de la región ventral de los núcleos cocleares ipsi y contralaterales, así como también del núcleo superior de la oliva del lado ipsilateral. El hecho de que este núcleo recibe información binaural sugiere que participa en la localización de la fuente acústica.

También existen fibras que interconectan a ambos núcleos del lemnisco lateral de las cuales se sabe, a través de su morfología, que poseen funciones inhibitorias y que utilizan GABA como neurotransmisor (Oliver & Shneiderman, 1989; Malmierca & Merchán, véase en Velluti, 2008).

El SMV envía proyecciones de manera ipsilateral hacia el colículo inferior, mientras que el SBD envía proyecciones al colículo superior contralateral. La mayoría de estas fibras son GABAérgicas y se sugiere que están involucradas en la modulación de las respuestas neuronales excitatorias (glutamatergicas) en el colículo inferior (Zhan & Kelly, 2001; Velluti, 2008).

1.1.5 Colículo inferior

Los núcleos del colículo inferior (CI) se encuentran en el tallo cerebral, en la zona del mesencéfalo. Su estructura interna, está constituida por tres subnúcleos: central, externo y dorsal (Huffman & Henson, 1990).

Una de las principales funciones de esta compleja red sináptica es de servir como un centro de procesamiento e integración de la información

auditiva, además de ser un lugar donde fibras ascendentes y descendentes convergen (Malmierca, 2004; Velluti, 2008).

Los núcleos de los CI reciben proyecciones de un gran número de estructuras donde el procesamiento y la integración de la información auditiva ascendente se vuelve aún más complejo. El núcleo central de los CI recibe proyecciones contralaterales directas del núcleo coclear ventral y dorsal; también recibe proyecciones del núcleo coclear anterior de manera indirecta a través del complejo superior de la oliva. Algunas de estas proyecciones provienen del sistema medial de manera bilateral, mientras que las provenientes del sistema lateral del complejo olivar se mantienen ipsilaterales. Recibe también, proyecciones ipsilaterales y bilaterales de los tres núcleos del lemnisco lateral (Webster et al., 1996), además de aferencias del colículo inferior contralateral y aferencias noradrenérgicas procedentes del *locus coeruleus* (Velluti, 2008).

Aunque la mayoría de las células del colículo inferior responden a estímulos provenientes de ambos oídos, su respuesta cambia en función de la región particular del espacio en la que se presenta el estímulo, permitiendo la creación de un mapa auditivo del entorno (Popper & Fay, 1992; Velluti, 2008).

Oliver & Morest (1984) encontraron que la organización en capas que presenta este núcleo, está asociada con la distribución tonotópica que se presenta a lo largo de la vía sensorial auditiva. Las frecuencias bajas se distribuyen en el núcleo dorsal, mientras que las frecuencias altas se localizan en la región central ventral del núcleo (véase en Velluti, 2008).

Ambos núcleos del CI (izquierdo y derecho) mandan sus proyecciones de manera ipsilateral hacia el núcleo geniculado medial del tálamo. El núcleo central del CI es el que contribuye en mayor medida en esta vía e inerva la parte ventral del núcleo geniculado medial (Moller, 2003). Algunas de las proyecciones que alcanzan el núcleo geniculado medial son de naturaleza inhibitoria (Winer, Larue & Huang, 1999).

Estudios realizados en ratas han revelado la presencia de neuronas glutamatérgicas en esta región, además de la presencia de receptores glutamatergicos AMPA y NMDA. Existe evidencia, de que ambos receptores están involucrados en la generación de respuestas excitatorias en las regiones de los colículos inferiores y el núcleo dorsal del lemnisco lateral (véase en; Zhang & Kelly, 2001).

1.1.6 Núcleo geniculado medial

El núcleo geniculado medial (NGM) es la estructura que procesa la información auditiva en el tálamo. Es el último núcleo de relevo de la vía sensorial auditiva antes de llegar a la corteza auditiva.

El NGM está dividido en tres regiones: ventral, dorsal y lateral. Las tres regiones presentan diferencias funcionales y poseen una representación tonotópica. Las neuronas de las región ventral responden mejor a frecuencias bajas y medias, así como también a la dirección del movimiento del sonido, mientras que las neuronas de la región lateral dorsal responden

preferentemente a las frecuencias altas (Imig, & Morel, 1985; Webster et al., 1996).

Estudios realizados en gatos han podido demostrar que los núcleos que constituyen el geniculado medial tienen funciones diferentes. La zona ventral del núcleo es un importante relevo de información sensorial y recibe tanto información auditiva como visual, por otro lado, la región dorsal se encarga de integrar esta información sensorial atendiendo a las características de los estímulo y a los patrones espaciales y secuenciales de éstos (Morest, 1964). Un gran número de neuronas del geniculado medial responden a estímulos binaurales, lo cual sugiere una participación en la localización de los estímulos auditivos (Velluti, 2008).

La mayoría de las fibras ascendentes que llegan a este núcleo provienen del área central del colículo inferior ipsilateral y alcanzan la zona caudolateral, cerca de la zona ventral del NGM (Calford & Aitkin, 1983; Popper & Fay, 1992; Velluti, 2008). Estudios realizados en ratas han descubierto proyecciones directas provenientes de la región dorsal del núcleo coclear que inervan la zona medial del NGM (Malmierca, Merchán, Henkel & Oliver, 2002). También se han descubierto proyecciones GABAérgicas provenientes de los núcleos de los colículos superiores (Bartlett & Smith, 1999; Winer et al., 1999).

Los tres núcleos del NGM reciben proyecciones excitatorias (glutamatergicas) de las áreas corticales primarias y secundarias asociadas con el procesamiento de la información auditiva (Bartlett & Smith, 1999). Algunas proyecciones de la corteza alcanzan a los núcleos reticulares del tálamo, los

cuales establecen conexiones reciprocas con el NGM. Se ha propuesto que estas conexiones participan en la recepci3n de informaci3n auditiva en el NGM y en modular el paso de esta informaci3n hacia la corteza auditiva (Crick, 1984).

Estudios realizados en rata se~alan que las regiones ventral y medial del NGM envían sus proyecciones hacia el área Te1 en la corteza auditiva primaria. La regi3n ventral del NGM envía sus proyecciones directamente hacia las capas III y IV de la corteza auditiva primaria (Winner, Sally, Laure & Kelly, 1998).

1.1.7 Corteza auditiva primaria

En el humano la corteza auditiva (CA) se localiza en el plano temporal superior dentro de la fisura lateral del l3bullo temporal, en el área de Heschl (figura 1.12).

La corteza auditiva primaria posee un mapa tonot3pico, rodeado por áreas en las que esta representaci3n es menos evidente. En las regiones que presentan el mapa, las neuronas que responden a frecuencias altas se muestran en la regi3n caudomedial, mientras que aquellas que responden a frecuencias bajas se muestran en la regi3n rostralateral. (Webster et al., 1996).

La mayor parte de las neuronas de la corteza auditiva primaria responden a la estimulaci3n de ambos oídos, aunque sus sensibilidades no son siempre idénticas. Existen otras neuronas que sólo se activan con estimulaci3n homolateral (Moller, 2003; Velluti, 2008). Algunas de las neuronas de la corteza auditiva primaria responden preferencialmente a cambios en la tonalidad de los estímulos auditivos (Plack, 2005). La selectividad de las neuronas corticales a las distintas características de los estímulos auditivos, reflejan que el procesamiento

de las distintas cualidades de los estímulos ocurre en distintas etapas. De esta manera, en algún lugar fuera de la corteza auditiva primaria, probablemente en los lóbulos temporal y parietal, la señal auditiva es finalmente identificada (Plack, 2005).

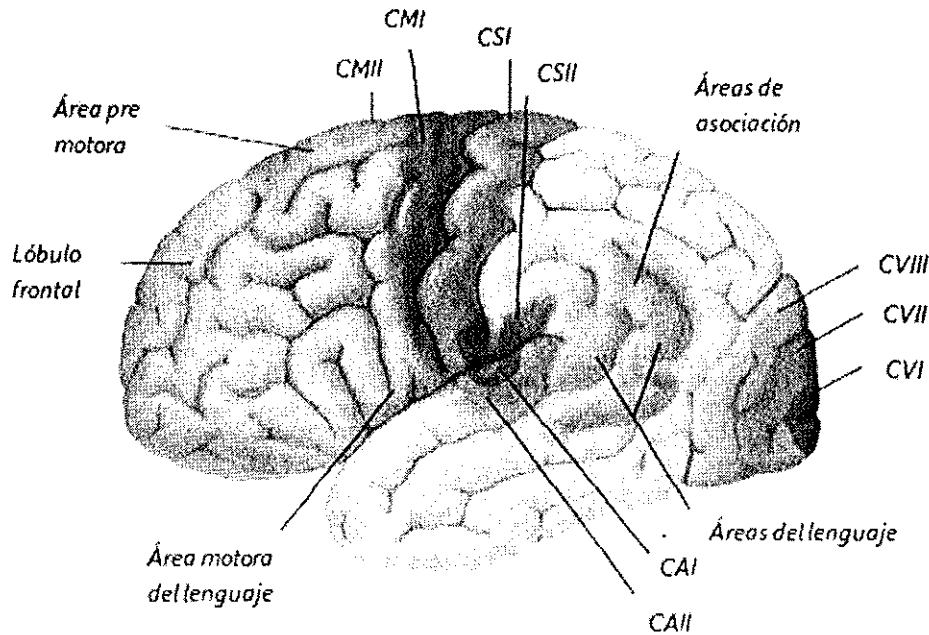


Figura 1.12. Vista lateral del cerebro. Se observan las diferentes áreas especializadas que componen la corteza cerebral. CAI: corteza auditiva primaria, CAII corteza auditiva secundaria, CMI: corteza motora primaria, CMII corteza motora secundaria, CSI: corteza sensorial primaria, CSII: corteza sensorial secundaria, CVI: corteza visual primaria, CVII: corteza visual secundaria, CVIII: corteza visual terciaria (adaptado de: Netter et al., 2002).

Winer (2001), describe en el gato las proyecciones del núcleo geniculado medial del tálamo hacia las regiones primarias y secundarias de la corteza auditiva. Existe una extensa interconexión de fibras entre la región ventral y la parte ovoide del NGM y la corteza auditiva primaria, aunque también existen algunas fibras que conectan esta área de la corteza con la región dorsal del NGM. Las proyecciones de la corteza auditiva secundaria hacia la zona ventral del NGM son escasas y difusas, a excepción de la parte ovoide y de la zona

dorsal del núcleo talámico, donde las interconexiones son más numerosas. La corteza auditiva secundaria también tiene abundantes conexiones con el núcleo supragenículado y el núcleo dorsal del tálamo.

1.1.8 Otras aferencias

La vía auditiva, en sus distintos núcleos de relevo, recibe proyecciones de otras estructuras ajenas a la vía, tal es el caso de las aferencias que surgen del hipocampo. Éstas tienen su origen en las regiones CAI y CAII. Desde la región CAI descienden fibras hacia los núcleos dorsal, central y lateral del CI ipsilateral; las fibras que provienen de la región CAII se dirigen bilateralmente hacia el núcleo lateral, el tegmento colicular y la zona dorsal de los CI (Winer et al., 1998).

Algunas de estas proyecciones cumplen funciones excitatorias, a través de sinapsis glutamatérgicas y/o aspartatérgicas (Feliciano & Potashner, 1996).

Una proyección particularmente importante es la que proviene de la formación reticular mesencefálica y llega a varios núcleos de la vía sensorial auditiva, como el núcleo coclear dorsal, el colículo inferior, el núcleo geniculado medial y la corteza auditiva primaria. González-Lima y Scheich (1984, 1985), mediante el método de autoradiografía, evaluaron la captación de 2-deoxiglucosa (2-DG) en diferentes regiones de la vía auditiva, observando un incremento en el nivel de captación de 2-DG asociado a la estimulación de la formación reticular mesencefálica. Este incremento en el nivel de activación incluso fue mayor que el que se presentaba después de la aplicación de

estímulos auditivos. El núcleo coclear dorsal fue el que presentó el mayor nivel de activación asociado a la estimulación de la formación reticular, sin embargo, también se observó un incremento en el colículo inferior, en el núcleo geniculado medial y en la corteza auditiva.

1.2. Sistema eferente auditivo

Se ha propuesto que el sistema eferente auditivo pudiera estar implicado en diversas funciones incluyendo la atención, el filtraje de información ascendente, la modulación de la selectividad por frecuencia e intensidad, la localización espacial y la protección de la periferia auditiva (Yantis, 2002).

Previamente hemos descrito vías descendentes en cada uno de los núcleos de relevo de la vía auditiva. La figura 1.13 muestra un diagrama de las vías y las estaciones más importantes del sistema eferente auditivo (Velluti, 2008).

1.2.1 Eferencias de la corteza auditiva

Las eferencias de la corteza auditiva provienen principalmente de la corteza auditiva primaria, en las capas V y VI (Delano, 2005). Estudios anatómicos evidencian dos sistemas eferentes corticales: uno que proyecta directamente sobre el núcleo reticular y el geniculado medial del tálamo, y otro con una distribución más amplia, proyectándose hacia los colículos superiores, el estriado y la región pontina lateral, abarcando al núcleo coclear y a las neuronas del complejo olivar.

Sauerland et al. (1972) reportaron que la estimulación eléctrica de la corteza auditiva primaria producía una activación presináptica en las neuronas del núcleo geniculado medial del tálamo, modulando la entrada de información hacia la corteza auditiva (Velluti, 2008). Por otra parte, estudios de inyección de trazadores neuronales retrógrados en ratas demuestran que la zona rostral del área Te1 en la corteza auditiva primaria y la zona dorsal Te2D en la corteza temporal envían proyecciones excitatorias hacia la región medial del núcleo ventral del NGM, mientras que el área dorsal de éste mismo núcleo, recibe proyecciones excitatorias provenientes de la zona caudal y rostro-ventral del área Te1. Estas áreas también envían fibras colaterales inhibitorias hacia las zonas dorsal y ventral de los núcleos reticulares talámicos (Kimura, Okamoto & Tamai, 2005).

