



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE
CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS
DIVISION DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS AMBIENTALES
INSTITUTO DE NEUROCIENCIAS

**TIEMPO DE REACCIÓN Y
POTENCIALES RELACIONADOS CON EVENTOS
DURANTE LA PERCEPCIÓN DEL
CAMBIO DE VELOCIDAD DE UN MÓVIL**

TESIS

que para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO
(Opción Neurociencias)

PRESENTA

Daniel Zarabozo Enríquez de Rivera

Comité Tutorial y Sinodales:

Mtro Sergio Meneses Ortega (Director)
Dra. Julieta Ramos Loyo
Dr. Jorge Juárez González
Dr. Emilio Gumá Díaz
Dr. Victor Manuel Alcaraz Romero

Guadalajara, Jal.

Febrero de 2000

Esta tesis fue elaborada dentro del
proyecto 25915-H, apoyado por CONACyT

A Ana Leticia y a Daniel
como siempre y como con todo,
su apoyo y su ayuda incondicionales hicieron
que este trabajo sea tan suyo como mío.

A mi madre,
con enorme cariño y agradecimiento.

A la memoria de mi padre
(seguro que él habría
compartido mi satisfacción).

Agradecimientos

Al Mtro. Sergio Meneses
paciente y sabio tutor y amigo,
en el más amplio sentido de ambos términos

Al Dr. Víctor Manuel Alcaraz,
por haberme ayudado a encontrar el tiempo para
realizar este trabajo, y por ayudarme de incontables maneras

A todos los profesores del Instituto de Neurociencias,
por sus enseñanzas y su disposición constante para ayudar
en todas las formas posibles (y en algunas casi imposibles)

A mis compañeros,
por todo el apoyo que continuamente me brindaron
(y a Lupita y Aída en especial, porque el suyo
incluyó sujetos experimentales)

ÍNDICE

CUCEA



BIBLIOTECA CENTRAL

Resumen	
1. Introducción	1
2. La Vía Visual	5
La Retina	6
El Cuerpo Geniculado Lateral	8
La Corteza Visual	10
3. El registro de la Actividad Nerviosa	15
Técnicas invasivas	15
El registro y la estimulación extracelulares	
La Tomografía por Emisión de Positrones	
Técnicas no invasivas	18
El Electroencefalograma (EEG)	
Los Potenciales Relacionados con Eventos (PREs)	
4. El Cerebro y la Percepción del Movimiento	25
5. Trabajo experimental	35
Objetivos	35
Hipótesis	35
Material y método	36
Sujetos	
Estímulos	
Condiciones experimentales	
Aparatos	
Electrodos y filtros	
Resultados	44
Discusión	65
Aspectos conductuales	
Aspectos electrofisiológicos	
6. Referencias bibliográficas	79
7. Apéndice	83

RESUMEN

Múltiples trabajos con primates inferiores han reportado la existencia de células nerviosas en el área medial temporal (MT) que responden particularmente al movimiento de un estímulo. El equivalente de esta zona en el hombre se ubica en el área 19 de Brodman (banco superior de la circunvolución temporal superior). Relativamente poco se ha hecho sobre el registro de actividad EEG y potenciales relacionados con eventos (PREs) en seres humanos durante la percepción de movimiento, y no hemos encontrado trabajos sobre PREs relacionados con la percepción del cambio de velocidad de un móvil.

Para caracterizar la respuesta conductual y los PREs durante la percepción del cambio de velocidad de un móvil, en 10 sujetos varones se registraron tiempos de reacción (TR), respuestas correctas (RC) y PREs durante la presentación de un estímulo visual en movimiento que cambiaba su velocidad. En cada ensayo el estímulo aparecía en un extremo (izquierdo o derecho) de la pantalla y comenzaba a moverse hacia el otro extremo, siempre con la misma velocidad inicial (V_i): 150 mm/s. En el centro de la pantalla el estímulo podía a). continuar sin cambios (*control*); b) cambiar su orientación (de vertical a horizontal) manteniendo constante su velocidad (*orientación*), o c). disminuir o aumentar su velocidad manteniendo constante su orientación (*disminución* o *aumento*). Al llegar al otro extremo de la pantalla el estímulo desaparecía, para dar lugar a un nuevo ensayo.

En una condición se presentaron sólo ensayos *disminución* mezclados con ensayos *control* y *orientación*, y en otra sólo ensayos *aumento* también mezclados con ensayos *control* y *orientación*. Se investigaron 6 distintas velocidades finales (V_f): disminuciones a 50, 75 y 100 mm/s y aumentos a 200, 225 y 250 mm/s (correspondientes a $1/3$, $1/2$, $2/3$, $1\ 1/3$, $1\ 1/2$, y $1\ 2/3$ de V_i), y se pidió al sujeto que en cada ensayo oprimiera un botón si cambiaba la orientación y otro botón si cambiaba la velocidad del estímulo.

Conductualmente, los promedios de aciertos fueron mayores y los tiempos de reacción menores conforme la magnitud del cambio de velocidad (V_i/V_f) se alejaba de 1.0. Se cometieron más errores y los tiempos de reacción fueron mayores ante cambios de orientación que ante cambios de velocidad. Electroencefalográficamente, durante los ensayos *control* se observó el desarrollo de una positividad lenta en muchas de las derivaciones registradas, con excepción de las occipitales. Este cambio se discute como un componente emitido, probablemente relacionado con procesos de evaluación del movimiento o de atención. Los PREs encontrados durante las dos mayores disminuciones de velocidad y ante los cambios de orientación del estímulo parecen corresponder a la familia del P300, y podrían corresponder a una actualización del contexto en una tarea de discriminación. Por otra parte, durante las disminuciones mínimas y todos los aumentos de velocidad sólo pudo registrarse un componente positivo, lento, más prominente en regiones centrales y parietales.

INTRODUCCIÓN

El sistema visual de los primates (y de muchos otros organismos complejos) lleva a cabo numerosas funciones esenciales para la supervivencia en un entorno visualmente dinámico, y una de sus funciones más relevantes es la detección del movimiento y las trayectorias de los objetos móviles, de modo que el organismo pueda responder en forma adecuada a ello.

En cualquier situación en la que un organismo responde ante un estímulo (estacionario o en movimiento) postulamos que ha ocurrido una **percepción**, que puede entenderse en su forma más amplia como ese proceso que "... nos hace conscientes de nuestro entorno por medio de la sensación física" (Forgus, 1972). Aunque la definición anterior se antoja vaga e imprecisa, lo cierto es que el término no resulta sencillo de describir. Como Matlin (1996, p. 2) señala "La *sensación* se refiere a experiencias inmediatas y básicas, generadas por estímulos aislados simples. La *percepción* incluye la interpretación de esas sensaciones, dándoles significado y organización." ... "En la práctica no existe una clara división entre estos dos términos. ¿Qué tan complejos pueden llegar a ser los estímulos antes de que involucren más a la percepción que a la sensación? ¿Cuánta interpretación se necesita antes de que la sensación llegue a ser percepción?".

El estudio de la percepción en general y de la percepción del movimiento en particular puede enfocarse desde distintas perspectivas.

Por ejemplo, pueden estudiarse cuáles son las características de los estímulos en movimiento que influyen sobre los juicios o las respuestas de los sujetos. Este sería un enfoque desde la perspectiva de la Psicología Experimental.

Desde otra perspectiva se estudiarían los cambios que ocurren en la actividad del sistema nervioso de un sujeto al que se le presenta un objeto en movimiento. Este sería un enfoque desde la perspectiva de las Neurociencias.

Resulta obvio que dentro de ambas perspectivas mencionadas son de importancia tanto las características de los estímulos como la actividad del sistema nervioso, y lo que hace la diferencia entre enfoques es el énfasis que se hace en uno o en otro aspecto.

En lo que se refiere a un móvil, cualquiera posee múltiples características de las que es necesario seleccionar algunas si se quiere realizar un estudio controlado en el laboratorio. Son de importancia -entre otros- aspectos como su tamaño, su color y su brillantez, así como el hecho de que esas características se mantengan constantes o cambien durante su trayectoria. Por otra parte, un móvil comienza a serlo en un cierto instante y deja de serlo en otro; mientras se encuentra en movimiento, su velocidad puede mantenerse constante o cambiar (el móvil puede acelerar o desacelerar). Por último, existen condiciones importantes en el estudio de la percepción del movimiento que no están referidas al móvil mismo, como puede ser el contexto con respecto al cual el móvil se desplaza.

Las condiciones en las que se encuentra el sujeto que percibe el movimiento o el cambio de velocidad del móvil son también de importancia: ¿puede el sujeto mover libremente la cabeza y seguir al objeto a lo largo de su trayectoria?, ¿solamente puede mover los ojos para seguir al móvil o mantiene la vista sobre un punto fijo mientras el móvil se desplaza?. La diferencia entre estas situaciones determina que la percepción del movimiento pueda verse influida por más o menos sensaciones (las que generan los estímulos propioceptivos, por ejemplo).

La investigación que aquí presentamos se enmarca en el contexto de las Neurociencias y estudia la respuesta conductual (Tiempo de Reacción y Número de Aciertos) y la respuesta eléctrica cerebral (Potenciales Relacionados con Eventos) durante la percepción del cambio de velocidad de un móvil.

Aunque los detalles se especifican en el Capítulo 5 (Material y Métodos), puede bosquejarse aquí el procedimiento empleado en este trabajo:

Se registró la actividad electroencefalográfica de los sujetos mientras éstos observaban un rectángulo vertical que se desplazaba horizontalmente en un monitor de computadora.

El rectángulo podía **a)** moverse sin cambios durante todo su trayecto, o **b)** en un punto del trayecto cambiar su velocidad (disminuirla o aumentarla) manteniendo constante su orientación vertical, o **c)** en un punto del trayecto, cambiar su orientación de vertical a horizontal, manteniendo constante su velocidad.

Se solicitó a cada sujeto que oprimiera un botón si el rectángulo cambiaba su velocidad y que oprimiera otro botón si cambiaba su orientación. El sujeto no debería apretar un botón si el rectángulo no mostraba cambios.

Al finalizar el experimento se analizaron las respuestas conductuales (aciertos, tiempo de reacción) y la actividad EEG registradas en las distintas condiciones mencionadas (cambio de orientación y cambio de velocidad).

CUCBA



2. LA VÍA VISUAL

Los elementos más importantes de la Vía Visual son la retina, el cuerpo geniculado lateral y la corteza visual primaria o corteza estriada, que se muestran en la Figura 2.1.

En términos generales, en los primates y en el hombre los impulsos visuales pasan de la retina al nervio óptico. Situado sobre la superficie ventral del cerebro y en la extremidad anterior del tálamo, está el quiasma óptico. En él los nervios ópticos se decusan parcialmente en tal forma que, en tanto las fibras de la mitad temporal de cada retina permanecen sin cruzar al lado opuesto, las de la mitad nasal sí lo hacen. Así se forma, detrás del quiasma la cintilla óptica (tracto óptico), que contiene fibras de la porción temporal de la retina del ojo ipsilateral y de la porción nasal de la retina del ojo contralateral.

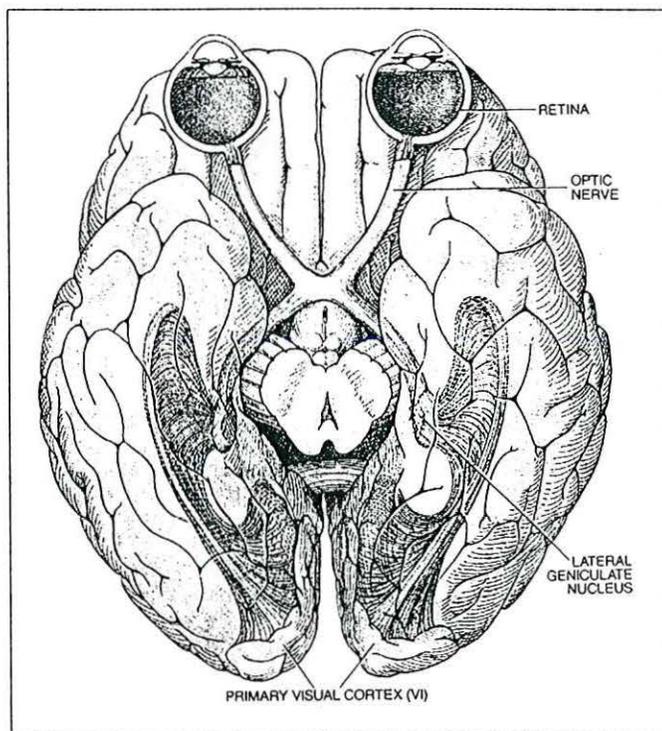


Figura 2.1. Las estructuras principales de la Vía Visual (Zeki, 1992, página 44)

Las cintillas ópticas se curvan alrededor del mesencéfalo, introduciéndose profundamente en la hendidura ubicada entre la corteza y el tronco cerebral, hasta alcanzar el cuerpo geniculado lateral del tálamo. Algunas fibras, sin embargo, continúan en una dirección posteromedial, por el brazo del cuerpo geniculado, para alcanzar el colículo superior (tubérculo cuadrigémino superior) que actúa como centro de reflejos visuales a través de sus conexiones con núcleos motores craneales y con el sistema reticular ascendente. Desde el cuerpo geniculado lateral, las neuronas tercera y final de la vía óptica pasan como radiación óptica por la pared lateral del asta occipital del ventrículo lateral, para alcanzar la corteza visual, que está ubicada a ambos lados de la cisura calcarina, sobre la cara medial del lóbulo occipital (Bowsher, 1966).

La retina

La retina es un manto de tejido nervioso que se encuentra en la pared interna del globo ocular, adosada al epitelio pigmentado. Está formada por cinco clases de neuronas: fotorreceptores (conos y bastones), células bipolares, células horizontales, células amacrinas y células ganglionares (Ganong, 1976; Tessier-Lavigne, 1991), como se muestra en la Figura 2.2. Estas neuronas se organizan en tres capas nucleares: la capa nuclear externa, situada en el fondo del ojo, que está formada por bastones y conos; la capa nuclear interna, constituida principalmente por los cuerpos de las células bipolares y las células amacrinas y la capa de células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico después de abandonar el globo ocular por la región denominada "disco óptico".

Un procedimiento común para estudiar el comportamiento de la retina ante estímulos luminosos consiste en registrar en forma extracelular la actividad de las células ganglionares, ya que su activación corresponde a la salida última de la información que ha sido procesada en la retina y la primera entrada de información desde la

retina al primer relevo sensorial (visual) en el SNC: el núcleo geniculado lateral, en el tálamo.

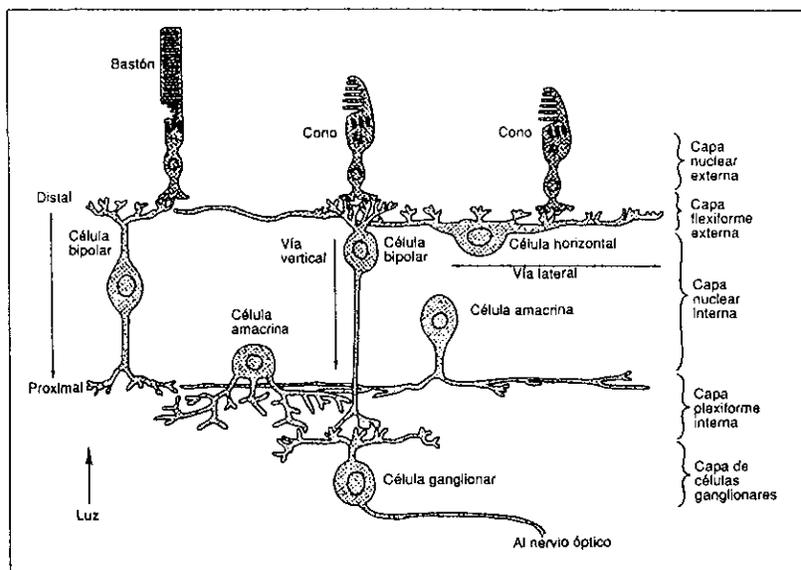


Figura 2.2. Esquema de la organización celular en la Retina (Kandel, Schwartz y Jessell, 1997, página 446)

Las células ganglionares de la retina fueron clasificadas en términos de su patrón de respuesta a la luz como células "centro encendido" y células "centro apagado" por Kuffler, en 1953 (Goldberg y Robinson, 1978; Hubel y Wiesel, 1979) y más recientemente por Leventhal y colaboradores (Zeki y Shipp, 1988) en términos de sus características físicas y funcionales como células $P\alpha$ y células $P\beta$.

Esta última clasificación es más apropiada para estudios relacionados con percepción del movimiento, ya que en esos términos se encuentran las siguientes diferencias: a). las células $P\alpha$ son poco sensibles a la longitud de onda del estímulo, mientras que las $P\beta$ son muy selectivas a esa propiedad del estímulo; b). las células $P\alpha$ responden en forma más rápida y transitoria, mientras que las células $P\beta$ se caracterizan por respuestas lentas de carácter tónico; y c). las células $P\alpha$ poseen campos receptivos más grandes y mayor

sensibilidad a los contrastes, mientras que las células $P\beta$ tienen campos receptivos pequeños y menor sensibilidad a los contrastes. Las células $P\alpha$ se encuentran en mayor abundancia en la periferia de la retina, mientras que hacia la fovea abundan las células $P\beta$. El movimiento de un estímulo en el campo visual produce cambios de contraste entre él y el fondo, de manera que las propiedades funcionales de las células $P\alpha$ les permiten responder a ese tipo de cambios mejor que las células $P\beta$.

El cuerpo geniculado lateral

Las células ganglionares de la retina proyectan sus axones hacia el cuerpo geniculado lateral del tálamo. Las neuronas que forman esta estructura se agrupan en seis capas claramente diferenciadas (Hubel, 1960; Zeki, 1992). Las cuatro capas más dorsales están constituidas por células de cuerpos pequeños, y son denominadas en conjunto región parvocelular, mientras que las dos capas más ventrales están formadas por células cuyos cuerpos son grandes, y se denominan en conjunto región magnocelular (Figura 2.3).

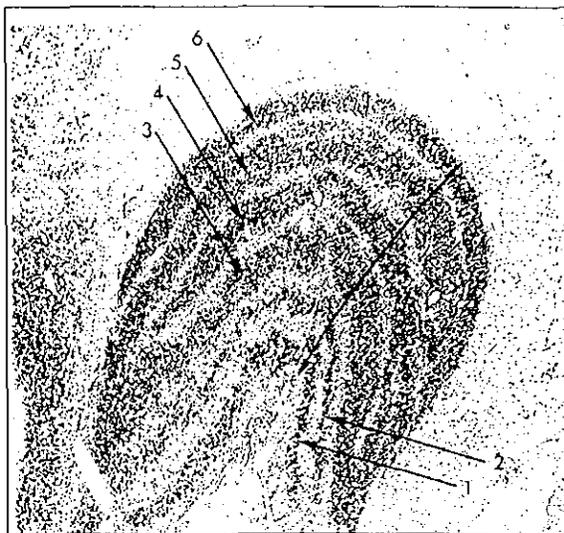


Figura 2.3. Microfotografía de una sección transversal del Cuerpo Geniculado Lateral de un mono Rhesus (Carlson, 1996, página 147)

Las hemirretinas que reciben la imagen del campo visual izquierdo proyectan hacia el cuerpo geniculado lateral derecho, mientras que las hemirretinas que reciben la imagen del campo visual derecho proyectan hacia el cuerpo geniculado lateral izquierdo. En términos de dónde provienen las aferencias retinianas, se pueden hacer en el cuerpo geniculado lateral dos agrupaciones: a). en función del ojo de donde provienen las aferencias se observa que las capas 1, 4 y 6 reciben aferencias del ojo contralateral, mientras que las capas 2, 3 y 5 reciben aferencias del ojo ipsilateral; b). en función del tipo de células ganglionares de la retina se observa que las células $P\alpha$ hacen sinapsis en la región magnocelular (capas 1 y 2), mientras que los axones de las células $P\beta$ llegan a la región parvocelular (Hubel, 1960; Mason y Kandel, 1991). En cada una de las capas se proyecta una representación del hemicampo visual contralateral.

Las células de la región magnocelular del cuerpo geniculado lateral y las células $P\alpha$ de la retina comparten muchas características funcionales (insensibilidad al color, rapidez de conducción, sensibilidad a los contrastes); lo mismo ocurre con las células de la región parvocelular del cuerpo geniculado lateral y las células $P\beta$ de la retina (respuesta específica al color, conducción más lenta, campos receptivos más pequeños, relativa insensibilidad a los contrastes). Esta similitud ha dado lugar (Zeki y Shipp, 1988) a que las células $P\alpha$ sean también denominadas células M (por magnocelular) y las células $P\beta$ reciban también la denominación de células P (por parvocelular).