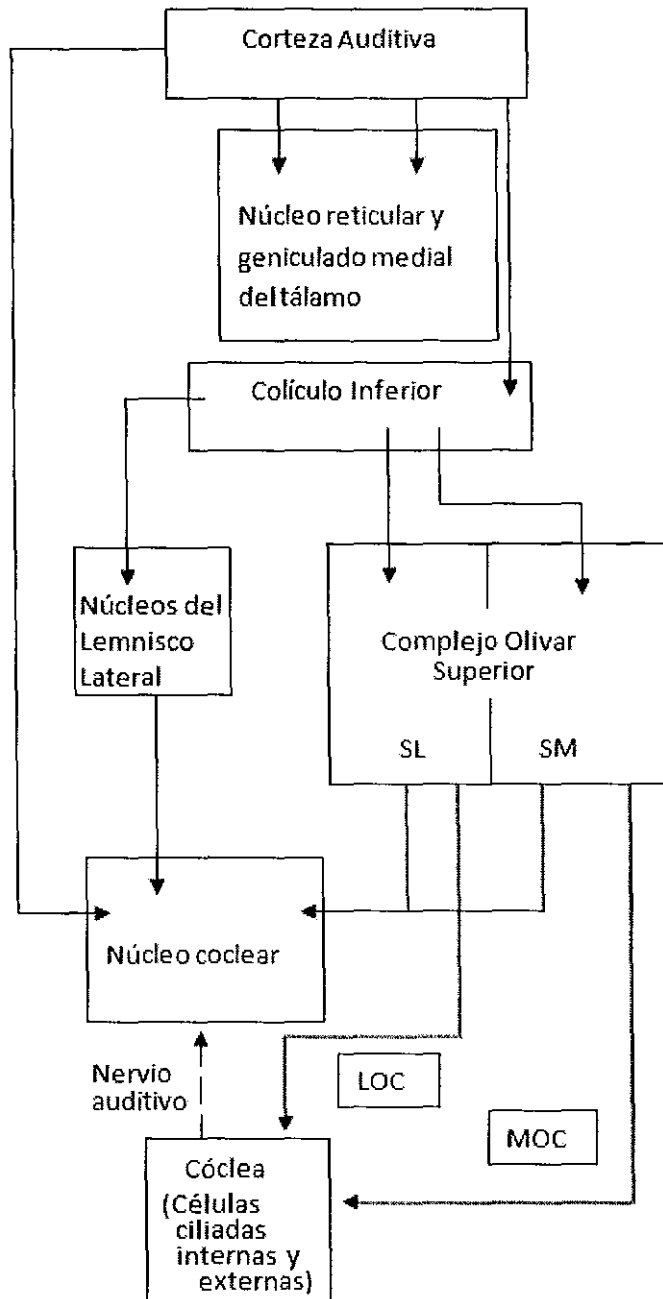


Figura 1.13. Sistema eferente auditivo. SL: sistema lateral; SM; sistema medial, LOC: haz olivo-coclear lateral, MOC: haz olivo-coclear medial (adaptado de Velluti, 2008).

Estudios en ratas, describen fibras que se originan en la corteza auditiva y que se proyectan de manera ipsilateral al complejo superior de la oliva, a través del lemnisco lateral y directamente a las zonas ventral y dorsal del núcleo coclear a través de sinapsis colinérgicas (Sahley et al., 1997; Weedman &

Ryugo, 1996), permitiéndole al SNC el control de las funciones de la cóclea y del nervio auditivo.

1.2.2. Eferencias del núcleo geniculado medial

Desde el núcleo geniculado medial no existen vías descritas a otras estructuras subcorticales y se cree que éste formaría un circuito cerrado corteza-tálamo-corteza, sin embargo el NGM recibe fibras provenientes de otros núcleos tálamicos, como el núcleo reticular (Delano, 2005; Yantis 2002).

1.2.2 Eferencias del colículo inferior

Este núcleo posee múltiples conexiones con la corteza cerebral, las cuales permiten el procesamiento en paralelo de la información auditiva. Además, se ha reportado la presencia de una gran cantidad de conexiones recíprocas entre el hipotálamo y los colículos superiores que están implicados en el control del tono muscular y las respuestas de alerta (Winer, 2005; Winer, 2006, en Velluti, 2008).

Algunas fibras provenientes del colículo inferior (CI) descienden hacia el núcleo coclear a través del núcleo de la oliva superior. Las fibras colículo-olivares se originan en la capa 3 del CI y en la parte adyacente del núcleo central del CI y alcanzan las zonas rostrales y ventro-mediales de la región periolivar, mayormente en el núcleo ventral del cuerpo trapezoide y en el núcleo antero-ventral peri olivar ipsilateral. Estas eferencias provenientes del CI que hacen contacto con la región periolivar se proyectan bilateralmente hacia los núcleos cocleares. Esta vía indirecta proveniente del CI regula el

procesamiento de la información auditiva e influye en el procesamiento bilateral que se lleva a cabo en el núcleo coclear. Esta es una vía proveniente de regiones superiores que modula el procesamiento inicial de la información auditiva (Schfield & Cant, 1999).

1.2.3 *El sistema olivo-coclear*

Este sistema contiene por lo menos dos tipos de poblaciones celulares que constituyen el enlace adecuado para las proyecciones más periféricas del sistema eferente. Un conjunto de estas células dan origen al haz olivo-coclear, el cuál inerva directamente a las células ciliadas de la cóclea a través de sinapsis GABAérgicas, mientras que el otro conjunto celular se localiza en la parte ventral del núcleo coclear. De esta manera se puede generar una intercomunicación entre las estructuras corticales superiores con las regiones más periféricas del sistema eferente (Faye-Lund, 1986; Weedman & Ryugo, 1996; Velluti, 2008).

Las neuronas eferentes del haz olivo-coclear se originan en el tallo cerebral, en la zona dorsal y ventral del complejo de la oliva superior. Estas fibras eferentes se dividen en 2 sistemas: el sistema medial, cuyas neuronas se localizan en la región medial de los núcleos superiores de la oliva y envían fibras hacia las células ciliadas externas; y el sistema lateral, que comprende neuronas localizadas en la periferia de la oliva superior lateral (ipsi y contralateral) que hacen sinapsis con las células ciliadas internas (Delano, 2005; Velluti, 2008).

Galambos (en Velluti, 2008), demostró que en ratas, la estimulación de las fibras eferentes del haz olivo-coclear bloqueaba o producía una reducción en la amplitud de los potenciales del nervio auditivo los cuales pueden ser registrados colocando un electrodo en la ventana oval de la cóclea. La reducción en la amplitud dependía de la intensidad de la estimulación eléctrica.

Guinan y Gifford (1988), demostraron que las fibras eferentes provenientes del núcleo superior de la oliva medial en gatos, pueden modular la información procedente de las fibras del nervio auditivo dependiendo de sus características: rango de frecuencias, nivel de activación y disparos espontáneos (Hirschhorn & Michie, 1990).

La acetilcolina (ACh) es el principal neurotransmisor utilizado por los sistemas medial y lateral olivo-coclear, aunque se ha sugerido que las fibras de este sistema co-liberan otros neurotransmisores y neuromoduladores como: GABA, dopamina, encefalina y calcitonina (Delano, 2005).

1.2.4 Otras eferencias

Algunos de los núcleos que constituyen a la vía sensorial auditiva envían fibras a otras regiones cerebrales, como la formación reticular y el cerebelo.

La formación reticular.- Esta región recibe fibras colaterales de las vías sensoriales auditivas provenientes de los núcleos del lemnisco lateral. Desde un punto de vista funcional, la activación de la formación reticular, producida por las aferencias de los núcleos de relevo de la vía auditiva, ejerce un incremento en el estado de alerta.

Cerebelo.- Esta estructura también recibe colaterales del sistema auditivo, provenientes del colículo inferior, las cuales permiten la coordinación de los movimientos de la cabeza para lograr una orientación adecuada hacia las fuentes de estimulación. También se ha propuesto que pudieran participar en procesos de aprendizaje espacial (Velluti, 2008).

2. Teorías de la atención

La atención es un proceso multifactorial que abarca un gran número de subprocesos. Una primera distinción sería diferenciar entre el estado de alerta y la atención selectiva. El primero determina la capacidad de responder a los estímulos ambientales. Mientras que la atención selectiva está asociada con la detección de señales del medio y la orientación hacia los eventos sensoriales (Posner, 1990).

2.1 Teorías de la atención selectiva

Se ha propuesto que la atención selectiva permite la selección y procesamiento de los estímulos relevantes y se ha sugerido que trabaja en base en un filtro que permite la selección de la información (Broadbent, 1958). Se ha sugerido que en alguna etapa del procesamiento sensorial ocurre una selección de la información relevante y/o una atenuación de la información irrelevante, en función de las necesidades del individuo. Así, se han desarrollado varias teorías que tratan de explicar en qué etapa del procesamiento se lleva a cabo el filtraje de la información.

2.1.1. Teoría del filtro temprano

Según Broadbent (1958), el filtraje opera en las primeras etapas del procesamiento sensorial, esto es, en los primeros relevos de la vía sensorial o incluso a nivel de los receptores sensoriales (figura 2.1A). Funciona con base en las características físicas del estímulo (intensidad, duración, localización espacial, etc.) y permite procesar los estímulos relevantes para el individuo, logrando que el resto de la información no sea accesible a los sistemas de procesamiento.

Existen diversos estudios electrofisiológicos que han aportado datos en favor de esta teoría, los cuales serán abordados en un siguiente apartado.

2.1.2. Teoría del filtro tardío

En 1963, Deutsch y Deutsch propusieron que el filtraje se produce en niveles tardíos del procesamiento de la información; después de que se realizó el análisis completo de las características físicas del estímulo. Propusieron que el filtro actuaba durante procesos cognoscitivos más complejos, como la toma de decisiones y procesos de respuesta, y no durante procesos que involucran la extracción de la información sensorial. Así pues, la información sensorial sería analizada completamente en los diferentes niveles de la vía sensorial y la selección ocurrirá en una etapa tardía del procesamiento, esto es, en las áreas de asociación sensorial o en regiones implicadas en los mecanismos de respuesta del individuo (figura 2.1B).

2.1.3. Teoría de la selección de información en varios niveles

Tiempo después, Treisman (1964) propuso que la selección de la información relevante pudiera estar ocurriendo en varios niveles. La activación de cada uno de los sistemas de filtraje dependerían del tipo de tarea y los requerimientos del procesamiento que ésta impondría al sujeto. Ante condiciones de fácil discriminación, el filtro pudiera basarse en las características físicas del estímulo, mientras que en condiciones de mayor demanda el significado de los estímulos determinaría la selección de la información (figura 2.1C).

Esta propuesta sostiene que los estímulos no atendidos son atenuados a lo largo de la vía de procesamiento sensorial. De este modo, la localización del filtro es flexible y el nivel en el cual opere va a depender tanto de la modalidad sensorial, como de las características físicas de los estímulos y del tipo de procesamiento que se requiera.

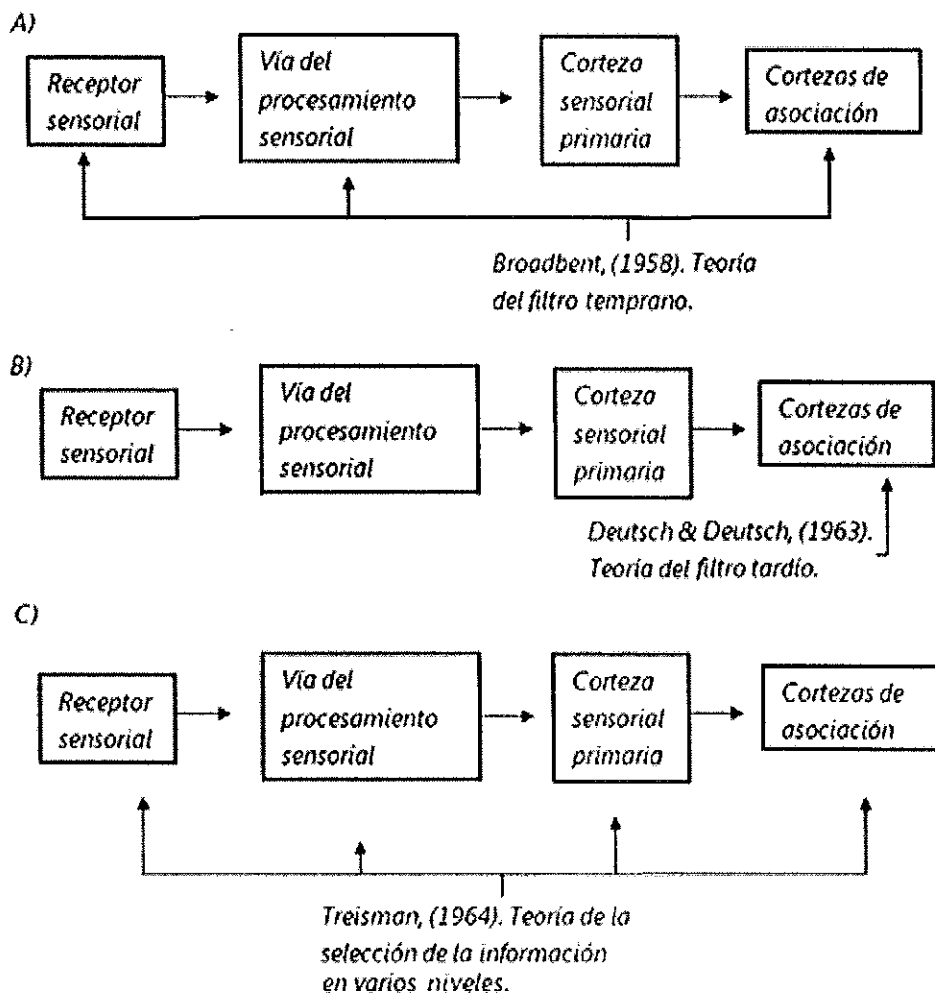


Figura 2.1. Se muestran las etapas en donde pudiera presentarse la selección de la información relevante.

3. Atención selectiva: Evidencias electrofisiológicas

En diversas investigaciones se han aplicado técnicas electrofisiológicas con el objetivo de evaluar las teorías del filtro que han sido propuestas. La mayoría de los trabajos se han enfocado en la selección de información en las modalidades visual o auditiva.

En algunos trabajos se han estudiado los mecanismos de atención intermodal utilizando tareas en las que se presentan estímulos visuales y auditivos en forma simultánea, y se les pide a los participantes que atiendan a

los estímulos de una de las modalidades. Sin embargo, en la mayoría de los trabajos se ha hecho énfasis en los procesos de selección intramodal, a través del empleo de tareas en las cuales los participantes deben seleccionar, entre diversos estímulos pertenecientes a la misma modalidad sensorial, aquellos que posean ciertas cualidades, como la tonalidad, la duración, la forma, el color o la localización espacial.

En virtud de que los procesos neurales asociados con la atención selectiva pueden manifestarse en etapas muy tempranas del procesamiento de información, las técnicas electrofisiológicas, que poseen una resolución temporal en el orden de milisegundos, han sido sumamente útiles para revelar los mecanismos implicados en la selección de la información.

Dentro de las técnicas electrofisiológicas que han sido utilizadas para el estudio de los mecanismos cerebrales de la atención destacan: el registro de la actividad unitaria, las respuestas otoacústicas y el registro de los potenciales relacionados con eventos (PREs). Estos últimos reflejan los cambios en la actividad eléctrica cerebral producidos por la activación de redes neuronales asociadas con el procesamiento de ciertas características de los estímulos, algún evento cognoscitivo o ante la preparación y ejecución motora.

Los PREs se conforman de una secuencia de ondas, de polaridad positiva y negativa que se manifiestan en distinta latencia a partir de la ocurrencia de un evento. Considerando el momento en el que se presentan, los componentes de los PREs producidos por la presentación de estímulos auditivos se clasifican en potenciales auditivos del tallo cerebral, componentes de latencia media y

componentes de latencia tardía. La figura 3.1 muestra un ejemplo de los componentes que conforman los potenciales auditivos.

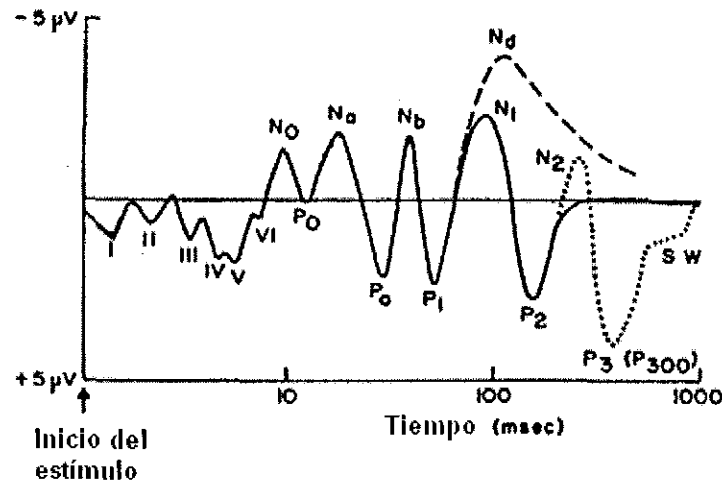


Figura 3.1 Componentes de los potenciales relacionados con eventos producto de la presentación de estímulos auditivos (Kutas & Hillyard, 1980).

En virtud de que estos componentes reflejan el flujo de información en la vía sensorial primaria, resultan adecuados para evaluar la hipótesis de la selección temprana de la información sensorial.

3.1 Evidencia de la selección temprana

Oatman (1976), realizó estudios en gatos anestesiados registrando las respuestas eléctricas en la ventana oval de la cóclea, así como también en el núcleo coclear y la corteza auditiva, producidas por clicks de diferente intensidad presentados durante periodos de atención visual. El estímulo irrelevante (click) fue presentado a intervalos regulares antes, durante y después de la presentación de una tarea de discriminación visual (estímulo relevante) con el objetivo de correlacionar las respuestas eléctricas con diferentes estados atencionales del animal. El autor observó un decremento en la amplitud de la respuesta eléctrica

durante la tarea de discriminación visual, comparada con los periodos control, donde no se presentó el estímulo visual. También, observó que el decremento en la amplitud resultó más notorio ante estímulos auditivos de baja intensidad, sugiriendo que los mecanismos de selección son influenciados por las características físicas de los estímulos.

Oatman (1976) propuso que el mecanismo supresor de la información auditiva irrelevante, es mediado por el haz olivo-coclear, el cual ejerce una influencia inhibitoria en las etapas tempranas del procesamiento de la información auditiva, apoyando así la idea de la modulación o atenuación de la información sensorial auditiva en niveles tempranos del procesamiento.

Otra estrategia experimental que apoya la idea del control central de la transmisión aferente es el registro de las emisiones otoacústicas, que son sonidos generados por la cóclea después de la presentación de estímulos auditivos. Se ha propuesto que estos sonidos son producidos por el movimiento de los cilios de las células ciliadas externas. Estos sonidos pueden ser registrados a través de un micrófono pequeño que se coloca en el pabellón auricular (Kemp, 1997).

Una serie de experimentos demuestran la influencia de las vías eferentes sobre la generación de las emisiones otoacústicas. Estas respuestas se han registrado durante tareas de atención selectiva, encontrándose que la respuesta otoacústica producida por estímulos atendidos es mayor que la producida por estímulos no atendidos (Meric & Collet, 1993; Puel et al., 1978). Estos datos demuestran que desde el nivel de las células receptoras de la cóclea se pudiera

estar ejerciendo una modulación de las respuestas sensoriales asociada con los procesos de atención. Esta influencia moduladora a nivel del receptor tendría como sustento anatómico el haz olivo-coclear.

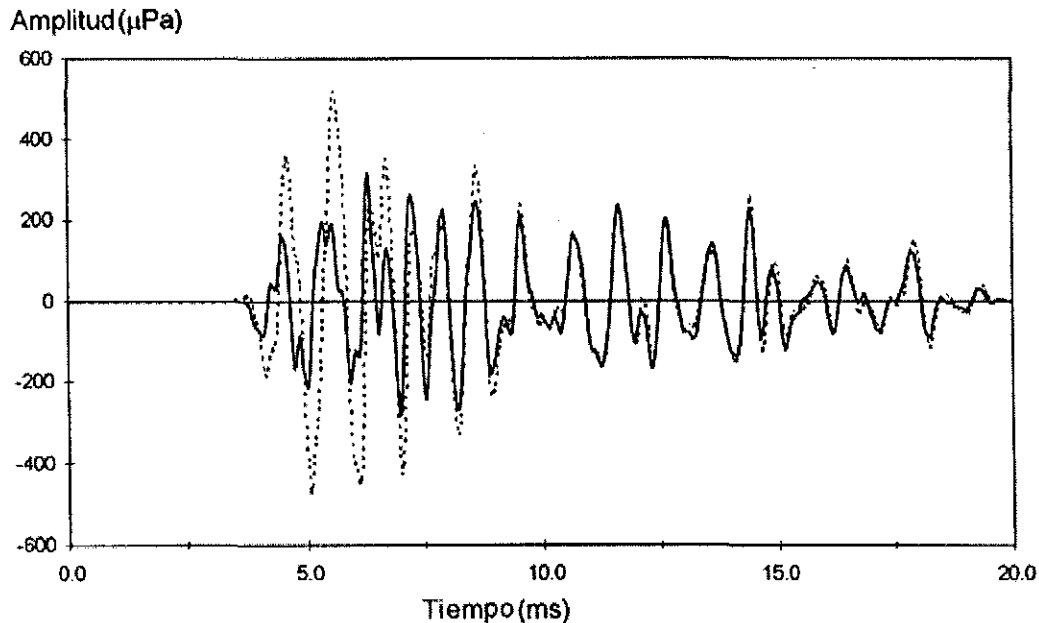


Figura 3.3. Respuesta otoacústica registrada en el pabellón auditivo ante la condición de atención auditiva (línea punteada) y no-atención (línea continua) (Perrot et al., 1999).

Es posible también, que la información sensorial auditiva, además de ser modulada en el órgano receptor, también pudiera ser modulada en los distintos relevos de la vía sensorial auditiva.

Para evaluar experimentalmente esta posibilidad se han registrados los potenciales auditivos del tallo cerebral (PATC), los cuales son generados dentro de los primeros 10 milisegundos después de la presentación de un estímulo. Los PATC están constituidos por 5 componentes de polaridad positiva, que se consideran exógenos debido a que se modifican en función de las cualidades del estímulo, por ejemplo, se ha visto que la amplitud de estos componentes aumenta en función de la intensidad del estímulo auditivo.

Se ha propuesto que estos componentes se generan por la activación secuencial de los distintos relevos de la vía sensorial auditiva. El componente I se asocia con la activación del nervio auditivo; el componente II se origina por la activación del núcleo coclear y del complejo superior de la oliva; el componente III refleja la activación de las fibras que interconectan al complejo superior de la oliva con el colículo inferior, mientras que los componentes IV y V reflejan la activación de las fibras que se originan en el colículo superior y alcanzan el núcleo geniculado lateral medial en el tálamo. La figura 3.2 muestra un trazo de los PATC así como los núcleos donde se generan cada uno de sus componentes.

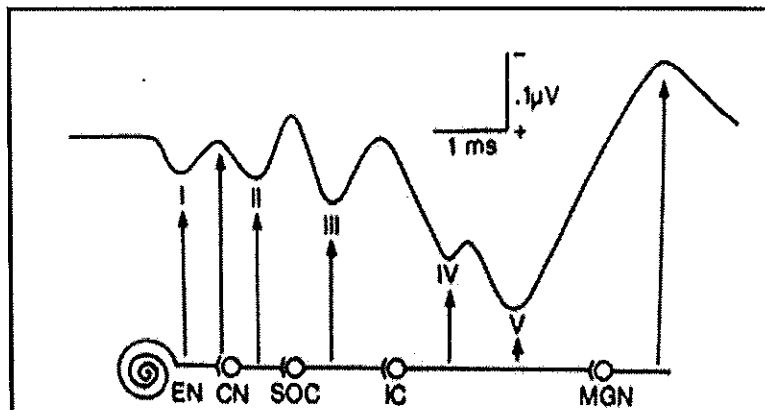


Figura 3.2. Componentes de los PATC producidos por un estímulo auditivo y sus núcleos generadores en el tallo cerebral (EN; nervio auditivo, CN; núcleo coclear, SOC, complejo superior de la oliva, IC; colículo inferior, MNG; núcleo geniculado medial del tálamo).

En virtud de que estos componentes reflejan el flujo de información en la vía sensorial primaria, resultan adecuados para evaluar la hipótesis de la selección temprana de la información sensorial durante tareas que requieren de la atención selectiva. En varios estudios se han reportado cambios en estos componentes durante tareas de atención selectiva.

Lukas (1980) realizó un estudio en el que presentó estímulos auditivos (tonos de 1 kHz, 50dB SL) en dos condiciones: en la condición de atención auditiva se le pidió a los participantes que atendieran a los estímulos auditivos, mientras que en la tarea de atención visual a los participantes se les presentó una serie de 5 letras (O, P, Q, R y S) en una pantalla, y se les pidió que contaran el número de veces que se presentaba la letra Q. Durante la ejecución de la tarea de atención visual a los participantes también se les presentaron los mismos estímulos auditivos que los que se aplicaron en la condición de atención auditiva y se registraron los PATC en las dos condiciones. Se encontró que cuando los participantes atendían a la tarea visual se presentó una reducción en la amplitud y un incremento en la latencia del componente V de los PATC, concluyendo que los estímulos auditivos, que eran irrelevantes para el participante cuando éste estaba ejecutando la tarea de atención visual, fueron atenuados en una etapa temprana del procesamiento.

Brix (1984), también se interesó en observar los efectos de la atención sobre los PATC. Este autor evaluó los cambios en la latencia de los 5 componentes de los PATC en tres condiciones experimentales: 1) cuando los participantes atendían a los estímulos auditivos, 2) en una condición en la que se les pidió que ignoraran los estímulos auditivos y, 3) presentándole estímulos auditivos cuando los participantes realizaban una tarea de atención visual, que consistió en la lectura de un diario. Se encontró una disminución en el intervalo entre los componentes I y V de los PATC cuando los participantes atendían a los estímulos auditivos, en comparación con las otras condiciones.

Estos resultados sugieren que cuando la atención es dirigida hacia los estímulos auditivos, se produce una facilitación en el procesamiento de la información auditiva, que se refleja en la velocidad con la que la información se transfiere desde el nervio auditivo (componente I) hasta el colículo inferior (componente V), en cambio, cuando la atención se dirigió hacia otra modalidad sensorial, en estos casos hacia los estímulos visuales, se produjo una atenuación en la transferencia de la información auditiva.

Estos resultados apoyan la idea propuesta por Hernández-Peón (1956) quien sugirió la existencia de un "control central de la transmisión aferente". Este autor realizó estudios en gatos, a los cuales les implantaron electrodos en el núcleo coclear dorsal (primer relevo de la vía auditiva) y registró las respuestas eléctricas ante estímulos auditivos durante un estado de reposo y mientras los animales atendían a estímulos de diversas modalidades (visual, olfativa y somatosensorial); encontrando que las respuestas eléctricas producidas por los estímulos auditivos disminuían significativamente en su amplitud cuando los animales atendían a los estímulos distractores (Hernández-Peón, Scherrer & Jouvét, 1956).

Por otro lado, existen estudios donde no se han observado efectos de la atención sobre el procesamiento temprano de la información auditiva. Collet y Duclaux (1986) evaluaron el efecto de la ejecución de operaciones aritméticas sobre los componentes de los PATC producidos por estímulos auditivos no asociados con la tarea. No encontraron diferencias significativas en la amplitud ni en la latencia de ninguno de los 5 componentes respecto a una condición en

la cual los participantes debían atender sólo a los estímulos auditivos presentados.

Otro trabajo en el que no se encontraron cambios en los PATC asociados con la atención selectiva fue el realizado por Gregory, Heath & Rosember (1989), quienes evaluaron los efectos de atención sobre los PATC ante tareas de atención visual y auditiva. La tarea auditiva consistió en la presentación de un tren de estímulos de 8 kHz, de dos segundos de duración, con intervalos aleatorizados de 2 a 30 segundos, a una intensidad de 70dBSL. A los participantes se les pidió que contaran el número de trenes que les presentaron. En la condición de atención visual se empleó una tarea que demandaba altos niveles atencionales, la cual consistió en una serie de símbolos presentados aleatoriamente en uno de los 4 cuadrantes en que se dividió la pantalla. Los símbolos fueron cuadrados, círculos y triángulos, dibujados en color rojo, amarillo o verde. A los participantes se les pidió que contaran el número de veces que apareciera un determinado tipo de estímulo, por ejemplo, el círculo rojo. En este estudio no se presentaron cambios en la latencia de los componentes de los PATC, ni en el intervalo entre éstos, entre las condiciones de atención auditiva y visual, descartando la hipótesis de la selección temprana de la información.

En otros estudios se ha evaluado la atención temprana intermodal empleando el registro de los componentes auditivos de latencia media (No, Na, Nb, Po y Pa). Estos componentes se presentan en el rango de latencia entre 10 y 50 milisegundos posteriores a la presentación de un estímulo auditivo, y se ha

propuesto que se generan en distintas regiones de la corteza auditiva (primaria y secundaria). En estos estudios se han empleado tareas de escucha dicótica en las cuales se le presentan a los participantes estímulos en forma independiente en cada uno de los oídos. Los estímulos se presentan en forma aleatoria en cada oído, con intervalos interestímulo cortos (120 a 320 msec.) y se les pide que opriman un botón cuando detecten un estímulo prueba que aparece en forma ocasional en uno de los oídos. Se ha reportado que los estímulos presentados en el oído atendido muestran un incremento en su amplitud durante la ejecución de esta tarea (Woldorff, Hansen & Hillyard, 1987) sugiriendo que la selección de la información pudiera presentarse en la corteza sensorial primaria.

Otra evidencia acerca del posible filtraje de la información auditiva fue aportada por el trabajo de Lukas (1981), quien aplicó una tarea auditiva en la cual los participantes debían discriminar dos tonos de distinta frecuencia, encontrando que el estímulo no prueba o estándar generó una respuesta de menor amplitud lo cual fue interpretado como evidencia de la acción de una inhibición intramodal a través de un mecanismo inhibitorio específico a las frecuencias. Hay evidencias de que la estructura y la intrincada inervación de la cóclea, contiene los elementos fisiológicos necesarios que posibilitan este tipo de inhibición intramodal (Lukas, 1981). Por ejemplo, la selectividad para las distintas frecuencias del espectro acústico que presenta la membrana basilar y las células ciliadas, también se observa en las fibras del nervio auditivo (Popper & Fay, 1992; Moller, 2003; Plack, 2005), también existe evidencia experimental que indica que las células ciliadas externas pueden alterar las propiedades

mecánicas de la membrana basilar e influir en el ambiente eléctrico de las células ciliadas internas lo cual permite una modulación de la información auditiva a través de eferencias que alcanzan el Órgano de Corti (Siegal & Kim, 1982, Carlier & Pujol, 1982, Bonfils et al., 1986, Liberman & Brown, 1986, Liberman, 1988, Guinan & Gifford, 1988; véase una revisión en Hirschhorn & Michie, 1990).

Además, las células ciliadas externas se encuentran mayormente innervadas por fibras eferentes que provienen del haz olivo-coclear que se cree tienen una función inhibitoria (Popper & Fay, 1992).

Estudios realizados en gatos han demostrado que las fibras eferentes provenientes del núcleo de la oliva superior medial pueden modular la información provenientes de las fibras del nervio auditivo (Guinian & Gifford, 1988). Por otro lado, también se ha demostrado que las fibras eferentes y aferentes que tienen la misma característica de frecuencia se encuentran localizadas en la misma región dentro de la cóclea. Esto apoya la idea de una inhibición intramodal de frecuencias específicas a un nivel cóclear (Liberman & Brown, 1986).