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

La corteza visual

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

La **corteza visual primaria** (corteza estriada, V1) se encuentra ubicada en los lóbulos occipitales del cerebro, y recibe aferencias directamente del cuerpo geniculado lateral, situado en el tálamo. La **corteza visual secundaria** (corteza de asociación visual, corteza extraestriada, áreas V2, V3, V4 y V5) agrupa a zonas corticales ubicadas tanto en regiones occipitales como en regiones parietales y temporales. De acuerdo con la clasificación de Brodman, se dan las siguientes correspondencias aproximadas: V1 corresponde al área 17; V2 y V3 corresponden al área 18, y V3a, V4 y V5 corresponden al área 19.

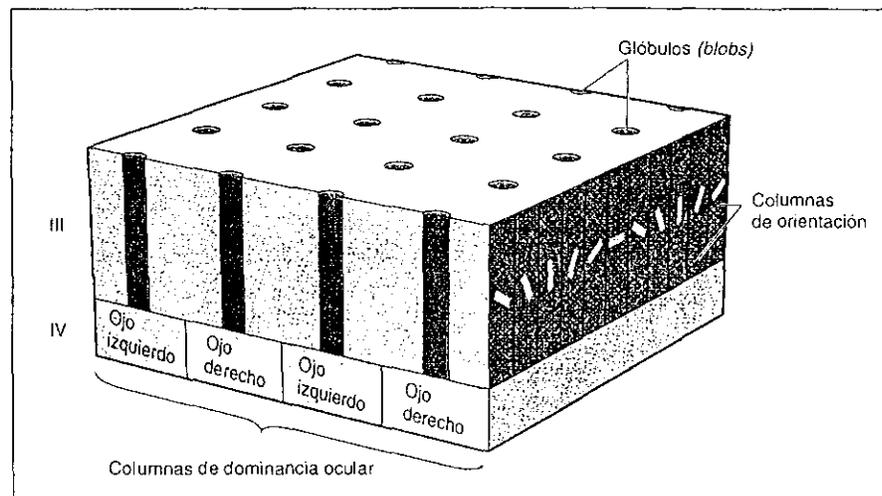


Figura 2.4. Columnas de dominancia ocular en la corteza visual (Bear, Connors y Paradiso, 1998, página 265)

En la corteza visual primaria existe también, como en el cuerpo geniculado lateral, una representación tópica de los campos visuales. Llama la atención que una parte proporcionalmente mayor de la corteza visual esté dedicada a la representación del campo visual que se proyecta en la fovea (cuya área es comparativamente pequeña). Este

hecho ha llevado a algunos autores (p. ej. Rosenzweig y Leiman, 1992) a proponer que los ojos móviles son una respuesta evolutiva que lleva a economizar tejido cerebral, sin perder la capacidad de resolver con detalle las imágenes. Se presenta en la corteza visual una organización en módulos columnares de dominancia ocular (Figura 2.4), que agrupan a células que responden diferencialmente a características de un estímulo (p. ej. su orientación o la dirección en la que se mueve) y que reciben aferencias principalmente de uno u otro ojo. La corteza visual humana tiene cerca de 2 mm. de espesor y consiste de seis capas (numeradas de manera que la 1 es la más superficial y la 6 la más profunda) de células nerviosas que se encuentran entre la superficie pial y la sustancia blanca que subyace. La existencia de estas capas es discernible a simple vista, debido a las diferencias de densidad de fibras y células nerviosas que ahí se encuentran.

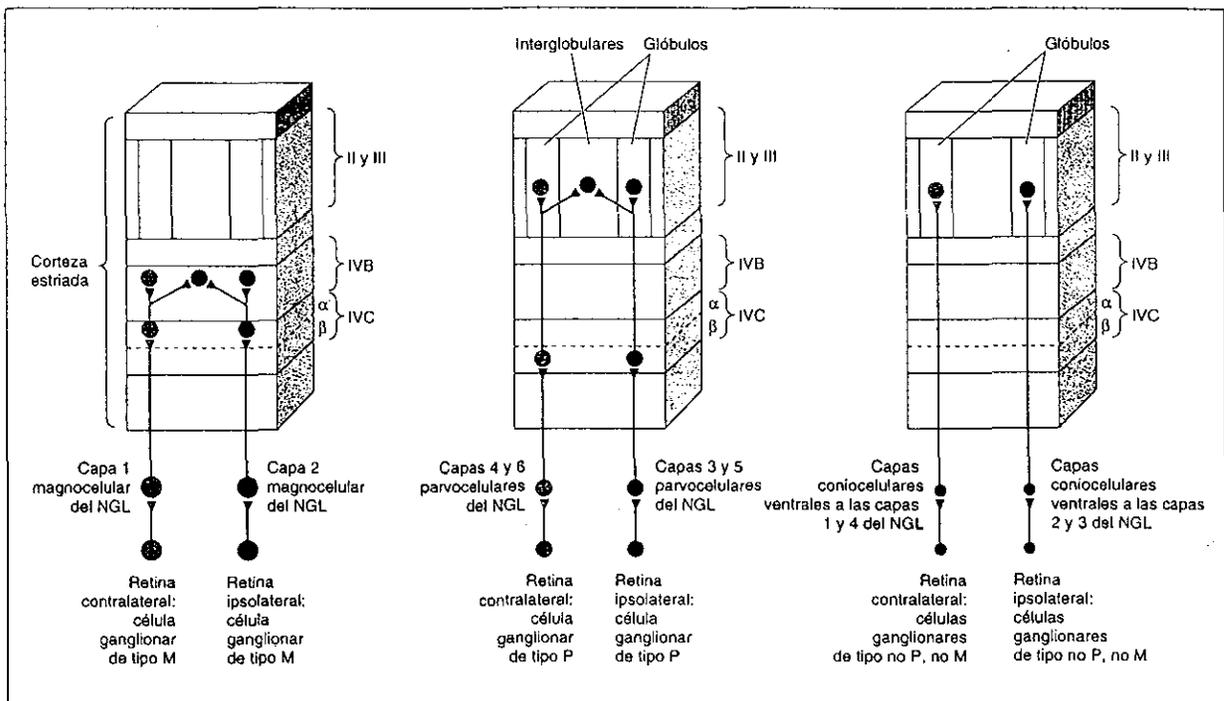


Figura 2.5. Las vías paralelas desde la retina hacia la corteza estriada (Bear, Connors y Paradiso, 1998, página 258)

La capa 4 de la corteza primaria es la que recibe la mayoría de las aferencias que provienen del cuerpo geniculado lateral. Esta capa se divide a su vez en cuatro estratos (subláminas) denominados 4A, 4B, 4C α y 4C β .

Las proyecciones de las regiones magnocelular y parvocelular del cuerpo geniculado lateral terminan en distintas regiones de la corteza visual primaria (Livingstone y Hubel, 1988; Mason y Kandel, 1991). Los axones de las células M terminan principalmente en la sublámina 4C α ; los axones de un grupo de células P terminan principalmente en la sublámina 4C β mientras que los axones de un tercer grupo de células, ubicadas en la región interlaminar, del cuerpo geniculado lateral terminan en las capas 2 y 3 de la corteza visual, en agrupaciones de células denominadas burbujas, glóbulos, manchas o estacas corticales (en inglés "blobs").

La Figura 2.5 presenta en forma esquematizada la serie de proyecciones nerviosas desde la retina hasta la corteza visual primaria (V1) en los sistemas Magnocelular y Parvocelular.

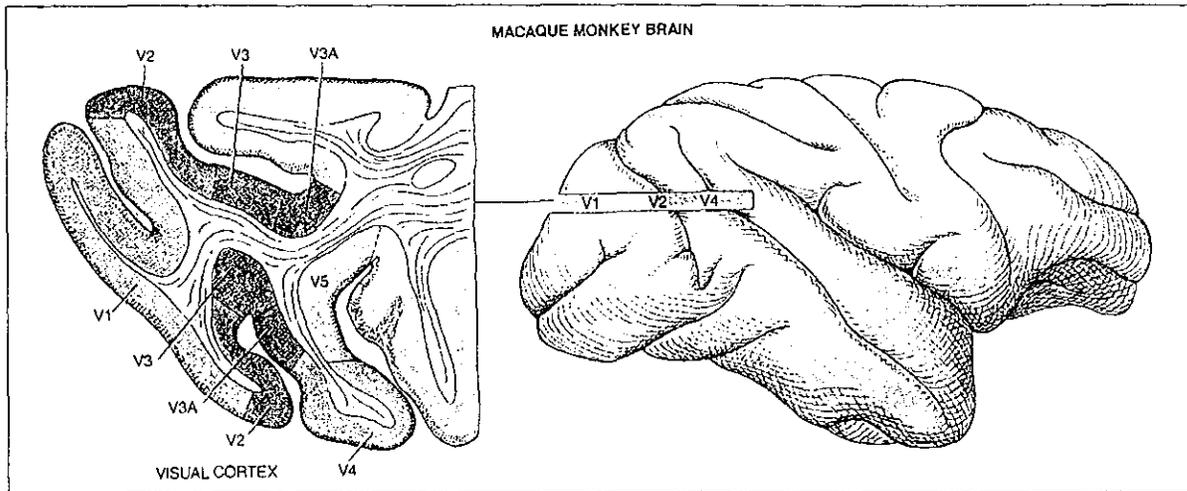


Figura 2.6. Áreas de la corteza visual en el mono rhesus (Zeki, 1992, página 44).

Las distintas regiones de la corteza visual secundaria (o corteza de asociación visual) reciben aferencias de la corteza visual primaria. De hecho, una nomenclatura extensamente utilizada asigna el nombre V1

a la corteza estriada y los nombres **V2**, **V3**, **V4** y **V5** a distintas regiones corticales relacionadas funcionalmente con la percepción de la forma y del movimiento (Figura 2.6).

Los números 1 a 5 en los nombres mencionados fueron empleados debido a que se pensaba que existía precisamente ese orden temporal en el procesamiento de información visual. Más recientemente se ha visto que en algunos casos el procesamiento de información visual se hace de manera paralela y no tan estrictamente secuencial, pero la nomenclatura ha perdurado.