Estos cambios mediados por las fibras eferentes dentro de la cóclea, se han evaluado en estudios experimentales en gatos en quienes se han registrado potenciales de acción compuestos en la cóclea antes y después de la estimulación de las fibras eferentes olivo-cocleares y se ha encontrado una reducción en la amplitud del componente I de los PATC. La magnitud de la estimulación de las fibras eferentes produjo reducciones en la amplitud equivalentes a una reducción en el nivel de la presión del sonido de 25 dB, 20

dB y 8dB (Klinke & Galley, 1974; Dewson, 1967; véase en Hirschhorn & Michie, 1990).

En la modalidad visual también se han reportado efectos de la atención en etapas tempranas del procesamiento. Mangun & Hillyard (1990), registraron los potenciales eléctricos cerebrales en las regiones occipitales durante una prueba de atención visual-espacial. Los estímulos visuales consistieron en barras verticales que se proyectaban de manera aleatoria en el campo visual derecho e izquierdo, a una tasa de 2 a 3 estímulos por segundo. Los participantes debían mantener su vista en un punto de fijación colocado en el centro de la pantalla y atender solamente a los estímulos presentados en uno de los dos campos visuales (derecho o izquierdo). A los participantes se les pidió que emitieran una respuesta cuando detectaran un estímulo prueba en el campo visual atendido. El estímulo prueba consistió en una barra vertical de menor tamaño que se presentaba con una baja probabilidad ($p=0.10$). Cuando se compararon los potenciales registrados en uno de los hemisferios cerebrales (por ejemplo O2) producidos por la presentación de estímulos en el campo visual contralateral (en el caso del ejemplo, el campo visual izquierdo), cuando los sujetos atendían a esa región espacial, con los potenciales producidos por el mismo estímulo pero cuando los participantes atendían al campo visual contralateral (el campo visual izquierdo), se encontró que los estímulos atendidos producían un incremento en la amplitud de los componentes P1, N1, P2 y N2 (figura 3.4).

El análisis de fuentes de corriente sugiere que los generadores del componente P1 se localizan en una región cercana a la corteza visual primaria (V1). Estos resultados apoyan la idea de un proceso de selección temprana de la información relevante, basado en ciertas características del estímulo como, por ejemplo, la localización espacial. Esta selección ocurre antes de que la totalidad de los atributos del estímulo hayan sido procesados y se cree que forma parte de un procesamiento temprano de la información visual (Mangun & Hillyard, 1990).

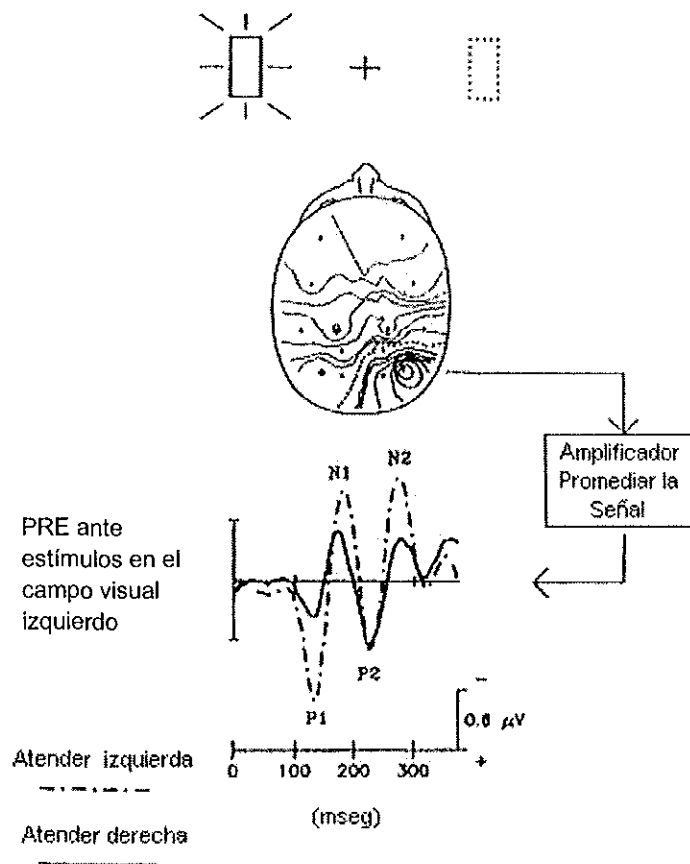


Figura 3.4. Componentes de los PRE registrados en O2, ante estímulos presentados en el campo visual izquierdo, durante la ejecución de una tarea de atención visual-espacial. En una de las condiciones experimentales, a los participantes se les dio la instrucción de atender a los estímulos presentados en el campo visual izquierdo y posteriormente, que atendieran a los estímulos presentados en el campo visual derecho. Cuando los participantes atendían los estímulos presentados en el lado atendido (izquierdo) se presentó un incremento en la amplitud de los componentes (adaptado de Mangun & Hillyard, 1990).

3.2 Evidencia de la selección tardía

Los componentes de latencia tardía de los PRE, que se manifiestan a partir de los 80 milisegundos después de la presentación del estímulo. Se consideran endógenos en virtud de que no son afectados por las características físicas de los estímulos, sino que están asociados con diversos procesos cognoscitivos.

Los componentes N1, P2, N2 y P3 se presentan durante la ejecución de tareas de detección o discriminación auditiva. Diversos estudios han demostrado incrementos en la amplitud de los componentes N1 (90 ms) y P2 (170 ms) durante la ejecución de tareas de atención auditiva en las cuales los participantes tienen que detectar cambios en la intensidad de un estímulo (estímulo prueba) (Picton & Hillyard, 1974). La figura 3.5 muestra los resultados obtenidos en estos estudios.

Se ha descrito que el componente P2 aumenta su amplitud ante la presentación de estímulos atendidos durante la ejecución de tareas de escucha dicótica (Luck, 2005; Woldorff et al., 1987).

Otro de los componentes que ha sido asociado a procesos de atención es la onda P3, que se presenta alrededor de los 270 o 300 milisegundos, después de la presentación de estímulos prueba que tienen una baja probabilidad de ocurrencia. Diversos estudios indican que este componente está asociado con procesos cognoscitivos relacionados con la evaluación que hace el participante del estímulo infrecuente, con la finalidad de actualizar el entorno, y se ha

comprobado que su amplitud es influida por la probabilidad de aparición del estímulo.

La onda P3 está conformada por dos componentes: P3a y P3b. Cuando se presenta un estímulo infrecuente, al que no se debe de responder, el componente P3a aumenta en amplitud en la región frontal y se ha asociado a la detección de estímulos novedosos y a los procesos de orientación, mientras que cuando al participante se le pide que atienda a los estímulos infrecuentes se genera un componente P3b de mayor amplitud en regiones centro-parietales (Polich, 2007).

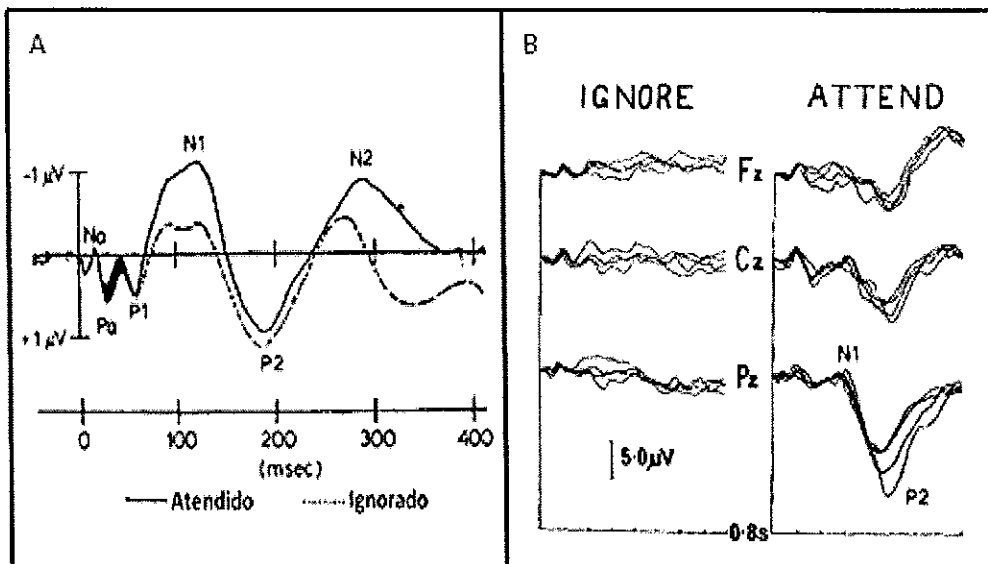


Figura 3.5. Componentes de latencia media y tardía durante diferentes condiciones de atención. A) Se muestran trazos de potenciales relacionados con eventos registrados ante estímulos auditivos presentados en el oído izquierdo, cuando el participante atendió al oído izquierdo (línea continua) y cuando atendió al oído contrario (línea discontinua). Se observan cambios en la amplitud de los componentes de latencia media (Na y Pa) y tardía (N1, P2 y N2). B) Se muestran 5 réplicas de los componentes de latencia tardía de potenciales registrados en tres zonas diferentes (Fz, Cz y Pz) durante dos condiciones experimentales. En la condición de atender, los participantes debían discriminar y contar el número de clics de menor intensidad que se presentaba ocasionalmente, mientras que en la condición de ignorar, a los participantes se les presentaban los mismos estímulos auditivos mientras leían un libro. Se observa que durante la condición de atención se incrementa la amplitud de los componentes N1 y P2 (adaptado de: Woldorff et al., 1987; Picton & Hillyard, 1974).

Trabajo Experimental

1. Planteamiento del problema

La información sensorial es captada por los diferentes receptores sensoriales y es enviada a los centros de procesamiento a través de vías específicas para cada modalidad, sin embargo, el sistema nervioso recibe más información de la que es capaz de procesar en forma simultánea. Se ha propuesto la existencia de circuitos neuronales que le permiten a las personas seleccionar la información relevante del medio para que ésta sea procesada con mayor profundidad o para que sea almacenada en los sistemas de memoria.

Algunos autores han propuesto que la información irrelevante para el individuo es atenuada o excluida en los primeros relevos de la vía de procesamiento sensorial, mientras que otros proponen que la información sensorial es analizada completamente y la selección ocurre en las etapas tardías del procesamiento (ver revisión en Meneses, 1995).

En virtud de que la selección de la información ocurre en el rango de milisegundos después de la presentación de los estímulos, su estudio requiere de técnicas que posean una gran resolución temporal. Las técnicas de registro electrofisiológico, en particular el registro de los PRE, permiten analizar los aspectos espacio-temporales asociados con el procesamiento de la información sensorial (Kadobayashi & Toyoshima, 1984, Mangun & Hillyard, 1990, Michie, Solowij, Crawford & Glue, 1993; Picton & Hillyard, 1974; Woldroff, Gallen,

Hampson, Hillyard, Pantev, Sobel & Bloom, 1993), por lo cual resultan ser apropiadas para abordar este tipo de problemas.

Los componentes tempranos de los PRE se generan por la activación de los núcleos de relevo de las vías sensoriales o de las áreas corticales implicadas en las primeras etapas del procesamiento. Su morfología se asocia con las características físicas del estímulo, aunque también han sido utilizados para evaluar la participación de los procesos de atención en la selección temprana de la información sensorial. En varios trabajos se han reportado cambios en los componentes de latencia temprana durante tareas de detección de estímulos visuales y auditivos (Lukas, 1980; Brix, 1984), y se sugiere que estos cambios son producidos por los sistemas neuronales asociados con la atención selectiva. Sin embargo, en otros estudios donde también se han registrado los potenciales de latencia temprana ante tareas de atención visual y auditiva no se ha podido replicar estos resultados (Collet & Duclaux, 1986; Gregory et al., 1989).

Las discrepancias entre estudios pudieran deberse a diferencias en los procedimientos experimentales que se utilizaron. En algunos de estos trabajos no existen indicadores conductuales o electrofisiológicos que permitan determinar el nivel de atención que los participantes invirtieron en las tareas de atención visual y auditiva. Cabría esperar que los cambios observados en la amplitud y latencia de los componentes tempranos de los PREs se asociaran con el nivel de ejecución (número de aciertos y tiempo de reacción) obtenido en las tareas de atención visual y auditiva.

Tomando en cuenta lo anterior, con los datos disponibles hasta ahora es difícil concluir si los procesos de atención selectiva se manifiestan o no en las primeras etapas del procesamiento de la información auditiva. Creemos que una posibilidad de evaluarlo sería mediante el registro de los PATC en dos condiciones experimentales en las cuales se presenten de forma simultánea estímulos visuales y auditivos. En la condición de atención auditiva, a los participantes se les presentarán estímulos auditivos a una tasa alta (11 estímulos por segundo) y se les pedirá que emitan una respuesta cuando perciban un cambio en la tasa de presentación de los estímulos; al mismo tiempo estarán recibiendo estímulos visuales, los cuales deberán de ignorar. En la condición de atención visual se presentarán los mismos estímulos auditivos, pero los participantes deberán ejecutar una tarea de detección de estímulos visuales que ha probado ser sensible a las demandas de atención y que, al mismo tiempo, nos permitirá corroborar, mediante el registro del tiempo de reacción, y las respuestas correctas, el grado de atención que los sujetos invirtieron en la tarea visual.

En caso de que existan cambios en la morfología de los PATC entre las dos condiciones experimentales se apoyaría la idea de que la selección de la información relevante ocurre en las primeras etapas del procesamiento de la información sensorial.

2. Objetivo general

Determinar si los procesos de atención selectiva ejercen una modulación temprana en el flujo de la información sensorial auditiva.

2.1. Objetivos específicos.

- Determinar los cambios en la morfología (latencia y amplitud) de los componentes de los PATC registrados durante la ejecución de una tarea de atención auditiva, respecto a los registrados durante la ejecución de una tarea de atención visual.
- Determinar el grado de asociación de los PATC y el porcentaje de aciertos y el tiempo de reacción registrados durante la ejecución de las tareas de atención auditiva y visual.

3. Hipótesis general

Durante la ejecución de la tarea de atención visual se reducirá el flujo de información en la vía auditiva, respecto a lo observado en una condición en la cual se atiende a los estímulos auditivos.

3.1 Hipótesis específicas

- Durante la ejecución de la tarea de atención auditiva se presentará un incremento en la amplitud y un decremento en la latencia de los componentes de los PATC, respecto a lo observado en una tarea de atención visual.

- La magnitud de los cambios en la amplitud y en la latencia de los PATC, registrados en la condición de atención auditiva y visual, estará correlacionada con el tiempo de reacción y el número de aciertos obtenidos en las tareas.

4. Participantes

El estudio incluyó 20 participantes voluntarios del sexo masculino, con edades comprendidas entre 20 y 30 años. Los participantes no tenían antecedentes de uso de drogas o de alteraciones que pudieran afectar el funcionamiento del sistema nervioso central. Otro criterio de inclusión fue que tuvieran un umbral auditivo menor a 20dB en ambos oídos, ante la presentación de los estímulos auditivos (clicks).

Los sujetos fueron excluidos del estudio si presentaban menos de 3 mil potenciales libres de artefactos, en cada condición experimental (atender a estímulos visuales o auditivos). En un estudio piloto encontramos que con ese número se obtiene una buena replicación en la morfología de los PREs.