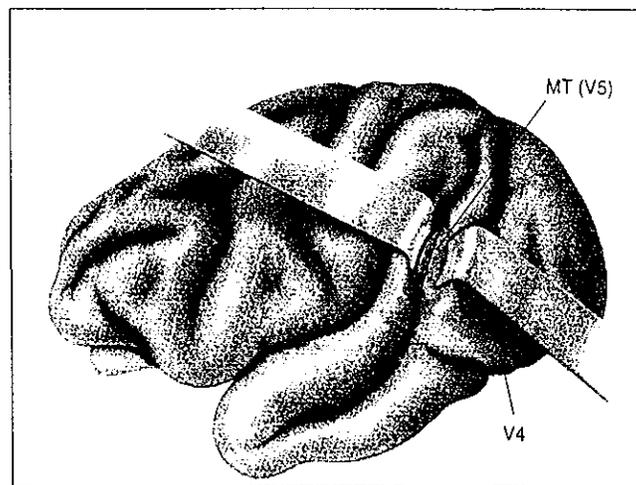


Figura 2.7. Ubicación del Área Medial Temporal (MT, V5) en el cerebro del mono Rhesus (Bear, Connors y Paradiso, 1998, página 267)

En particular, por su importancia para el presente estudio, V5 (denominada también MT o área temporal media) se encuentra ubicada en el banco superior temporal de la circunvolución temporal superior (Figura 2.7) y V5a (denominada MST o área temporal medial superior) se encuentra en el banco anterior de la misma circunvolución (Kandel, 1991).

En los primeros años de la década de 1980 Ungerleider y Mishkin propusieron la existencia de dos divisiones funcionalmente distintas en las áreas visuales de asociación: la región temporo-occipital, necesaria para aprender a identificar objetos por su apariencia, y la

región parieto-occipital, necesaria para la realización de tareas que implicaban discriminar la posición de los objetos. Ellos postularon que de la corteza estriada parte información que en la corteza extraestriada comienza a separarse en dos flujos: uno relacionado con el "qué" y el otro relacionado con el "dónde" (Livingstone y Hubel, 1988; Carlson, 1996). Un flujo es descendente y termina en la corteza del lóbulo temporal inferior. El otro es ascendente y termina en la corteza del lóbulo parietal posterior (Figura 2.8). El flujo ventral de información se relaciona con **qué es** el objeto, mientras que el flujo dorsal se relaciona con **dónde** se localiza el mismo.

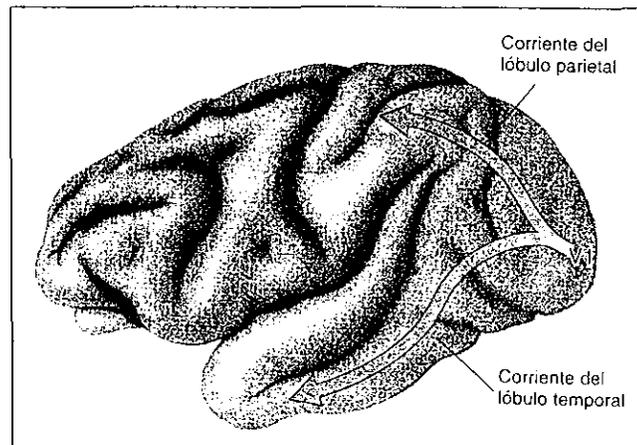


Figura 2.8. Flujos dorsal y ventral a partir de la corteza estriada (Bear, Connors y Paradiso, 1998, página 267)

Las preguntas de investigación del presente trabajo se orientan más hacia el segundo aspecto mencionado, el "dónde", ya que el movimiento de un objeto implica un cambio en su ubicación en el espacio.

Nuestra hipótesis postula que existirán cambios en la actividad eléctrica de la corteza cerebral relacionados con el movimiento de un estímulo, y que estos cambios podrán observarse en regiones parietales o parietotemporales, correspondiendo a la activación del Sistema Magnocelular.

EL REGISTRO DE LA ACTIVIDAD NERVIOSA

La actividad del Sistema Nervioso puede registrarse empleando diversos procedimientos técnicos que difieren básicamente en tres aspectos: su resolución temporal, que se refiere a la capacidad para detectar fenómenos dinámicos que cambian en el tiempo, desde las milésimas de segundo hasta las horas o los días; su resolución espacial, que se refiere a la sensibilidad de la técnica para detectar cambios en áreas de distintos tamaños o extensiones, desde las milésimas de milímetro hasta los centímetros y, finalmente, su grado de invasividad, que se refiere a la necesidad (o a la ausencia de ella) de inyectar alguna sustancia al organismo o practicar incisiones, hacer cortes o producir lesiones en el tejido nervioso (Brailowsky, 1995).

Técnicas invasivas

Entre las técnicas invasivas que más han sido empleadas en el estudio de la actividad del Sistema Nervioso durante la percepción del movimiento se encuentran el **registro y la estimulación extracelular** y la **tomografía por emisión de positrones**.

La primera técnica posee alta resolución temporal (puede dar cuenta de eventos que ocurren en el curso de milisegundos) y alta resolución espacial (al registrarse solamente la actividad de la célula más próxima al electrodo se ubica con claridad el lugar donde ocurren los cambios); los hallazgos que pueden realizarse están restringidos a lo que ocurre en una región muy pequeña del Sistema Nervioso.

Por otra parte, la segunda técnica tiene una baja resolución temporal (sólo puede dar cuenta de lo que ocurre en el curso de segundos o minutos), y una alta resolución espacial (puede ubicar precisamente las regiones del Sistema Nervioso en las que ocurre el cambio), con la característica de que permite registrar regiones más amplias en el

cerebro, lo que nos proporciona una idea de lo que ocurre en estructuras mayores y no solamente lo que ocurre en una célula aislada.

El registro y la estimulación extracelulares

La aplicación de esta técnica implica la introducción de electrodos de punta muy fina hasta colocar ésta en la vecindad de una célula o de un grupo de células nerviosas, ya sea para registrar los cambios de potencial eléctrico que ocurren en esas células durante algún evento particular, o para hacer pasar por el electrodo pequeñas corrientes eléctricas que estimulan la actividad de las células que se encuentran cerca del electrodo.

Si la punta del electrodo es suficientemente fina, puede lograrse el registro de la actividad de una célula aislada; si la punta es más gruesa solamente puede registrarse la actividad de un conjunto de células, algunas de las cuales pueden ser diferenciadas por la magnitud del cambio eléctrico, que en general corresponde a la cercanía de las células en cuestión a la punta del electrodo o al tamaño de las distintas células. En los estudios que emplean esta técnica, el dato más frecuentemente usado es la frecuencia de disparo (disparos/segundo) de las células registradas.

Esta técnica fue empleada por Hubel y Wiesel en 1968 para registrar células en la corteza visual primaria del mono rhesus, durante el movimiento de una barra luminosa sobre el campo receptivo de las células, en 14 direcciones distintas (Albright y Stoner, 1995), encontrando una selectividad de las células en esa región para disparar solamente cuando el estímulo se movía en cierta dirección. También fue ésta la técnica empleada por Albright (1984) y por Albright, Desimone y Gross (1984) para demostrar que alrededor de un 95 % de las células sensibles al movimiento que se encuentran en el área V5 (MT) exhiben una marcada selectividad para la dirección del movimiento del estímulo, y que están organizadas en columnas que

agrupan a células de preferencia direccional similar (Albright, 1991).

Por otra parte, Salzman, Britten y Newsome (1990) estimularon extracelularmente grupos neuronales de preferencia direccional similar, logrando influir en la respuesta conductual correspondiente a la percepción del movimiento de un estímulo.

La Tomografía por Emisión de Positrones

La Tomografía por Emisión de Positrones (PET por sus siglas en inglés) es una técnica que tiene una alta resolución espacial, aunque posee una muy baja resolución temporal (del orden de segundos a horas).

En esta técnica se administra endovenosamente al paciente alguna sustancia marcada radioactivamente (p. ej. 2-deoxiglucosa o $H_2^{15}O$) y luego se le coloca en un aparato que es capaz de registrar la emisión de partículas subatómicas, y que es conectado a una computadora. Cuando las moléculas radioactivas decaen, emiten partículas subatómicas llamadas positrones, que son detectadas por el aparato. La computadora determina qué regiones del cerebro absorbieron la sustancia radioactiva y muestra una imagen de una sección del cerebro, en la que se aprecia el nivel de actividad de cada una de sus diversas regiones. Las dosis de sustancia radioactiva administradas a los seres humanos son inocuas (Carlson, 1996).

Un ejemplo del empleo de esta técnica lo constituye el estudio de Ffyché, Skidmore y Zeki (1995), en el que se presentaron estímulos equiluminicos (iguales en brillantez, pero distintos en color) para generar una impresión de movimiento, encontrando que la región V5 de la corteza cerebral es activada por esta clase de estímulos, mientras que no se apreció actividad significativa en la región V4 (que es un área cortical que responde a cambios en la coloración de los estímulos visuales). En el estudio mencionado, el dato relevante fue el flujo sanguíneo local (rCBF), que permitió ubicar espacialmente

las áreas cerebrales más involucradas en el procesamiento de la información.

Técnicas no invasivas

Entre las principales técnicas para registrar la actividad del Sistema Nervioso que no implican el atentar contra la integridad física del sujeto se encuentran el **electroencefalograma** (EEG) y, derivado de la misma clase de registro, el registro de los **potenciales relacionados con eventos** (PREs).

El electroencefalograma

La actividad eléctrica proveniente del cerebro, susceptible de ser registrada en forma superficial sobre el cráneo fue descubierta en 1929 por Hans Berger, quien le dio el nombre de electroencefalograma (Swartz y Goldensohn, 1998).

Esta actividad es resultante de corrientes iónicas generadas por procesos bioquímicos que tienen lugar a nivel celular. Los principales generadores son las capas de dipolos que se forman por la disposición de las células piramidales en la sustancia gris de la corteza cerebral (Schaul, 1998). Un dipolo es un elemento que tiene dos sitios adyacentes con cargas eléctricas opuestas: una corriente positiva (Na^+ , Ca^{2+}) es absorbida en un extremo del dipolo (el pozo) y proviene del otro extremo (la fuente).

El campo eléctrico que se forma alrededor de una célula piramidal da lugar a un dipolo debido a la morfología de la misma neurona: un extremo está constituido por un eje relativamente largo (el axón) y en el otro extremo se encuentra un cúmulo de terminaciones sinápticas. Así, cambios en el potencial de membrana ocurren en alguno de los dos extremos, dependiendo del tipo de entrada que esté activa en un momento dado.