5. Método

5.1. Audiometría

Con el propósito de conocer el umbral auditivo de cada participante, les realizamos una audiometría.

Para ello, a los participantes se les colocaron audífonos, por medio de los cuales se les presentaron estímulos (clicks) de manera independiente a cada uno

de los oídos. Para determinar el umbral auditivo en cada oído se aplicó el siguiente procedimiento: primero, se les presentaron clicks de baja intensidad (2dB) y ésta se fue incrementando gradualmente hasta que los participantes lograron percibir el estímulo. Después, se les presentaron clicks de intensidad supraumbral (30dB) y ésta fue disminuyendo hasta que los participantes dejaron de percibir el estímulo. El promedio de los valores de intensidad obtenido en ambas condiciones se consideró como el umbral para ese oído.

5.2. Tarea de atención auditiva

La tarea de atención auditiva consistió en la presentación de clicks de 0.1 milisegundos de duración, que fueron presentados a una intensidad de 70dB sobre el umbral auditivo y a una tasa de 11 estímulos por segundo.

De manera pseudoaleatoria (cada 4, 5, 6 o 7 segundos) se omitió la presentación de los estímulos auditivos (la duración del silencio fue de 363.5 milisegundos) y se pidió a los participantes que oprimieran un botón cada vez que detectaran la ausencia del estímulo.

Los estímulos se presentaron en forma monoaural. El oído seleccionado fue aquél que presentó un menor umbral auditivo en la audiometría.

Durante la ejecución de esta tarea, simultáneamente se presentaron estímulos visuales y se les pidió a los participantes que los ignoraran. En el siguiente apartado describiremos las características de los estímulos visuales.

La tarea auditiva tuvo una duración de 1 minuto con 40 segundos y se aplicó en 4 ocasiones, permitiéndole al participante un descanso entre cada aplicación.

Los estímulos que utilizamos en la tarea fueron producidos por un estimulador *Grass* modelo S10CTCM, y se presentaron a los participantes a través de unos audífonos David Clark modelo 27.

Decidimos presentar este tipo de estímulos (clicks) por su capacidad de estimular a todo el órgano receptor auditivo, lo cual nos permitió obtener una mejor definición de los componentes de los PATC.

5.3. Tarea de atención visual

La tarea consistió en la presentación de estímulos en la pantalla de una computadora de 17 pulgadas con una resolución de 1280 x 1024 píxeles. Los estímulos fueron triángulos de color amarillo sobre un fondo negro, localizados a 5 grados a la derecha o a la izquierda del punto de fijación y 5 grados por encima del plano horizontal (Figura 5.1). La duración de cada estímulo fue de 100 milisegundos, con un intervalo inter-estímulo aleatorio, entre 300 y 600 milisegundos. En cada campo visual se presentaron dos tipos de estímulos: un triángulo con el vértice hacia arriba, que se presentó el 90% de los ensayos, y un triángulo con el vértice invertido, que se presentó el 10% de los ensayos que constituyeron la tarea.

Para el diseño de la tarea se utilizó el programa EsVis 2004_1 (Zarabozo, 2001). La duración de esta prueba también fue de 1 minuto con 40 segundos.

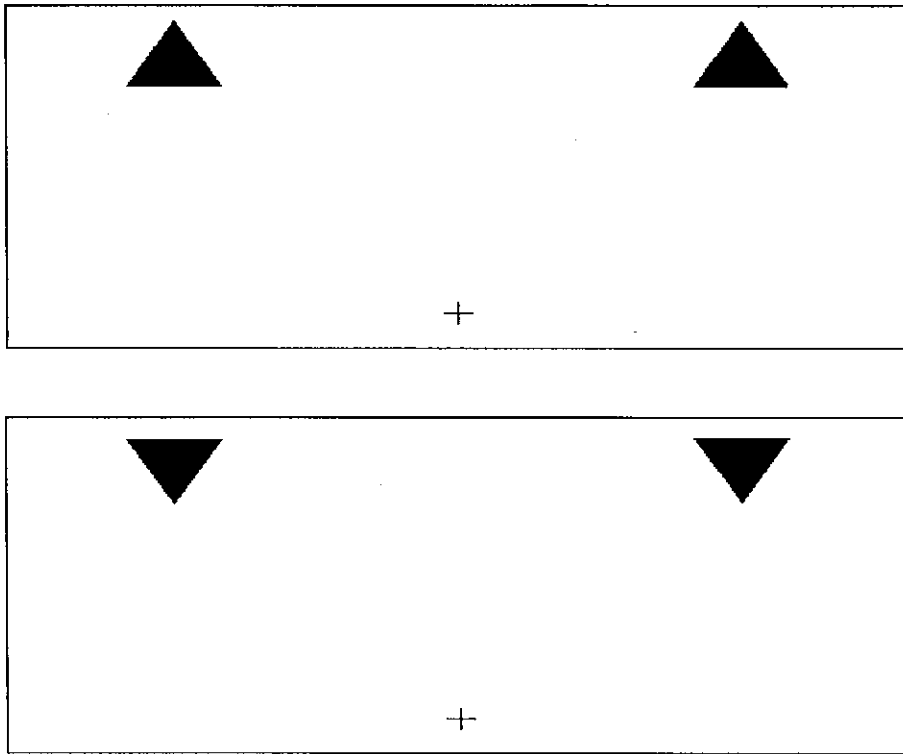


Figura 5.1. Ejemplo de los cuatro estímulos que se presentaron durante la tarea de atención visual.

La figura 5.2 representa la situación experimental, con la presentación de estímulos visuales y auditivos.

Previo a la aplicación de la tarea, a los participantes se les dio la instrucción de mantener su vista en un punto ubicado en el centro de la pantalla.

En la condición de atención auditiva se les pidió que solamente miraran el punto de fijación y que detectaran la ausencia de los estímulos auditivos, mientras que en la tarea de atención visual se les pidió que, además de fijar la mirada en el punto de fijación, dirigieran su atención (sin mover sus ojos) hacia los estímulos que se presentaran en uno de los campos visuales y que oprimieran un botón cuando detectaran la aparición del triángulo con el vértice

hacia abajo (estímulo prueba) en esa localización espacial. En esta condición, simultáneamente se les presentaron los mismos estímulos auditivos utilizados en la tarea de atención auditiva y se les pidió a los participantes que ignoraran estos estímulos y atendieran solamente a los estímulos visuales.

A cada participante se le presentaron 3 secuencias de estímulos visuales. En cada secuencia se presentaron 200 estímulos (100 de cada lado, en forma aleatoria). Se enfatizó a los participantes la importancia de mantener la vista en el punto de fijación durante la tarea. Se les dieron por escrito las siguientes instrucciones:

Se te presentará una cruz en el centro de la pantalla (+). Deberás mantener todo el tiempo la vista fija en la cruz. Deberás atender los estímulos que se presenten en uno de los campos visuales izquierdo o derecho (se te indicará al inicio de la sesión a qué lado debes atender). Deberás oprimir un botón del ratón cada vez que se presente un triángulo con el vértice apuntando hacia abajo, solamente en el lado al que estas atendiendo, nunca cuando se presente en el lado que NO estés atendiendo. Debes mantener tu vista fija en el centro de la pantalla. Trata de no moverte mucho ni parpadear durante la presentación de los estímulos y de responder lo más rápido y preciso que puedas al estímulo prueba.

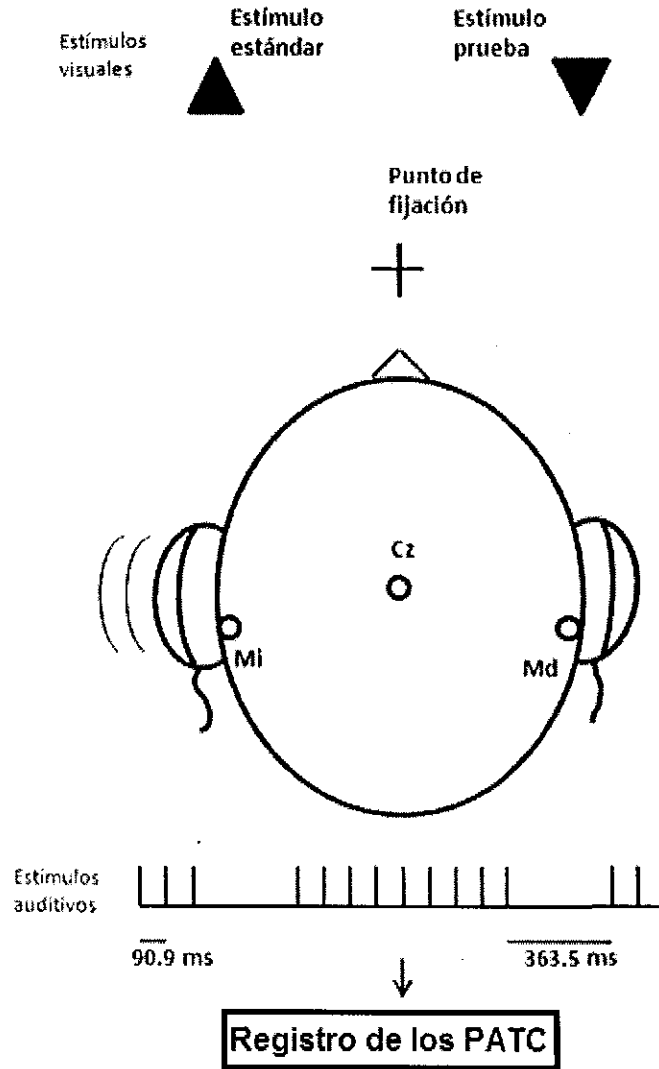


Figura 5. 2. Representación de las tareas de atención: visual y auditiva. En ambas condiciones, a los participantes se les presentaron tanto estímulos visuales como estímulos auditivos, sólo que en una de las condiciones (atención auditiva), se les pidió a los participantes que atendieran solamente a los estímulos auditivos y que oprimieran un botón cuando detectaran la ausencia del estímulo, mientras que en la otra condición (atención visual), se les pidió a los sujetos que atendieran a los estímulos presentados en uno de los campos visuales (derecho o izquierdo) y que presionaran un botón al detectar un estímulo prueba.

5.4. Registro electrofisiológico

Para el registro de los PATC, a los participantes se les colocaron electrodos de oro en la región Cz, de acuerdo al Sistema Internacional 10/20 (Jasper, 1958), y como referencia colocamos electrodos en los mastoides izquierdo y derecho. De

esta manera registramos dos señales: Mastoides izquierdo vs Cz y Mastoides derecho vs Cz. El estímulo fue presentado de forma monoaural.

Utilizamos un Polígrafo *Grass* modelo 79, empleando un filtro pasa-altas de 100 Hz y un pasa-bajas de 3000 Hz. Para la captura y digitalización de las señales empleamos un convertidor A/D de 12 bits, utilizando una frecuencia de muestreo de 12,345 Hz, capturando 5 milisegundos pre-estímulo y 15 milisegundos posteriores al estímulo. Para el registro y análisis de los PATC utilizamos una variante del programa CAPTUSEN (Guevara, 2000).

5.5. Análisis de datos

Se analizó el porcentaje de aciertos y el tiempo de reacción obtenido en las tareas de atención visual y auditiva:

Para obtener los PATC en las dos condiciones de atención (visual y auditiva) se promediaron 3000 respuestas individuales. A las respuestas promediadas de cada uno de los participantes se les midió la amplitud pico a pico y la latencia de los componentes I, II, III y IV-V.

Posteriormente, para evaluar estadísticamente las diferencias que pudieran presentarse en cada uno de los componentes entre las dos condiciones experimentales (atender a estímulos auditivos o visuales), aplicamos la prueba *t* de Student para grupos relacionados.

Por otra parte, con el fin de determinar la relación entre la ejecución en las tareas de atención (visual y auditiva) y los PATC obtenidos en cada una de las condiciones experimentales, se calculó el coeficiente de correlación de

Pearson. Para ello, se obtuvieron los valores de correlación entre la amplitud y latencia de los PATC, contra el tiempo de reacción y el porcentaje de aciertos en cada condición experimental.

6. Resultados

A los 20 sujetos que participaron en el estudio se les realizó una audiometría con el fin de determinar el umbral auditivo. Para ello, les presentamos clicks de 0.1 milisegundo de duración. La tabla 6.1 muestra los umbrales auditivos de cada participante.

Tabla 6.1 Umbrales auditivos de cada participante, resultado de la audiometría previa al registro de los PATC. Se presenta también la intensidad del estímulo que fue utilizada para el registro de los PATC (70dB sobre el umbral) y el oído en el que se aplicaron los estímulos en las dos condiciones experimentales (atención visual y atención auditiva) OI.- oído izquierdo; OD.- oído derecho.

| Participante | Umbral OI | Umbral OD | Intensidad del estímulo |
|-----------------|---------------|---------------|-------------------------|
| Participante 1 | 6 dB | 4 dB | 74 dB OD |
| Participante 2 | 12 dB | 8 dB | 78 dB OD |
| Participante 3 | 6 dB | 2 dB | 72 dB OD |
| Participante 4 | 16 dB | 16 dB | 86 dB OD |
| Participante 5 | 14 dB | 4 dB | 74 dB OD |
| Participante 6 | 12 dB | 6 dB | 76 dB OD |
| Participante 7 | 6 dB | 6 dB | 76 dB OI |
| Participante 8 | 18 dB | 18 dB | 88 dB OI |
| Participante 9 | 2 dB | 2 dB | 72 dB OD |
| Participante 10 | 12 dB | 6 dB | 76 dB OD |
| Participante 11 | 4 dB | 8 dB | 74 dB OI |
| Participante 12 | 16 dB | 16 dB | 86 dB OI |
| Participante 13 | 6 dB | 4 dB | 74 dB OD |
| Participante 14 | 12 dB | 8 dB | 78 dB OD |
| Participante 15 | 12 dB | 2 dB | 72 dB OD |
| Participante 16 | 2 dB | 2 dB | 72 dB OI |
| Participante 17 | 12 dB | 2 dB | 72 dB OD |
| Participante 18 | 12 dB | 10 dB | 80 dB OD |
| Participante 19 | 6 dB | 6 dB | 76 dB OI |
| Participante 20 | 4 dB | 2 dB | 72 dB OD |
| Media | 9.5 dB | 6.6 dB | 76.4 dB |

6.1. Ejecución tareas de atención auditiva y visual.

Tiempo de reacción.- No se encontraron diferencias significativas entre los valores del tiempo de reacción registrados durante las tareas de atención visual y auditiva ($t(19)=1.75$; $p=0.09$). La figura 6.1 muestra los valores del tiempo de reacción en ambas condiciones de atención.

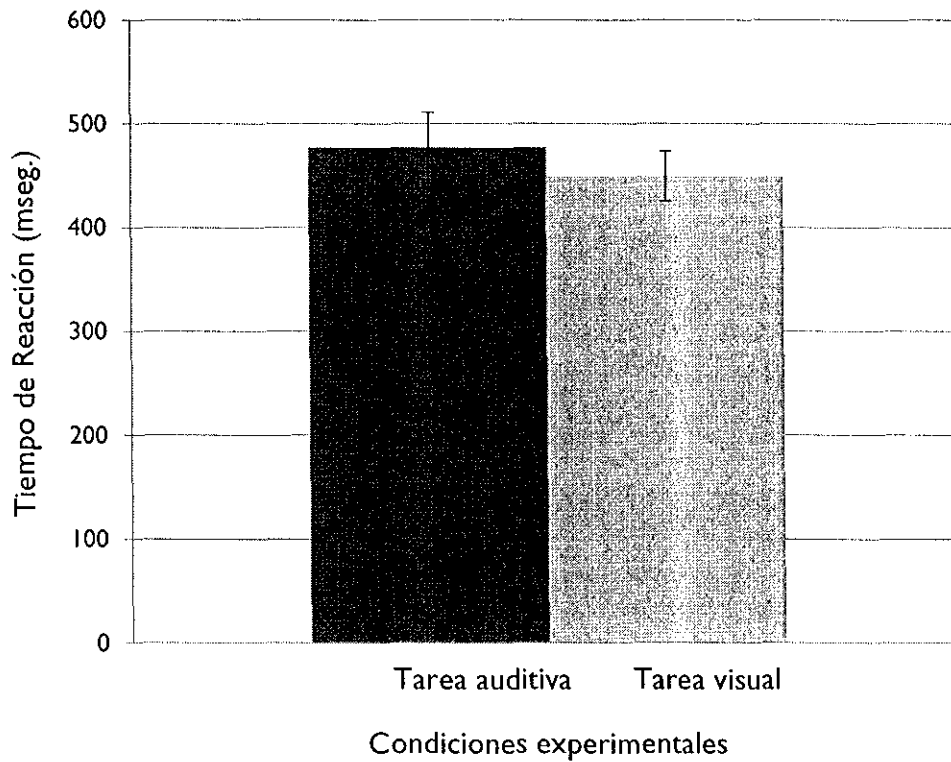


Figura 6.1. Valores del tiempo de reacción registrados durante las tareas de atención auditiva y visual. Las barras muestran el promedio de los 20 participantes \pm 2 E.S.

Porcentaje de aciertos.- En la ejecución de la tarea de atención auditiva se presentó un mayor porcentaje de aciertos respecto a los obtenidos en la tarea de atención visual ($t(19) = 3.52; p < 0.002$). La figura 6.2 muestra el porcentaje de aciertos obtenido en cada una de las tareas.

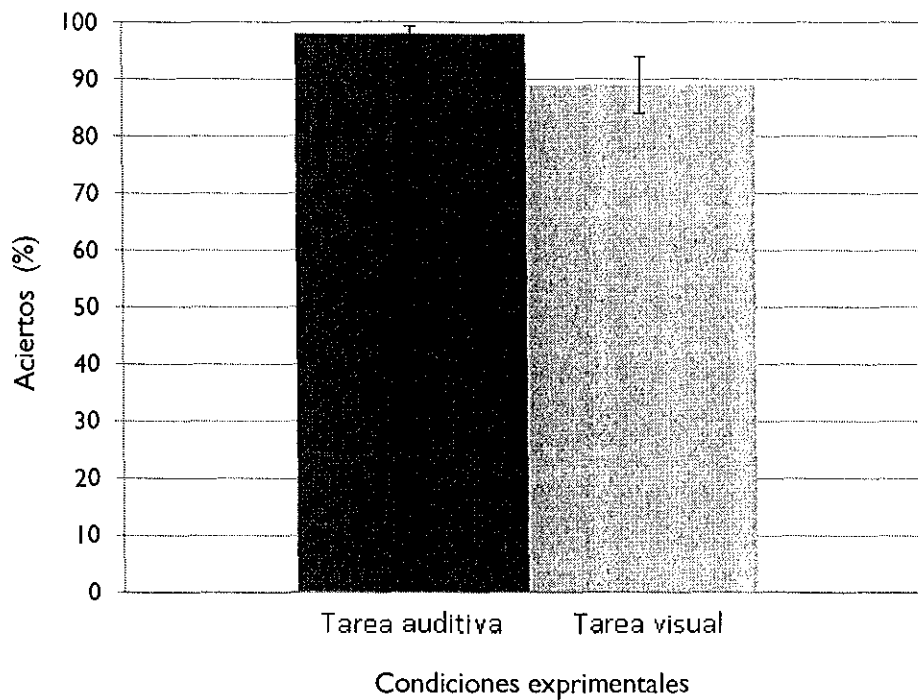


Figura 6.2. Porcentaje de aciertos obtenidos durante las tareas de atención visual y auditiva. Las barras muestran el promedio de los 20 participantes \pm 2 E.S.

6.2. PATC en las condiciones de atención auditiva y visual

La figura 6.3 muestra el gran promedio de los PATC registrados durante las condiciones de atención auditiva y visual. En la mayoría de los participantes se observó que los componentes IV y V de los PATC se mostraban sobrepuestos, esto nos llevo a evaluarlos como uno solo, al que llamamos el componente IV-V. Así, en ambas condiciones de atención se presentaron claramente 4 componentes (I, II, III y el componente IV-V).

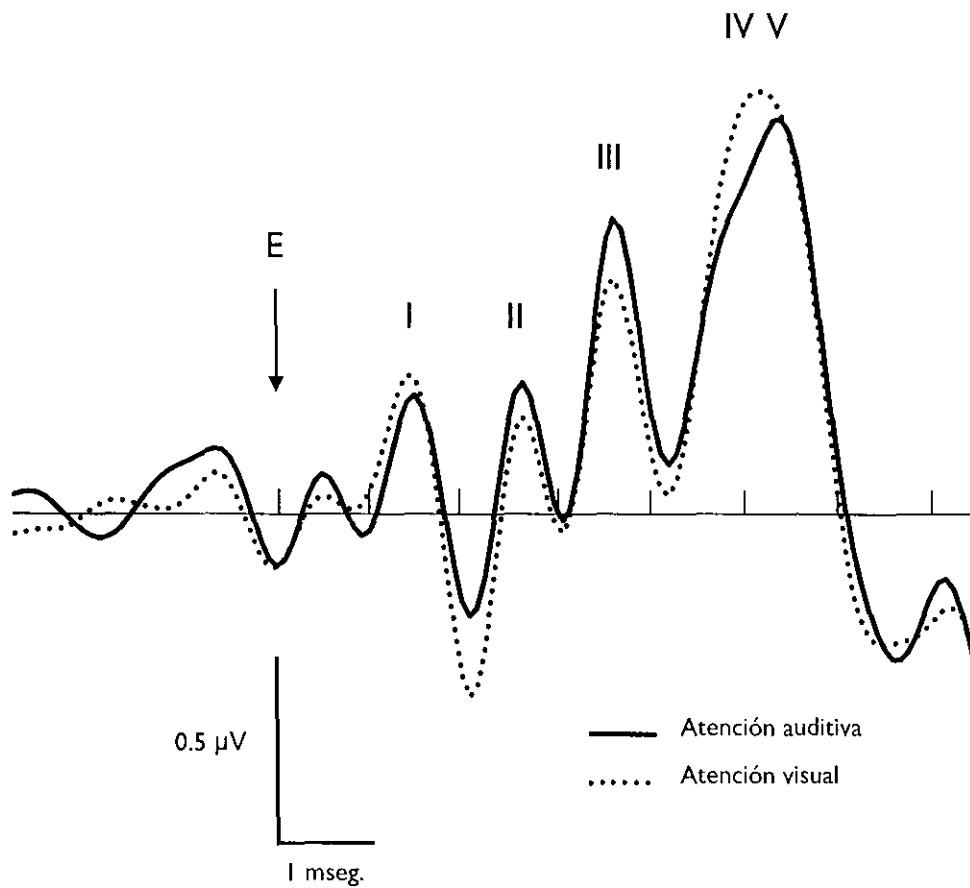


Figura 6.3 Gran promedio de los PATC obtenidos en la derivación Cz, ante estímulos presentados en el oído contralateral a la referencia (mastoides). El trazo continuo representa el gran promedio obtenido en la condición de atención auditiva y el trazo discontinuo el promedio obtenido en la condición de atención visual. En ambas condiciones se pueden distinguir 4 componentes de los PATC.

Amplitud de los PATC.- En la gráfica anterior se pueden observar diferencias en los valores de amplitud de los componentes registrados en las dos condiciones experimentales, sin embargo, estas diferencias no fueron significativas. Los resultados se muestran en la tabla 6.2.

Tabla 6.2. Valores promedio de amplitud (± 2 E.S.) de los PATC obtenidos en las dos condiciones de atención. Se muestran también los datos del análisis estadístico.

| | I | II | III | IV-V |
|--------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Atención auditiva | 0.65 (0.22) | 0.75 (0.22) | 0.88 (0.20) | 0.98 (0.18) |
| Atención visual | 0.51 (0.14) | 0.87 (0.30) | 0.91 (0.14) | 1.19 (0.30) |
| t | 1.19 | -0.98 | -0.24 | -1.36 |
| p(t) | 0.24 | 0.33 | 0.81 | 0.19 |

La figura 6.4 muestra los valores de amplitud de los PATC en ambas condiciones experimentales.

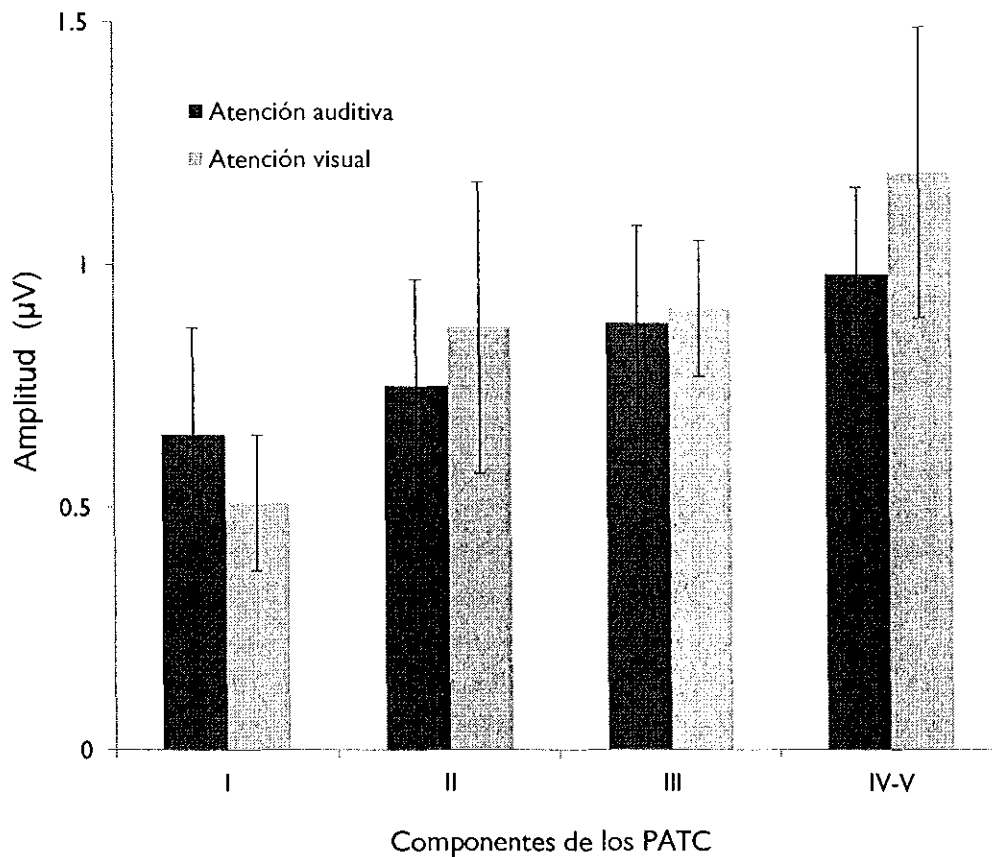


Figura 6.4. Valores de amplitud de los PATC registrados durante las condiciones de atención auditiva y visual. No hubo diferencias significativas entre condiciones. Las barras muestran las medias de los valores de amplitud de 20 participantes ± 2 E.S.

En ninguno de los componentes se encontraron diferencias significativas entre las condiciones de atención (visual y auditiva).

Latencia de los PATC.- Se midieron las latencias de los componentes de los PATC registrados en ambas condiciones de atención. El componente I de los PATC registrado en la tarea de atención auditiva mostró una mayor latencia que el registrado en la tarea de atención visual ($t(19)=2.26$; $p=0.03$).

La tabla 6.3 muestra los valores de latencia y los resultados de la prueba t de Student aplicada a los PATC registrados en ambas condiciones experimentales.

Tabla 6.3. Valores promedio de latencia (± 2 E.S.) de los PATC obtenidos en las dos condiciones de atención. Se muestran también los datos del análisis estadístico.

| | I | II | III | IV-V |
|--------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Atención auditiva | 1.72 (0.10) | 2.79 (0.06) | 3.79 (0.06) | 5.37 (0.10) |
| Atención visual | 1.62 (0.06) | 2.82 (0.06) | 3.78 (0.06) | 5.22 (0.26) |
| t | 2.26 | -0.9 | 0.14 | 1.08 |
| p(t) | 0.03 | 0.37 | 0.88 | 0.29 |

Los valores de latencia de los PATC se muestran en la figura 6.5.

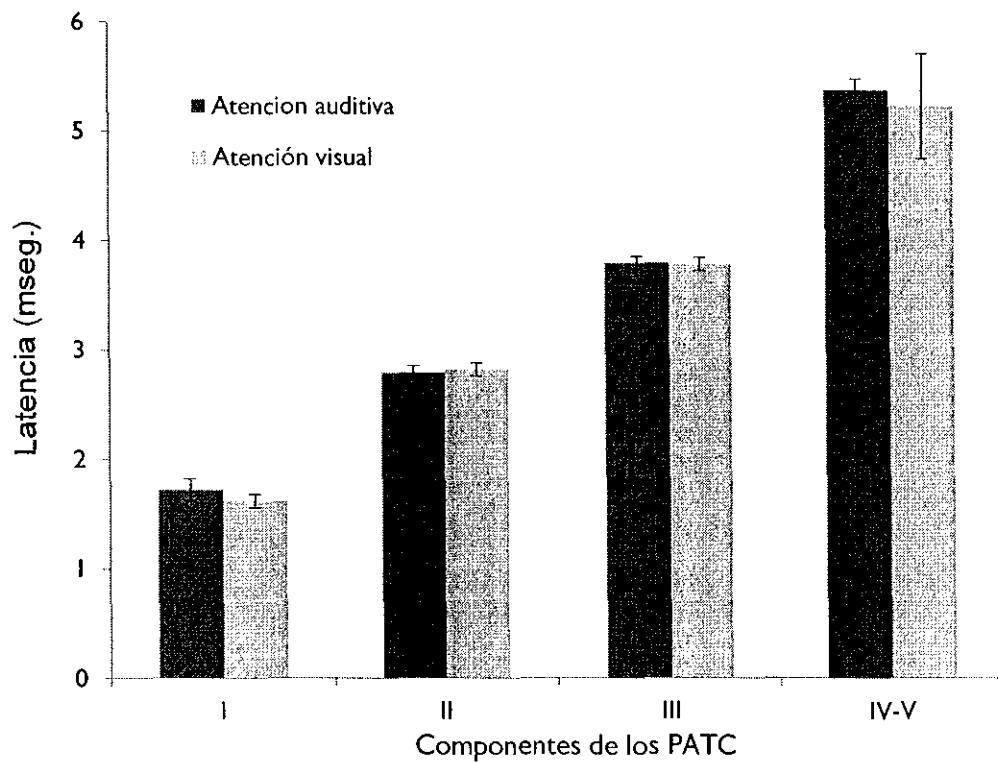


Figura 6.5. Valores de latencia de los PATC registrados en ambas condiciones de atención: auditiva y visual. Las barras muestran las medias de los valores de latencia de 20 participantes \pm 2 E.S. El componente I registrado durante la tarea de atención auditiva mostró un incremento en la latencia, comparado con el componente I obtenido en la tarea de atención visual $t(19)=2.26$; $p<0.03$.