A pesar de que en 1932 Adrian y Matthews propusieron una de las primeras teorías sobre la electrogénesis del EEG sugiriendo que éste

era una suma de los potenciales de acción (Harmony, 1990), son los potenciales postsinápticos (PPS) más que los potenciales de acción los que dan lugar al EEG que se registra de manera superficial, y la razón de esto radica en que aunque los potenciales de acción tienen una amplitud mayor, los PPS son de mayor duración e involucran mayor superficie de la célula nerviosa, posibilitando así efectos de sumación, tanto temporal como espacial. De hecho, la duración de los potenciales de acción es de 10 a 30 veces más corta que la duración de los PPS, de modo que para que se diera una sumación temporal de los primeros debería ocurrir una sincronización casi perfecta, en el orden de fracciones de milisegundo (Schaul, 1998).

La sincronización de los potenciales postsinápticos en el tiempo explica también las relaciones entre frecuencia y amplitud que se observan en el EEG. La actividad de alta frecuencia es generalmente menor en amplitud que la actividad más lenta. Las ondas delta pueden durar de un cuarto a medio segundo y, aun si los generadores estuvieran de 10 a 30 % fuera de sincronía una gran proporción de la superficie generadora estaría relativamente en sincronía en cualquier momento, generando así potenciales relativamente grandes. En forma general, el EEG registrado sobre la superficie del cráneo "...refleja las polarizaciones (hiperpolarizaciones y despolarizaciones graduadas en las sinapsis y en la red de conexiones corticales formada por fibras finas, tanto axónicas como dendríticas." (Pribram, 1998).

La Tabla 3.1 presenta en forma muy resumida las características principales de las ondas EEG en los seres humanos.

Claro está que al ser la frecuencia un continuo, los puntos de corte que definen a los distintos ritmos son un tanto arbitrarios. Otra definición de ritmos electroencefalográficos (de entre las muchas que seguramente son posibles) es la de Bickford (1988) que sólo considera cuatro bandas: Delta (0.5 - 4 Hz), Theta (4 - 8 Hz), Alfa (8 - 13 Hz) y Beta (13 - 25 Hz).

Tipo de onda o ritmo	Rango de frecuencia (Hz)	Amplitud o voltaje (μ V)	Región de prominencia o máximo	Circunstancia en que aparece
Alfa	8 - 12	5 - 10	Occipital y parietal	Despierto, relajado, ojos cerrados
Beta	18 - 30	2 - 20	Precentral y parietal	Despierto, sin movimiento
Gamma	30 - 50	2 - 10	Precentral y frontal	Despierto, excitado
Delta	0.5 - 5	20 - 200	Variable	Profundamente dormido
Theta	5 - 7	5 - 100	Frontal y temporal	Despierto, con la vigilancia reducida

Tabla 3.1. Nombres, rangos de frecuencia y características básicas de los distintos ritmos electroencefalográficos (Rosenzweig y Leiman, 1992, página 183).

Los Potenciales Relacionados con Eventos (PREs)

Un Potencial Relacionado con Eventos (PRE) consiste de una serie de cambios de voltaje que en el tiempo se presentan como un conjunto de "crestas" y "valles" denominados componentes, cuyo número y apariencia difiere dependiendo de la modalidad sensorial que se emplee para producirlos y de otros factores (como la intensidad del estímulo y las condiciones particulares de la situación en la que se presenta el mismo). Así, la morfología de un PRE está definida tanto por el número de componentes que lo constituyen, como por las latencias (tiempo desde la presentación del estímulo) y los voltajes de cada uno de esos componentes.

Los componentes más tempranos de un PRE (los que aparecen antes de 80 ms) son denominados "exógenos". Están primordialmente determinados por las características físicas del estímulo y son relativamente insensibles a cambios en el estado psicológico del individuo; por otra parte, muchos de los componentes más tardíos son altamente sensibles a cambios en el estado del sujeto, el significado del

estímulo o las demandas de procesamiento de información de la tarea y son denominados "endógenos" (Hillyard y Picton, 1987):

La identificación de "componentes" en un PRE parecería una tarea sencilla (Rugg y Coles, 1995); en principio solamente sería necesario enfocar la atención sobre alguna característica de la onda resultante (p. Ej. una cresta o un valle) y esa característica se convertiría en el componente de interés. La medición del componente se haría entonces en términos de su voltaje y de su latencia. Sin embargo, los mismos autores hacen notar que en la realidad la definición de un componente no es tan simple, ya que una onda registrada en la superficie craneal puede estar formada por la contribución de distintos conjuntos neuronales. Por otra parte, tampoco es fácil la asociación unívoca de un cierto componente con un proceso psicológico específico.

Un PRE producido por un estímulo auditivo (un clic) consiste de 16 o más componentes que aparecen en un intervalo de 1.5 a 1000 milisegundos posterior al inicio del estímulo (Hillyard, 1988), mientras que un PRE producido por la presentación de un tablero cuadriculado que invierte los colores de los cuadros 2 veces por segundo produce un potencial que, en la zona occipital se caracteriza por un pico positivo alrededor de los 100 milisegundos (Nuwer, 1998), aunque como en el caso de todas las modalidades sensoriales pueden encontrarse componentes tempranos, en el rango de 20 a 100 msec (Goff, 1974). De manera similar, han sido descritos PREs correspondientes a otras modalidades sensoriales, como los producidos por estímulos olfativos o los que resultan de estimulación gustativa. La magnitud de los potenciales evocados es pequeña cuando se compara con la de la actividad EEG en la que se encuentran inmersos. Por esta razón para poder ver con claridad la morfología de un PRE es necesario sumar algebraicamente, punto a punto, un gran número de segmentos de actividad EEG que contienen potenciales evocados individuales para obtener una estimación real de la actividad eléctrica que provoca el estímulo. El resultado de esta suma se

divide -también punto a punto- entre el número de potenciales que lo originaron, dando lugar a un PRE "promedio". Estos promedios pueden ser individuales (obtenidos a partir de un cierto número de PREs registrados en un individuo) o grupales (obtenidos a partir de los PREs promedios de un cierto número de individuos).

Al ser la actividad eléctrica de fondo (el EEG) de carácter aleatorio, cuando se suman algebraicamente varios segmentos el voltaje resultante tiende a valores cercanos a cero, mientras que la actividad provocada por el estímulo (el PRE), al ser repetitiva y relacionada temporalmente con la estimulación, se define más claramente y crece en forma proporcional a la cantidad de segmentos que se suman (o, más precisamente, el voltaje del EEG -que en esta situación es considerado como "ruido"- decrece). En los términos de Glaser y Ruchkin (1976, p. 180) "... la promediación atenúa el ruido hasta una cantidad residual que es directamente proporcional a la intensidad del ruido de fondo e inversamente proporcional a la raíz cuadrada del número ondas evocadas utilizadas."

Durante el registro de potenciales evocados puede inducirse actividad eléctrica extraña (p. ej. resultante de movimientos del sujeto durante el registro, de parpadeos o de movimientos lentos de los ojos). A esta actividad que no está directamente relacionada con la producida en Sistema Nervioso por el estímulo sensorial se le denomina "artefactos".

En el caso de los potenciales evocados visuales, una importante fuente de artefactos se origina en los movimientos oculares durante el registro. Es importante no incluir en la promediación los registros con artefactos, ya que puede ocurrir que el potencial promedio resultante presente componentes que no son resultado del estímulo o que, de alguna manera los componentes propios del potencial se vean atenuados o distorsionados.

Para evitar la inclusión de registros con artefacto en la promediación pueden emplearse métodos que van desde la inspección

visual de los registros que se usarán para obtener los promedios hasta el empleo de conjuntos de ecuaciones basados en la covarianza del registro de los movimientos oculares y de la actividad EEG (p. Ej. Gevins, 1990). En este trabajo se excluyeron los segmentos que presentaban algún artefacto con base en la inspección visual de los registros EEG.

EL CEREBRO Y LA PERCEPCIÓN DEL MOVIMIENTO

Los trabajos de Minkowsky en 1920 (Livingstone y Hubel, 1988), fueron los primeros en establecer que cada ojo proyecta, de acuerdo con un patrón bien definido, hacia tres de las seis capas del cuerpo geniculado lateral. Cada hemirretina está representada tres veces en cada cuerpo geniculado, dos de ellas en las capas de la región parvocelular y otra en la región magnocelular, de modo que los seis mapas topográficos del campo visual se encuentran perfectamente registrados en este relevo talámico.

Cuando en la corteza cerebral primaria se realizan tinciones que hacen resaltar la citocromo-oxidasa (enzima que se encuentra en las mitocondrias) puede observarse que resaltan grupos de células nerviosas que fueron denominadas "blobs" (glóbulos, burbujas, manchas o estacas corticales). Utilizando esta misma tinción para citocromo-oxidasa en el área V2 (área 18 de Brodman) pueden observarse franjas más gruesas que las burbujas del área V1 (Livingstone y Hubel, 1988; Zeki, 1992). Estas franjas son denominadas, en función de su apariencia al ser teñidas, como "gruesas" y "delgadas" o "claras" y "oscuras".

Por otra parte, los estudios realizados por David Hubel y Torsten Wiesel (p. ej. Hubel y Wiesel, 1959; Hubel, 1960; Hubel y Wiesel, 1979) en distintas estructuras de la vía visual aportaron muchos de los conocimientos que se tienen en la actualidad sobre el funcionamiento de ese sistema sensorial.

En 1959 Hubel y Wiesel, estudiando la respuesta de las neuronas en la corteza visual primaria del gato encontraron que no sólo había células que respondían a la presencia o ausencia de luz sobre un área específica de la retina (el campo receptivo de la célula), sino que algunas células respondían específicamente a características como la orientación del estímulo (vertical u horizontal) o a la dirección en

la que este se presentaba (de izquierda a derecha o viceversa) de un estímulo sobre la retina. Dependiendo de la cantidad de características del estímulo que era necesario integrar para dar lugar a la respuesta ellos clasificaron a las células de la corteza visual como "simples" o "complejas".