6.3. Correlaciones entre los PATC y la ejecución de las tareas

Obtuvimos los valores de correlación de las medidas electrofisiológicas (amplitud y latencia) de los PATC y los parámetros conductuales (tiempo de reacción y porcentaje de aciertos) registrados en las tareas de atención visual y auditiva.

Correlaciones en la tarea de atención auditiva.- No se obtuvieron correlaciones significativas entre los parámetros electrofisiológicos (amplitud y latencia) de los PATC y los parámetros conductuales (tiempo de reacción y porcentaje de aciertos) obtenidos durante la condición de atención auditiva. En la tabla 6.4 se

muestran los resultados del coeficiente de correlación de Pearson así como los valores de probabilidad.

El valor de correlación mínimo necesario para alcanzar el nivel de significación estadística con una $p=0.05$, considerando una muestra de 20 participantes, es de 0.38.

Tabla 6.4. Correlaciones entre los valores de amplitud y latencia de los PATC obtenidos durante la tarea de atención auditiva y los valores de tiempo de reacción y aciertos registrados durante la misma tarea. Entre paréntesis se presentan los valores de probabilidad.

| | Amplitud | | | | Latencia | | | |
|----------|----------|--------|--------|--------|----------|--------|--------|--------|
| | I | II | III | IV-V | I | II | III | IV-V |
| TR | 0.003 | 0.08 | 0.15 | -0.06 | -0.11 | -0.06 | -0.08 | 0.02 |
| (p) | (0.99) | (0.71) | (0.51) | (0.77) | (0.63) | (0.78) | (0.72) | (0.92) |
| Aciertos | 0.1 | 0.25 | 0.3 | 0.1 | -0.17 | -0.22 | -0.36 | -0.29 |
| (p) | (0.65) | (0.28) | (0.18) | (0.66) | (0.46) | (0.35) | (0.11) | (0.20) |

Correlaciones en la tarea de atención visual.- Solamente se obtuvo una correlación significativa entre la amplitud del componente I y el tiempo de reacción. El incremento en la amplitud del componente I se asoció con un mayor tiempo de reacción ($r(19)=0.47$; $p=0.03$), sin embargo, al aplicar la corrección de Bonferroni, debido al número de correlaciones realizadas, estos resultados no alcanzaron el nivel de significancia ($\alpha'=0.0125$). La tabla 6.5 muestra los valores de correlación obtenidos y los valores de probabilidad. La figura 6.6 muestra la correlación obtenida en el componente I de los PATC.

Tabla 6.5. Valores de correlación entre los valores de amplitud y latencia de los PATC obtenidos durante la tarea de atención visual y los valores de tiempo de reacción y aciertos registrados durante la misma tarea. En paréntesis se presentan los valores de probabilidad.

| | Amplitud | | | | Latencia | | | |
|-----------------|----------|--------|--------|--------|----------|--------|--------|--------|
| | I | II | III | IV-V | I | II | III | IV-V |
| TR | 0.47 | 0.12 | 0.33 | 0.05 | -0.27 | -0.26 | -0.01 | -0.08 |
| (p) | *(0.03) | (0.61) | (0.14) | (0.8) | (0.23) | (0.25) | (0.95) | (0.73) |
| Aciertos | -0.38 | -0.08 | -0.23 | 0.03 | 0.04 | 0.05 | -0.04 | -0.3 |
| (p) | (0.09) | (0.72) | (0.31) | (0.87) | (-0.84) | (0.81) | (0.86) | (0.19) |

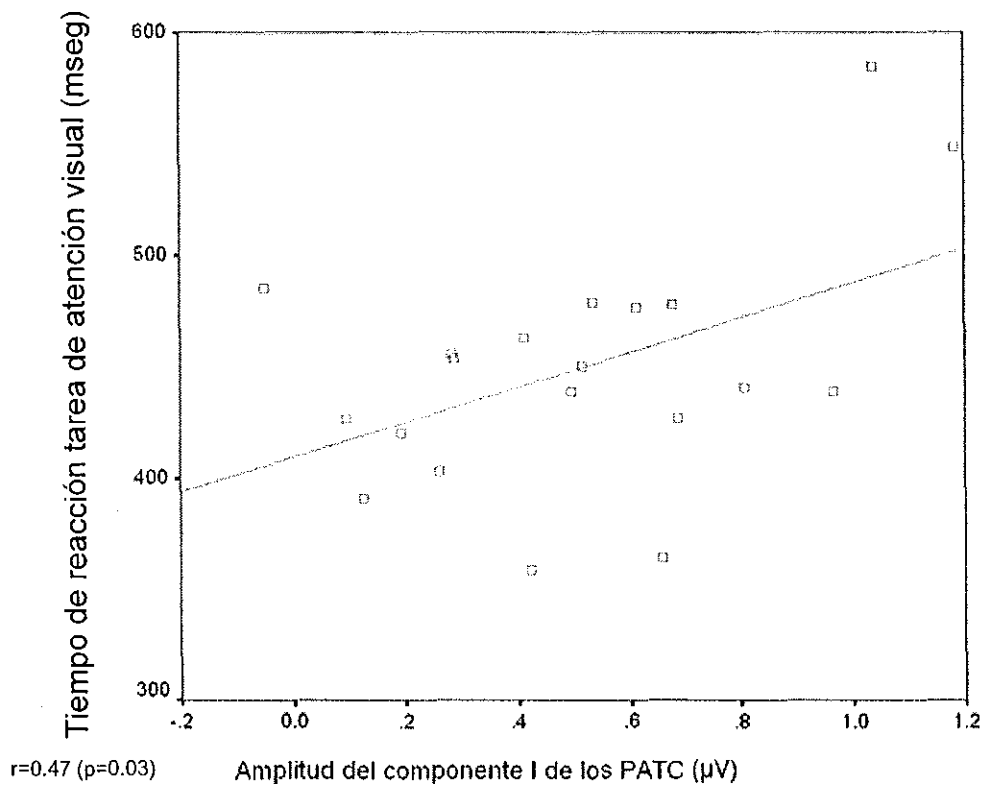


Figura 6.6. Valores de correlación entre la amplitud del componente I de los PATC obtenidos durante la tarea de atención visual y el tiempo de reacción registrado durante la misma tarea.

7. Discusión

El propósito del trabajo fue determinar si los sistemas neuronales implicados en los procesos de atención selectiva ejercen su acción en las etapas tempranas del procesamiento de la información auditiva, inhibiendo el flujo de información en

las estructuras neuronales que constituyen los primeros relevos de la vía sensorial auditiva.

Para ello, registramos los PATC en dos condiciones de atención (auditiva y visual). En ambas condiciones los participantes fueron expuestos simultáneamente a estímulos auditivos y visuales. En la condición de atención auditiva se le pidió a los sujetos que dirigieran su atención hacia los estímulos auditivos, ignorando los estímulos visuales, mientras que en la condición de atención visual debían hacer lo contrario, atender los estímulos visuales e ignorar los estímulos auditivos. En cada una de las condiciones de atención (auditiva y visual) se les pidió a los sujetos que emitieran una respuesta tras la detección de un estímulo prueba que se presentaba con una baja probabilidad.

Encontramos que la amplitud de los componentes de los PATC no se ve afectada cuando los participantes dirigen su atención hacia estímulos provenientes de otra modalidad sensorial. En el caso de los cambios en la latencia entre las condiciones experimentales, contrario a lo esperado, solamente encontramos un incremento en la latencia del componente I durante la ejecución de la tarea de atención auditiva, sin embargo, este cambio no se reflejó en los componentes generados en los núcleos de relevo del tallo cerebral ya que los componentes asociados con estas regiones cerebrales no mostraron cambios en la latencia entre las condiciones experimentales, por lo que el cambio observado en el componente I no parece tener relevancia funcional y pudiera estar asociado con otros factores.

Tampoco encontramos correlaciones significativas entre los componentes de los PATC y las variables conductuales registradas en ambas condiciones experimentales, lo que sugiere que el nivel de atención que los sujetos invirtieron en las tareas, que frecuentemente se refleja en el tiempo de reacción y el porcentaje de aciertos, no se asocia con los componentes de los PATC.

Los resultados obtenidos en este estudio apoyan la idea de que los mecanismos de atención selectiva auditiva no operan a nivel de los receptores sensoriales, ni tampoco en los primeros relevos de la vía sensorial auditiva. Faltaría determinar si el mecanismo de selección temprana ocurre en las siguientes etapas del procesamiento sensorial, a nivel de los núcleos de relevo del tálamo o en la corteza auditiva primaria, o posiblemente actúa en etapas tardías del procesamiento de información.

Estos resultados concuerdan con lo reportado en otros estudios (Picton & Hillyard 1974; Collet & Duclaux 1986; Gregory, Heath & Rosember 1989) en los que no se han encontrado cambios en los componentes de los PATC.

Otros autores (Lukas, 1980; Brix, 1984), han encontrado diferencias en los valores de amplitud y latencia en algunos de los componentes (I y V) de los PATC registrados durante tareas de atención (visual y auditiva), apoyando así la teoría del filtro temprano propuesta por Hernández-Peón (1956) quien sugirió la idea del control central de la transmisión aferente.

La discrepancia entre los resultados reportados por esos autores y los encontrados en este trabajo se puede deber a los aspectos metodológicos que

fueron incluidos en este proyecto, en particular el empleo de tareas de atención visual y auditiva que permitieran corroborar conductualmente que la atención hubiese sido asignada a la tarea y que implicara que los sujetos mantuvieran un nivel de alerta similar entre las dos condiciones experimentales.

En uno de los trabajos en los que se reportaron cambios en los componentes de los PATC durante tareas de atención visual o auditiva, se utilizó la lectura de un texto como estrategia para desviar la atención del participante hacia los estímulos visuales (Brix, 1984), suponiendo que esta tarea era lo suficientemente compleja para hacer que el participante invirtiera suficientes recursos atencionales en la modalidad visual y así poder ver un efecto en el procesamiento de la información auditiva, sin embargo, en estos estudios no se evaluó ningún parámetro electrofisiológico o conductual que permitiera analizar el nivel de atención que los participantes invirtieron en cada una de las tareas.

En el otro trabajo en el que se reportan cambios en los PATC asociados con procesos de atención (Lukas, 1980), se utilizó una tarea relativamente simple, que consistió en la detección de una letra (Q) dentro de cinco posibilidades. Posiblemente las tareas visuales poco demandantes utilizadas en estos estudios, pudieran haber generado cambios en los niveles de alerta que influyeron en las diferencias reportadas entre las condiciones experimentales, sin que éstas estuviesen asociadas con los mecanismos de selección de la información.

Habría que recordar que la formación reticular es uno de los sistemas que proyecta sobre los núcleos de relevo de la vía auditiva y pudiera modular la respuesta de estas regiones cerebrales (González-Lima & Scheich, 1984, 1985).

En los trabajos en los que no se han reportado cambios en los PATC asociados con la atención selectiva, incluyendo el presente estudio, se han utilizado tareas que demandan en mayor medida la utilización de recursos de atención y para su ejecución se requiere que el sujeto mantenga un adecuado nivel de alerta.

El estudio de Collet (1986) implicaba que en la condición de atención visual, los sujetos realizaran operaciones matemáticas, mientras que en el trabajo de Gregory (1989), los sujetos tenían que realizar una doble discriminación de los estímulos visuales, basándose en los atributos de forma y color. La tarea de atención visual que nosotros empleamos en este proyecto ha sido ampliamente utilizada en estudios sobre atención selectiva y los resultados han mostrado de manera consistente cambios en los componentes de los potenciales visuales asociados con los procesos de atención.

Nuestros resultados mostraron que tanto en la condición de atención auditiva como en la condición de atención visual, se presentó un elevado porcentaje de aciertos. Si bien en la tarea de atención auditiva el porcentaje de aciertos fue mayor que en la tarea de atención visual, esto pudiese ser atribuido a la dificultad de la tarea y no tanto a la atención invertida en cada una de ellas, ya que en el tiempo de reacción de los ensayos correctos no se presentaron diferencias significativas entre las dos condiciones.

En los antecedentes presentamos datos que demuestran la presencia de vías eferentes en el sistema sensorial auditivo, que ejercen efectos inhibitorios en los diferentes niveles de la vía sensorial. De modo que la posibilidad de que la selección de la información relevante se manifestara en los primeros relevos del sistema sensorial auditivo pareciera estar sustentada en criterios anatómicos y fisiológicos. Por ejemplo, anteriormente se describió al haz olivo-coclear como un sistema de fibras que pudiera ser activado para permitir el filtraje de la información auditiva irrelevante en un nivel temprano de la vía de procesamiento, sin embargo, nuestros resultados no apoyan esta idea. Entonces, cabría preguntar ¿cuáles son las funciones asociadas con estos sistemas eferentes? Se puede pensar que este haz de fibras cumple una función diferente dentro del procesamiento de la información, sin estar relacionada con los procesos implicados en la atención selectiva.

Algunos autores han propuesto que este sistema eferente tiene como función la amplificación coclear, proceso por el cual se amplifica la onda viajera en la membrana basilar (Davis, 1983). Se ha encontrado que esta amplificación coclear puede ser modulada a través de la disminución contráctil de las células ciliadas externas de la cóclea (Bailey & Sewell, 2000). Además, se ha descrito un proceso por medio del cual se puede proteger al sistema auditivo de la sobreexposición acústica, cambiando o modificando las propiedades de la membrana basilar. (Ulfendahl, 1997; Delano, 2005). Así pues, se puede proponer que el haz olivo coclear, en conjunto con el sistema eferente que se encuentra a

lo largo del sistema sensorial auditivo, tiene como función regular las cualidades de los estímulos sensoriales (intensidad, localización, etc.).

Sin embargo, un factor que posiblemente contribuyó a que no encontráramos diferencias en los PATC asociadas a los procesos de atención visual y auditiva, pudiera estar asociado con el tipo de estímulo que utilizamos. En la mayoría de los estudios en los que se han reportado cambios en los PATC asociados a procesos de atención, se utilizaron estímulos auditivos de frecuencias específicas (Lukas, 1980; Brix, 1984), mientras que nosotros utilizamos clicks, que producen la activación completa del nervio auditivo, por la amplia activación de la membrana basilar en la cóclea. De acuerdo con su energía acústica, el click que utilizamos comprende un rango de frecuencias que va de 1 a 4 kHz. Existen reportes que indican que la producción de los PATC depende principalmente de la activación de la parte basal de la membrana basilar en la cóclea, lugar donde inciden las frecuencias entre 1 y 8 kHz (Picton, 1977).

Es posible que el filtraje de la información en un nivel temprano en el procesamiento sea selectivo para algunas frecuencias del espectro auditivo. Esta selectividad por frecuencia es una de las funciones realizadas por el sistema eferente auditivo, en la cual se le da preferencia al procesamiento de estas frecuencias específicas a través de un mecanismo que actúa sobre la membrana basilar en la cóclea (Hirschhorn & Michie, 1990).