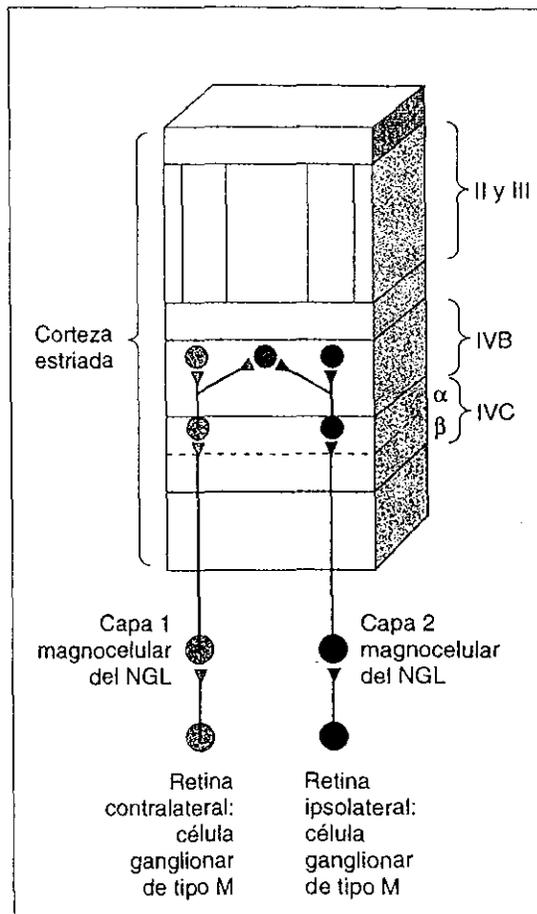


Figura 4.1. Esquema de las conexiones nerviosas en el Sistema Magnocelular (Bear, Connors y Paradiso, 1998, página 258)

Las neuronas de la corteza estriada (V1) proyectan hacia otras zonas corticales, situadas tanto en el mismo lóbulo occipital (V2) como en regiones más alejadas (V3 en la región medial superior temporal y V4 y V5 - o MT - en la región medial temporal). En estas proyecciones se mantiene la separación originada en las células Pa (denominadas

células M -por magnocelular-) y las células P β (denominadas células P -por parvocelular-) de la retina.

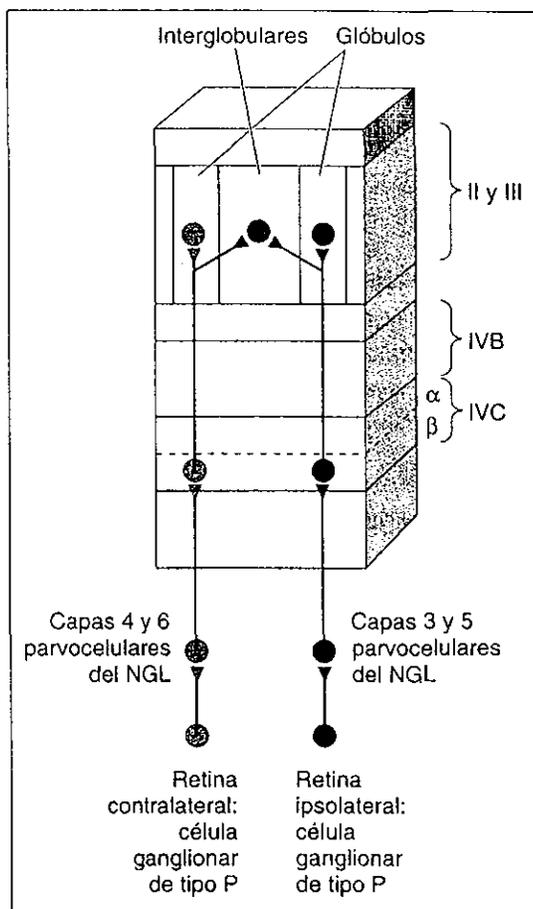


Figura 4.2. Esquema de las conexiones nerviosas en el Sistema Parvocelular (Bear, Connors y Paradiso, 1998, página 258)

De acuerdo con distintos autores (Livingstone y Hubel, 1988; Zeki y Shipp, 1988; Mason y Kandel, 1991) pueden describirse esquemáticamente varios sistemas de proyección desde la retina hasta la corteza cerebral, anatómica y funcionalmente distintos, aunque interrelacionados:

Sistema Magnocelular. Este sistema es principalmente responsable de procesar la información relacionada con el movimiento de los objetos, y su origen se encuentra en las células ganglionares M de la retina.

Como se presenta en forma esquemática en la Figura 4.1. los axones de las células M proyectan a la región magnocelular del cuerpo geniculado lateral (capas 1 y 2). A su vez, los axones que surgen de las células del cuerpo geniculado lateral se dirigen a la corteza visual primaria (V1) en donde hacen sinapsis con neuronas en el estrato 4C α (Figura 2.5). Estas últimas células proyectan sus axones al estrato 4B de la misma región cortical, y de ahí surgen conexiones que llegan tanto al área V5 (MT) como a distintas regiones de la corteza preestriada (V2). En esta última región, las eferentes que provienen de V1 llegan a las regiones denominadas "bandas anchas", de donde se proyectan conexiones hacia el área V5 (MT).

Sistema Parvocelular (proyección a burbujas). Este sistema sería principalmente responsable de procesar información relacionada con el color de un estímulo. Aunque el sistema magnocelular se ha encontrado en todos los mamíferos, el sistema parvocelular parece existir solamente en los primates (Carlson, 1996).

El origen de este sistema se encuentra en las células P de la retina, cuyos axones proyectan a la región parvocelular del cuerpo geniculado lateral (capas 4 a 6). De ahí surgen proyecciones que llegan a las burbujas de las capas 2 y 3 de la corteza cerebral primaria. Las neuronas que forman las burbujas proyectan al área V2 (corteza preestriada), a las "bandas delgadas", y de ahí surgen eferentes que llegan al área V4, situada en la región temporal inferior de la corteza cerebral.

Sistema Parvocelular (proyección a regiones entre burbujas). Este sistema participa principalmente en el procesamiento de información referente a la forma de los objetos. Se origina también en las células P de la retina que proyectan a la región parvocelular del cuerpo geniculado lateral, pero las aferencias que provienen de este último llegan al estrato 4C β de V1. De ahí, surgen conexiones que llegan a las regiones entre burbujas de las capas 2 y 3 en la misma

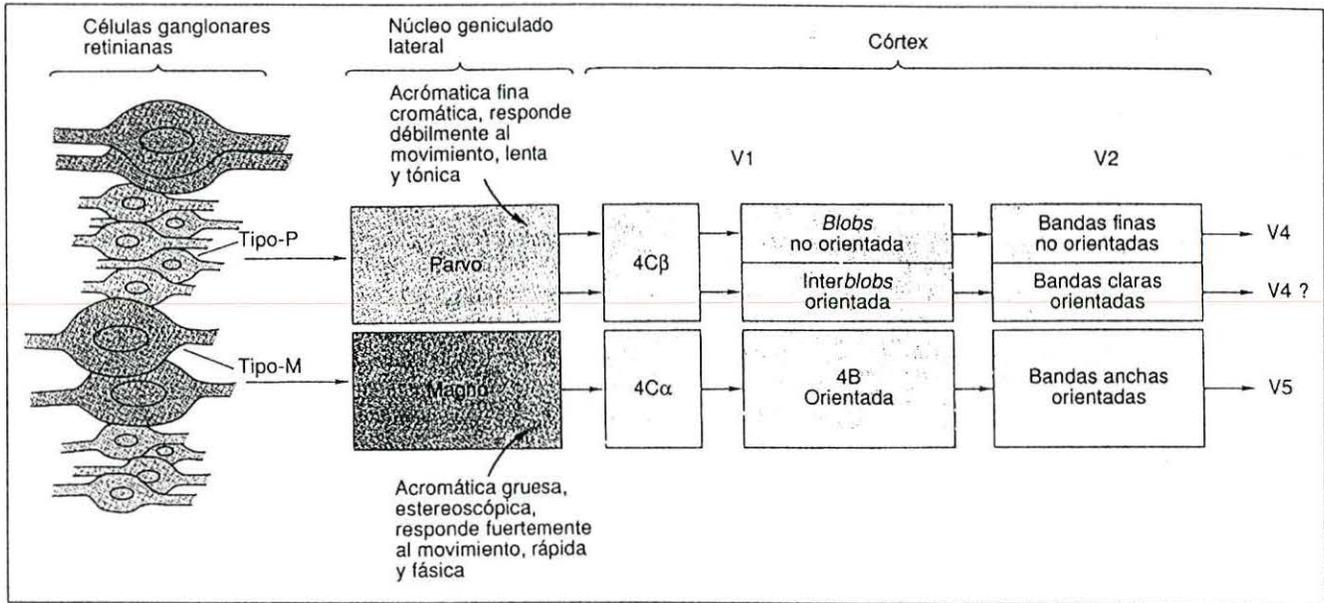


Figura 3.1. Diagrama de las principales conexiones de los sistemas Parvocelular y Magnocelular (Kandel, Schwartz y Jessell, 1997, página 423).

corteza visual primaria, de donde salen fibras que llegan a la corteza visual preestriada (a las franjas pálidas del área V2). Las eferentes de esta región se dirigen al área V4 y de ahí surgen conexiones que terminan en la corteza temporal inferior (Kandel, Schwartz y Jessell, 1997; Livingstone y Hubel, 1988; Zeki, 1992; Zeki y Shipp, 1988).

De particular importancia para el estudio de la percepción del movimiento resulta el área V5. Descrita por primera vez en 1971 por Dubner y Zeki (Albright y Stoner, 1995) el área V5 - o MT - es una pequeña zona visuotópicamente organizada que yace a lo largo del banco inferior de la circunvolución superior temporal en el mono macaco. En esta zona 95 % de las neuronas que la forman presentan una selectividad direccional del nivel más simple (responden particularmente a un estímulo en movimiento a lo largo de una trayectoria lineal en el plano frontal) en combinación con una carencia de selectividad por la forma o por el color del estímulo. En 1984 Albright describió -también en el macaco- cómo las células en el área V5 poseen una organización columnar, similar a la que se encuentra en la corteza visual primaria. Así mismo, describió la

predominancia de neuronas con selectividad a la dirección en la que se mueve el estímulo.

La relación entre percepción del movimiento y el comportamiento de las neuronas que se encuentran en el área V5 se pone de manifiesto en experimentos como el reportado por Newsome, Britten y Movshon (1989). Estos investigadores registraron extracelularmente neuronas de V5 en una situación en la que se había entrenado a macacos para responder ante un conjunto de puntos que se movían en un monitor de computadora (un modelo muy utilizado en investigaciones sobre este tipo de problemas). Los puntos podían moverse al azar (cada punto en una dirección distinta) o coherentemente (muchos o todos los puntos hacia la izquierda o hacia la derecha). En esa situación, la "fuerza de la señal" podía cuantificarse en términos de la proporción de puntos que se movía coherentemente (pocos puntos moviéndose hacia la derecha o la izquierda en medio de muchos puntos que se movían aleatoriamente eran una señal "débil"; por el contrario, cuando una gran proporción de los puntos se movían coherentemente y sólo una pequeña proporción se movía en forma aleatoria se tenía una señal "fuerte"). Newsome y sus colaboradores calcularon la correlación entre la respuesta de las células en V5 y las respuestas conductuales del mono, encontrando una asociación significativa entre el comportamiento de la célula y las respuestas correctas del mono. La conclusión de estos estudios señala la existencia de un mecanismo neuronal que influye sobre el juicio o la decisión con respecto a la dirección del movimiento del estímulo.

Más todavía, en un experimento realizado por el mismo grupo (Salzman, Britten y Newsome, 1990) en condiciones de estimulación visual y registro eléctrico similares a las descritas antes, los investigadores primero identificaron cuál era la preferencia (selectividad de dirección -por ejemplo movimiento hacia la izquierda-) de un grupo de neuronas; posteriormente entrenaron al mono para responder en una cierta condición (p. ej. movimiento hacia la derecha) reforzándolo por cada respuesta correcta; por último,

predijeron que la respuesta del mono se vería sesgada si durante la presentación del estímulo el grupo neuronal previamente identificado sufría una estimulación. Los resultados apoyaron la hipótesis: un mono bien entrenado, que no emitía respuestas conductuales ante una señal de "baja fuerza" comenzó a emitir respuestas cuando las células eran estimuladas "como si el estímulo fuera una señal 'fuerte'" (comillas mías).

Resultados como los descritos y otros similares (p. ej. Logothetis y Schall, 1989) ponen de manifiesto que por lo menos existe una correlación entre la percepción de un movimiento y la actividad nerviosa en el área V5, si no es que una relación causal (Albright, 1991). En estudios como los mencionados la técnica de registro ha sido al nivel de actividad celular, y no se ha reportado qué ocurre a nivel más grueso (p. ej. electroencefalograma o potenciales evocados).

En seres humanos se ha reportado la existencia de áreas cerebrales que responden selectivamente a parámetros de estímulos en movimiento. A continuación se mencionan algunos de los resultados más relevantes de esos trabajos:

Patzwahl, Zanker y Altenmuller (1993) trabajando con sujetos sanos, "normales", reportaron el desarrollo de un potencial lento que era máximo en la región occipital cuando el estímulo era un conjunto de puntos que se movían aleatoriamente, mientras que cuando el estímulo presentado era un objeto en movimiento, se observaba una pronunciada activación en regiones parietales.

Vaina (1995) en un estudio clínico encontró que un paciente con daño bilateral en porciones ventromediales de los lóbulos temporal y occipital padecía acromatopsia de origen central, prosopagnosia, agnosia visual y alexia sin agrafia. Su percepción de la profundidad y el movimiento -incluyendo el reconocimiento de objetos en movimiento- eran normales. Por otra parte, un paciente con daño también localizado, ubicado dorsalmente en la región parietooccipital

(incluyendo la unión de los lóbulos parietal, temporal y occipital) mostró déficit específicos en estereopsia, localización espacial y varios aspectos de percepción del movimiento, mientras que se mantuvieron intactas sus capacidades para discriminar formas y colores, así como su habilidad para reconocer caras de personas.

Por último, Orban, Dupont, De Bruyn, Vogels, Vandenberghe y Mortelmans (1995) utilizaron la tomografía por emisión de positrones para comparar el flujo sanguíneo en tareas que implicaban o solamente mirar o contar contornos en movimiento o contornos en los que el movimiento se simulaba con cambios de luminosidad. Estos autores reportaron la activación de un área en el hemisferio derecho que no se traslapaba con las muchas regiones activadas por movimiento uniforme. Los autores concluyeron que este "foco cinético" estaba claramente separado del área previamente identificada como la homóloga del área V5/Medial Temporal descrita en estudios con monos.

El empleo de técnicas no invasivas para el estudio de la actividad cerebral es importante porque permite incluir en los estudios a sujetos sanos, con el fin de investigar el procesamiento cerebral de la información que proviene del ambiente. El electroencefalograma y el registro de potenciales provocados son dos técnicas no invasivas que han demostrado su utilidad en la investigación neurofisiológica.

Sin embargo, la aplicación de estas técnicas de registro en el estudio del procesamiento de información relacionada con la percepción del movimiento no se ha visto reflejada en una gran cantidad de artículos. Muller, Gopfert, Schlykova y Ande (1990) han reportado la aparición de un componente negativo (latencia ≈ 200 ms) en el potencial evocado visual que se produce por el inicio (onset) del movimiento de un estímulo. La magnitud de ese componente N200 disminuye cuando la excentricidad del estímulo es mayor que 23 grados. Otros autores (Shimoyama, Nakajima, Shibata e Ito (1997) reportaron un componente negativo (N280) que aparece cuando la estimulación produce una sensación de movimiento aparente (una rueda cuyos rayos son presentados alternativamente en una posición y en

otra, con un desplazamiento de 22.5° con respecto a la posición anterior).

En el contexto planteado anteriormente pueden señalarse cuatro aspectos importantes:

la detección del movimiento de estímulos en el medio ambiente es de suma importancia para la supervivencia de muchos de los seres vivos, entre ellos los primates;

registros con microelectrodos en monos han encontrado claras evidencias de la especialización de células nerviosas en la detección de movimiento y correlaciones importantes con respuestas conductuales que implican "decisiones" o "juicios" con respecto a la dirección en la que el movimiento ocurre;

en seres humanos con lesiones cerebrales localizadas se han encontrado déficit específicos relacionados con percepción del movimiento, y a nivel metabólico se ha observado, también en seres humanos la activación selectiva de áreas corticales durante la presentación de estímulos en movimiento y

hay datos provenientes de registros en humanos de actividad eléctrica cerebral relacionada en forma específica con el inicio del movimiento de un estímulo visual.

Sin embargo, no ha sido descrita actividad electrofisiológica gruesa (p. ej. electroencefalograma, potenciales provocados) en relación con la *percepción de cambios en la velocidad* de un estímulo, por lo que resulta pertinente plantear una investigación sobre este aspecto de la percepción del movimiento.

Más todavía, si esta actividad eléctrica relacionada con la percepción del cambio de velocidad puede ser registrada, se esperaría que existieran relaciones entre sus parámetros y medidas conductuales que se sabe se relacionan con la dificultad de percibir un cambio (p. Ej. el tiempo de reacción).

En este contexto, dada una situación en la que un sujeto percibe un cambio de velocidad en un estímulo, y lo indica emitiendo una respuesta motriz, pensamos que debe existir un potencial evocado cuyas características puedan relacionarse con las de la respuesta motriz.

5. TRABAJO EXPERIMENTAL

En el presente trabajo nos planteamos alcanzar los siguientes

Objetivos:

1. Describir cómo la magnitud del cambio de velocidad (velocidad final respecto a la velocidad inicial) influye sobre una respuesta motora (aciertos, tiempo de reacción) de los sujetos;
2. Determinar si existe y, en su caso, caracterizar el potencial eléctrico cerebral relacionado con la percepción del cambio de velocidad de un móvil, comparándolo con el que ocurre cuando el mismo móvil cambia en un aspecto distinto (manteniendo constante su velocidad), y
3. Determinar si existe alguna relación entre los cambios en la respuesta conductual y las características del potencial eléctrico cerebral asociado con la percepción del cambio de velocidad,

sometiendo a prueba las siguientes:

Hipótesis

1. Las respuestas conductuales (cantidad de aciertos y de omisiones y tiempos de reacción) asociadas con la percepción del cambio de velocidad de un estímulo difieren en función de la magnitud del cambio (diferencia entre la velocidad inicial y la velocidad final del estímulo),
2. Por lo menos ante las respuestas correctas, indicadoras de que el sujeto ha percibido el cambio de velocidad, puede registrarse un potencial evocado en forma específica por ese cambio; este potencial debería de ser tardío (componentes con latencia mayor que 200 msec) y más prominente en la línea media y en regiones

temporales o parietales que en regiones occipitales o centrales; además, debería ser distinto del potencial evocado por un cambio en el estímulo distinto de la velocidad (p. ej. por un cambio en la orientación -vertical u horizontal-), y

3. Pueden encontrarse relaciones entre la respuesta conductual (aciertos, tiempo de reacción) al cambio de velocidad del estímulo y algunas de las características del potencial evocado (p. Ej. latencia o voltaje de algunos de los componentes que definen su morfología)).

Material y método

Sujetos

Los sujetos fueron 11 voluntarios varones, con edades entre 18 y 27 años ($\bar{x} = 20.84$, $S = 3.44$), diestros, con visión normal o corregida mediante lentes, estudiantes de preparatoria o de licenciatura.

Los criterios predeterminados para excluir a un sujeto fueron historia de traumatismos craneales con pérdida del conocimiento, epilepsia o antecedentes familiares de epilepsia.

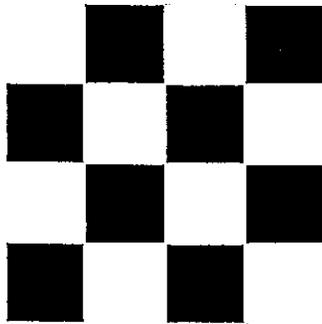
Después de concluido el experimento se descartó a uno de los sujetos debido a que los PREs registrados durante la disminución de velocidad del estímulo (véase Condiciones Experimentales más adelante) tenían una polaridad invertida con respecto a los del resto de los sujetos.

Estímulos

Los estímulos fueron presentados sobre fondo negro, en un monitor de computadora de 17" situado a 60 cm. de la frente de los sujetos, ajustando la altura del monitor en cada experimento para que el centro de la pantalla estuviera alineado con los ojos de cada sujeto; en todas las condiciones se mantuvo presente un punto de fijación gris en el centro de la pantalla.

La resolución del monitor se fijó en 800 x 600 píxeles, y se ajustó el ancho del área útil de la pantalla para que fuera de 320 mm (4 píxeles / mm).

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



Un cuadrado de 6.0 x 6.0 cm ($5.7^\circ \times 5.7^\circ$), formado por 16 cuadros más pequeños, todos del mismo tamaño, alternados en colores blanco y negro. Tanto el borde del cuadro grande como las separaciones entre los cuadros pequeños estuvieron definidos por una línea gris de un pixel de grosor.