Estudios que evidencian la función de la selección por frecuencias fueron realizados por Shomer, 1965, 1966 (véase en Lukas, 1980), quien estimuló

eléctricamente el haz olivo-coclear de gatos anestesiados y paralizados, encontrando que dicha estimulación produjo un importante decremento en la amplitud del componente N1 de la respuesta microfónica-coclear producido por un tono de 2 KHz, a diferencia de cuando se presenta un tono de 7 KHz el cual muestra una mayor amplitud.

En resumen, nuestros resultados sugieren que los mecanismos de atención selectiva no operan a nivel de las primeras etapas del procesamiento auditivo y que los sistemas eferentes que se han descrito en estos niveles de la vía sensorial auditiva pudieran estar implicados en el procesamiento de distintas cualidades sensoriales.

Sin embargo, como mencionamos anteriormente, cabría la posibilidad de que la atención selectiva pudiera estar operando a nivel de los núcleos de relevo talámicos o en la corteza auditiva primaria.

En un estudio realizado por Woldorff (1987), quien registró los PRE auditivos ante tareas de escucha dicótica, se encontraron diferencias en la amplitud de los componentes de latencia media (Pa, Na, Po, No), los cuales se presentan entre los 20 y los 50 milisegundos, y son generados en el tálamo y la corteza auditiva primaria. Los estímulos atendidos produjeron una mayor amplitud de estos componentes, por lo que se ha sugerido que la selección pudiera estar ocurriendo en los niveles superiores de la vía sensorial.

En apoyo a lo anterior, estudios realizados por Picton & Hillyard (1971, 1973, 1974) mostraron que los componentes P1, N1 y P2 presentan una mayor

amplitud cuando los participantes atienden a los estímulos auditivos. Estos componentes se generan en la corteza auditiva primaria o en regiones adyacentes a la misma, de modo que la selección de la información parece ocurrir a nivel de la corteza cerebral y no en los primeros relevos de la vía sensorial primaria (Woldorff et al., 1987).

Finalmente, pudiera ser que además de estos niveles de la vía sensorial (tálamo o corteza sensorial primaria) en los que se pudiera seleccionar la información con base en los atributos de los estímulos, también existirían mecanismos de selección que operaran en etapas tardías del procesamiento, en regiones independientes de las vías sensoriales.

Sería conveniente registrar simultáneamente los componentes tempranos y tardíos de los PREs ante tareas que demanden la selección de la información con base en atributos físicos de los estímulos o con base en cualidades más complejas, asociadas con el significado o la relevancia contextual, con el fin de determinar los niveles en los que se selecciona cada uno de los elementos implicados en el procesamiento de estímulos relevantes.

Referencias:

- Bailey, G. & Sewell, W. (2000). Calcitonin gene-related peptide suppresses hair cell responses to mechanical stimulation in the xenopus lateral line organ. *The Journal of Neuroscience*. 13: 5163-5169.
- Bartlett, E. & Smith, P. (1999). Anatomic, intrinsic, and synaptic properties of dorsal and ventral division neurons in rat medial geniculate body. *Journal of Neurophysiology*. 81: 1999-2016.
- Brix, R. (1984). The influence of attention on the auditory brainstem evoked responses. *Acta Otolaryngologica* 98:89-92.
- Broadbent, D. (1971). *Decision and stress*. Londres, Academic Press.
- Broadbent, D. (1958). *Perception and Communication*. Londres, Pergamon.
- Calford, M. & Aitkin, L. (1983). Ascending projections to the medial geniculate body of the cat: evidence for multiple parallel auditory pathways through the thalamus. *The Journal of Neuroscience*. 11: 2365-2380.
- Carbajo, J. (2001). Los agonistas dopaminérgicos en la prevención de la sordera experimental inducida por ácido kaínico en la rata. Tesis para obtener el grado de Dr.: Universidad Complutense de Madrid.
- Collet, L., & Duclaux, R. (1986). Auditory brainstem evoked responses and attention: contribution to a controversial subject. *Acta Otolaryngologica* 101: 439-441.
- Crick, F. (1984). Function of the thalamic reticular complex: The search light hypothesis. *Neurobiology*. 81: 4586-4590.
- Dallos, P. (1981). Cochlear physiology. *Annual Review of Psychology*. 32: 153-190.
- Davis, H. (1983). An active process in cochlear mechanics. *Hearing Research*. 9: 79-90.
- Denes, P. & Pinson, E. (1993). *The speech chain: The physics and biology of spoken language* (2nd ed.). New York, Freeman.
- Déllano, P., Robles, I., & Robles, L. (2005) Sistema eferente auditivo. *Revista de Otorrinolaringología y Cirugía de Cabeza y Cuello*. 65: 55-62.
- Deutsch, J. & Deutsch, D. (1963) Attention: some theoretical considerations. *Psychological Review*. 70: 80-90.
- Doucet, J., Ross, A., Gillespie, M. & Ryugo, D. (1999). Glycine immunoreactive of multipolar neurons in the ventral cochlear nucleus with project to the dorsal cochlear nucleus. *The Journal of Comparative Neurology*. 408: 515-531.

- Faye-Lund, H. (1986). Projections from the inferior colliculus to the superior olivary complex in the albino rat. *Anatomy and Embrology*. 175: 35-52.
- Feliciano, M., & Potashner, S. (1996). Evidence of glutamatergic pathway from the guinea pig auditory cortex to the inferior colliculus. *Journal of Neurochemistry*. 65: 1348-1357.
- Gonzalez-Lima, F. & Scheich, H. (1984). Functional activation in the auditory system of the rat produced by arousing reticular stimulation: a 2-deoxyglucose study. *Brain Research*. 299(2): 201-214.
- Gonzalez-Lima, F. & Scheich, H. (1985). Ascending reticular activating system in the rat: A 2-deoxyglucose study. *Brain Research*. 344(1): 70-88.
- Gregory, S., Heath, J., & Rosemberg, M. (1989). Does selective attention influence the brain-stem auditory evoked potential? *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 73(6): 557-560.
- Guevara, M., Ramos, J., Hernández-González, M., Madera-Carrillo, H., & Corsi-Cabrera, M. (2000). CAPTUSEN: Sistema para la adquisición computarizada del EEG y los potenciales relacionados a eventos. *Revista Mexicana de Psicología*. 17: 77-88.
- Hernández-Peón, R., Scherrer, H. & Jouvet, M. (1956). Modification of electric activity in cochlear nucleus during attention in unanaesthetized cats. *Science*. 123: 331-332
- Hirschhorn, T., & Michie, P. (1990). Brainstem auditory evoked potentials (BAEPS) and selective attention revisited. *Psychophysiology*. 27(5): 495-512.
- Huffman, R., & Henson, O. (1990). The descending auditory pathway and acoustic-motor system: connections with the inferior colliculus. *Brain Research Review*. 15: 295-323.
- Imig, T., & Morel, A. (1985). Tonotopic organization in ventral nucleus of medial geniculate body in the cat. *Journal of Neurophysiology*. 53, 309-340.
- Jasper, H. (1958). Progress and problems in brain research. *Journal of the Mont Sinai Hospital, New York*. 25(3): 244-253.
- Kandel, E., Schwartz, J., & Jessel, T. (2000). *Principles of Neural Science*. New York, McGraw-Hill.
- Kadobayashi, I., & Toyoshima, A. (1984). Effects of attention on auditory evoked middle latency potentials. *Folia Psychiatrica et Neurologica*. 38(4): 459-464.
- Kemp, D. (1997). Understanding and using otoacoustic emissions. *Otodynamics*.
- Kimura, A., Donishi, T., Okamoto, K. & Tamai, Y. (2005). Topography of projections from the primary and non-primary auditory cortical areas to

- the medial geniculate body and thalamic reticular nucleus in the rat. *Neuroscience*. 135(4): 1325-1342.
- Luck, S. (2005). An introduction to the event-related potential technique. U.S.A: The Mit Press.
- Lukas, J. (1980). Human auditory attention: the olivocochlear bundle may function as a peripheral filter. *Psychophysiology*. 17: 444-452.
- Lukas, J. (1981). The role of efferent inhibition in human auditory attention: An examination of the auditory brainstem potentials. *International Journal of Neuroscience*. 12: 137-145
- Malmierca, M., Merchán M., Henkel, C. & Oliver, D. (2002). Direct projections from cochlear nuclear complex to auditory thalamus in the rat. *The Journal of Neuroscience*. 22: 10891-1897.
- Malmierca, M. (2004). The inferior colliculus a center for convergence of ascending and descending auditory information. *Neuroembryology and Aging*. 3: 215-229.
- Mangun, G., & Hillyard, S. (1990). Electrophysiological studies of visual selective attention in humans. In A. Scheibel & A. Wechesler (Eds.). *The Neurobiology of Higher Functions*. N.Y., U.S.A: Guilford.
- Matlin, M., & Foley, Hug. (1996). *Sensación y percepción*. México: Prentice Hall.
- Meneses, S., & Brailowsky, S. (1995). La atención selectiva I: teorías, estructuras cerebrales, y mecanismos neuroquímicos implicados. *Salud Mental*. 18:40-45.
- Meneses, S., & Brailowsky, S. (1995). La atención selectiva II: los mecanismos neurofisiológicos y las alteraciones. *Salud Mental*. 18: 49-56.
- Meneses, S. (2001). Neurofisiología de la atención: Potenciales relacionados a eventos. In V. R. Alcaraz & D. E. Gumá (Eds.). *Texto de neurociencias cognitivas*. México: Manual Moderno.
- Meric, C. & Collet, L. (1993). Comparative influence of repeated measurement and of attention on evoked otoacoustic emissions. *Acta otolaryngologica*. 113: 471-477.
- Michie, P., Solowij, N., Crawford, J., & Glue, L. (1993). The effects of between-source discriminability on attended and unattended auditory ERP's. *Psychophysiology*. 30: 205-220.
- Moller, A. (2003). *Sensory systems: Anatomy and physiology*. USA, Academic Press.
- Morest, K. (1964). The neural architecture of the medial geniculate body of the cat. *Journal of Anatomy*. 98: 611-680.

- Netter, F., Craig, J., Perkins, J., Hansen, J. & Koeppen, B. (2002). *Atlas of neuroanatomy and neurophysiology: Selections from the Netter collection of medical illustrations*. USA: Icon Custom Communications.
- Oatman, L. (1976). Effects of visual attention on the intensity of auditory evoked potentials. *Experimental Neurology*. 51: 41-53.
- Oliver, D., & Shneiderman, A. (1989). An EM study of the dorsal nucleus of the lateral lemniscus: inhibitory, commissural, synaptic connections between ascending auditory pathways. *The Journal of Neuroscience*. 9(3): 967-982.
- Plack, C. (2005). *The sense of hearing*. New York, Lawrence Erlbaum Associates.
- Pratt, H., & Sohmer, H. (1976). Intensity and rate functions of cochlear and brainstem evoked responses to click stimuli in man. *Archives of Oto-Rhino-Laryngology*. 212: 85-92.
- Perrot, X., Micheyl, C., Khalfa, S. & Collet, L. (1999). Stronger bilateral efferent influences on cochlear biomechanical activity in musicians than in non-musicians. *Neuroscience Letters*. 262: 167-170.
- Picton, T., & Hillyard, S. (1974). Human auditory evoked potentials II: effects of attention. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 36: 191-199.
- Picton, T., Woods, D., Baribeau-Braun, J., & Healey, T. (1977). Evoked potential audiometry. *The Journal of Otolaryngology*. 6: 90-119.
- Polich, J. (2007). Updating P300: An integrative theory of P3a and P3b. *Clinical Neurophysiology*. 118: 2128-2148.
- Popper, A., & Fay, R. (1992). *The mammalian auditory pathway: neurophysiology*. New York, Springer-Verlag.
- Posner, M., & Petersen, S. (1990). The attention system of the human brain. *Annuals Review of Neurosciences*. 13: 25-42.
- Sahley, T., Nodar, R. & Museik, F. (1997). *Efferent auditory system*. San Diego: Singular Publishing Group.
- Schofield, B., & Cant, N., (1999). Descending auditory pathways projections from the inferior colliculus contact superior olivary cells that project bilaterally to the cochlear nuclei. *The Journal of Comparative Neurology*. 409: 210-223.
- Stockard, J., E., Stockard, J., J., Westmoreland, B., & Corfits, J. (1979). Brainstem auditory-evoked responses: Normal variation as a function of stimulus and subject characteristics. *Archives of Neurology*. 36: 823-831.
- Styles, E. (1997). *The psychology of attention*. UK, Psychology Press.
- Treisman, A. (1964). Selective attention in man. *British Medical Bulletin*. 20: 12-16.

- Ulfendahl, M. (1997). Mechanical responses of the mammalian cochlea. *Progress in Neurobiology*. 53: 331-360.
- Velluti, R. (2008). *The auditory system in sleep*. Academic Press: San Diego.
- Winer, J. (2005). Decoding the auditory corticofugal systems. *Hearing Research*. 207: 1-9.
- Winer, J., Diehl, J. & Larue, D. (2001). Projections of auditory cortex to the medial geniculate body of the cat. *The Journal of Comparative Neurology*. 430: 7-55.
- Winer, J., Larue, D., Diehl, J. & Hefti, B. (1998). Auditory cortical projections to the cat inferior colliculus. *The Journal of Comparative Neurology*. 400: 147-174.
- Winer, J., Larue, D. & Huang, C. (1999). Two systems of giant axon terminals in the cat medial geniculate body: Convergence of cortical and GABAergic inputs. *The Journal of Comparative Neurology*. 413:181-197.
- Winer, J., Sally, S., Larue, D., & Kelly, J. (1998). Origins of medial geniculate body projections to physiologically defined zones of rat auditory cortex. *Hearing Research*. 130: 42-61.
- Webster, D., Popper, A., & Fay, R. (1996). *The mammalian auditory pathway: Neuroanatomy*. Springer-Verlag: New York.
- Weedman, D., & Ryugo, D. (1996). Projection from auditory cortex to the cochlear nucleus in rats: synapses on granulate cell dendrites. *The Journal of Comparative Neurology*. 371: 311-324.
- Wenthold, R. (1987). Evidence for a glycine pathway connecting the two cochlear nuclei: an immunocytochemical and retrograde transport study. *Brain Research*. 415: 183-187.
- Woldorff, M., Gallen, C., Hampson, S., Hillyard, S., Pantev, C., Sobel, D. & Bloom, F. (1993). Modulation of early sensory processing in human auditory cortex during auditory selective attention. *Neurobiology*. 90: 8722-8726.
- Woldorff, M., Hansen, J., & Hillyard, S. (1987). Evidence for effects of selective attention in mid-latency range of the human auditory event-related potential. *Current Trends in Event-Related Potential Research*. 40: 146-154.
- Wu, S. & Kelly, J. (1992). Synaptic pharmacology of the superior olivary complex studied in mouse brain slice. *The Journal of Neuroscience*. 12: 3084-3097.
- Yantis, S. (2002). *Stevens' handbook of experimental psychology*. John Wiley & Sons, Inc: New York.

- Zhang, H. & Kelly, J. (2001). AMPA and NMDA receptors regulate response of neurons in the rat's inferior colliculus. *Journal of Neurophysiology*. 86: 871-880.
- Zarabozo, D. (2002). ESVIS - Presentación de estímulos visuales [Programa de computadora]. Instituto de Neurociencias, Universidad de Guadalajara.
- Zarabozo, D. (2002). ESTADIS - Pruebas estadísticas paramétricas y no paramétricas (Programa para computadora v.1.2.1). México, D.F.: SEP (Reg. 03-2002-082817271200-01).

BIBLIOTECA CUCBA