Un rectángulo de 3.3 x 2.2 cm ($3.15^\circ \times 2.10^\circ$) formado por 6 cuadros más pequeños, todos del mismo tamaño, alternados en colores blanco y negro. El borde exterior del rectángulo y las separaciones entre los cuadros pequeños también estuvieron formados por una línea gris de un pixel de grosor.

Todos los registros fueron realizados en una habitación con iluminación atenuada. Los sujetos se sentaron frente al monitor y eligieron lo que consideraban una postura cómoda. Hecho esto, se ajustaron la altura de la silla y la distancia al monitor, y se mantuvieron constantes, verificándolas un mínimo de tres ocasiones durante el transcurso de la sesión.

Programas computacionales

Para la presentación de estímulos visuales y para el procesamiento de los datos se hizo necesario desarrollar varios programas para computadora. Estos programas fueron desarrollados en lenguaje Pascal, utilizando Delphi (Borland, 1996) como herramienta de

programación. Los programas se ejecutan en un ambiente Windows y algunos (o variantes) de ellos han servido para la conducción de experimentos o para la realización de análisis estadístico de datos en otros laboratorios del Instituto de Neurociencias.

Los programas desarrollados fueron los siguientes:

EsVisTR (Estímulos Visuales y registro de Tiempo de Reacción) permite presentar en la pantalla de una microcomputadora PC cualquier estímulo visual que pueda residir en un archivo con formato BMP. El programa permite también el registro del Tiempo de Reacción del sujeto cuando este oprime una tecla o presiona uno de los botones del ratón. Este programa ya fue presentado públicamente (Zarabozo, 1998) y obtuvo una mención especial en el VI Concurso de Ingeniería Biomédica.

Movim (Presentación de Estímulos Visuales en Movimiento) diseñado específicamente para este experimento, presenta el estímulo en la pantalla de un monitor, permite controlar la orientación y la velocidad del estímulo en su recorrido de la pantalla y registrar el tiempo de reacción a partir del momento en el que ocurre un cambio en la orientación o un cambio en la velocidad. Este programa envía pulsos por el puerto serial para señalar en el equipo Medicid cuándo ocurrieron los eventos de interés en la microcomputadora que presenta los estímulos, de manera que puedan seleccionarse y promediarse los segmentos de EEG a partir de los cuales se obtienen los potenciales evocados.

MedEstad (modificación de formato de datos de Medicid IV a Estadis) sirve para convertir los archivos de datos numéricos generados por Medicid en archivos de datos para análisis estadístico en diseños de dos factores (Derivaciones x Condiciones).

Recortar (seleccionar áreas en archivos con formato PCX) las imágenes de potenciales evocados o segmentos de EEG que genera el equipo Medicid IV son creadas con formato PCX, en un tamaño que dificulta la selección de un área particular para crear las ilustraciones. Este

programa permite seleccionar un área definida por el usuario y guardarla en un archivo gráfico con formato BMP. Todas las ilustraciones de potenciales evocados en este trabajo fueron obtenidas utilizando este programa.

Condiciones experimentales

Además de las condiciones de control "clásicas" (en reposo, sin emitir respuesta alguna, con ojos abiertos y con ojos cerrados) el registro del EEG se llevó a cabo en las siguientes condiciones:

SIN MOVIMIENTO DEL ESTÍMULO

Para determinar las características de la actividad eléctrica asociada con un cambio luminoso "simple", se registró el EEG ante dos estímulos que se presentaban en el centro del monitor, sin desplazarse:

1. **Patrón cuadrado.** Se presentó el cuadrado en el centro de la pantalla, alternando los colores de los cuadros pequeños con un intervalo de 700 ms, en 100 ensayos. Las instrucciones, presentadas en la pantalla del monitor, fueron las siguientes:
"En el centro de la pantalla aparecerá un punto y luego un cuadro grande formado por cuadros blancos y negros más pequeños. El color de los cuadros pequeños se alternará continuamente (los negros se volverán blancos y al revés).
Tú debes mantener la vista fija en el centro del cuadro grande, donde apareció el punto al principio, y debes procurar moverte o parpadear lo menos que te sea posible."
2. **Patrón orientación.** Se presentó el rectángulo en el centro de la pantalla, alternando su orientación de vertical a horizontal con un intervalo de 700 ms durante 100 ensayos. Las instrucciones -presentadas en la pantalla del monitor- fueron las siguientes:

"En el centro de la pantalla aparecerá un punto y luego un rectángulo formado por cuadros blancos y negros.

El rectángulo cambiará su orientación (de vertical a horizontal y al revés) continuamente.

Tú debes mantener la vista fija en el centro de la pantalla, donde apareció el punto al principio, y debes procurar moverte o parpadear lo menos que te sea posible."

CON MOVIMIENTO DEL ESTÍMULO

El rectángulo en posición vertical se presentó en uno de los extremos (izquierdo o derecho) de la parte superior de la pantalla, con su centro a 85 mm (8°) de la línea horizontal entre los ojos del sujeto y el centro del monitor; permaneció ahí durante 700 ms y luego comenzó a moverse con velocidad constante hasta llegar al centro del monitor. En ese punto, el rectángulo podía comportarse de diferentes maneras, originando los siguientes tres tipos de ensayos:

- a). **Ensayos Control (EC)**. El rectángulo siguió su trayectoria sin modificar su velocidad ni su orientación, hasta desaparecer en el otro extremo de la pantalla;
- b). **Ensayos Orientación (EO)**. El rectángulo siguió su trayectoria con la misma velocidad, pero modificó su orientación de vertical a horizontal, y continuó así hasta desaparecer en el otro extremo de la pantalla;
- c). **Ensayos Velocidad (EV)**. El rectángulo siguió su trayectoria con la misma orientación, pero aumentó o disminuyó súbitamente su velocidad, y continuó así hasta desaparecer en el otro extremo de la pantalla.

En todos los ensayos con movimiento del estímulo la velocidad inicial (V_i) fue de 150 mm/s; en los *Ensayos Velocidad* la velocidad final (V_f) tuvo uno de los siguientes valores: 50, 75, 100, 200, 225 o 250 mm/s, correspondientes a $1/3$, $1/2$, $2/3$, $1 \frac{1}{3}$, $1 \frac{1}{2}$, o $1 \frac{2}{3}$ de la velocidad inicial.

La *tarea del sujeto* consistió en oprimir el botón derecho del ratón si el estímulo cambiaba su orientación (EO) o el botón izquierdo si el estímulo cambiaba su velocidad (EV). Las instrucciones fueron presentadas al sujeto en el monitor de la computadora y se le conminó a aclarar cualquier duda sobre la tarea a realizar. Las instrucciones fueron las siguientes:

**En el centro de la pantalla siempre habrá un punto gris, y tú debes mantener la vista fija en ese punto.
En cada ensayo aparecerá un rectángulo vertical que después de un momento comenzará a moverse hacia el otro lado de la pantalla.**

El rectángulo puede hacer una de tres cosas:

- 1. Moverse sin cambiar ni su orientación ni su velocidad,**
- 2. Moverse y en algún momento cambiar su velocidad (moverse más rápido o más despacio), o**
- 3. Moverse y en algún momento cambiar su orientación (de vertical cambiar a horizontal)**

Si nada cambia no debes responder.

Si cambia la velocidad debes oprimir el botón izquierdo.

Si cambia la orientación debes oprimir el botón derecho.

Cuando estés seguro del cambio responde lo más pronto posible.

Posteriormente se le presentó un conjunto de 14 ensayos de práctica, constituido por dos de cada uno todos los posibles ensayos. Se le invitó a repetir la serie de práctica hasta que se sintiera completamente familiarizado con la tarea.

En el contexto definido anteriormente cada sujeto fue sometido a las siguientes Condiciones Experimentales:

1. Condición PC (Patrón Cuadrado): 100 ensayos.
2. Condición PO (Patrón Orientación): 100 ensayos.
3. Condición D (Disminución de velocidad): 400 ensayos en total, 80 de cada una de las categorías control, orientación y tres magnitudes distintas de disminución de velocidad. Denominaremos estos ensayos con subíndices: D_{CTL} , D_{ORI} , D_{050} , D_{075} y D_{100} . Los 400

ensayos se presentaron en cuatro series de 100 ensayos cada una, con una duración de 5' 2". El tiempo efectivo total de registro para esta condición fue de 20' 8" segundos. El tiempo durante el cual el programa pudo registrar una respuesta del sujeto ("ventana de análisis") fue de 1198 ms a partir del cambio en el estímulo.

4. Condición A (Aumento de velocidad): 400 ensayos en total, 80 de cada una de las siguientes categorías: control, orientación y tres magnitudes distintas de aumento de velocidad. Denominaremos estos ensayos con subíndices: A_{CTL} , A_{ORI} , A_{200} , A_{225} y A_{250} . Los 400 ensayos se presentaron en cuatro series de 100 ensayos cada, con una duración de 4' 8". El tiempo efectivo total de registro para esta condición fue de 16' 32". La ventana de análisis fue de 658 ms a partir del cambio en el estímulo.
5. Condición DM (Disminución Máxima): 100 ensayos en total, 50 de tipo EC y 50 de tipo $D_{0.50}$. Los 100 ensayos se presentaron en una sola serie. El tiempo efectivo total de registro para esta condición fue de 5' 20". La ventana de análisis fue de 658 ms a partir del cambio en el estímulo.
6. Condición OR (Orientación): 100 ensayos en total, 50 de tipo EC y 50 de tipo EO. Los 100 ensayos se presentaron en una sola serie. El tiempo efectivo total de registro para esta condición fue de 4' 20". La ventana de análisis fue de 658 ms a partir del cambio en el estímulo.
7. Condición AM (Aumento Máximo): 100 ensayos en total, 50 de tipo EC y 50 de tipo A_{250} . Los 100 ensayos se presentaron en una sola serie. El tiempo efectivo total de registro para esta condición fue de 4' 8". La ventana de análisis fue de 658 ms a partir del cambio en el estímulo.

Las sesiones comenzaron siempre con la presentación de las condiciones PC y PO (1. y 2.); a continuación se presentaron las condiciones D y A (3. y 4.), alternando su orden de presentación de un sujeto al siguiente y, finalmente, a 8 de los 10 sujetos se presentaron las condiciones DM, OR y AM, (5. a 7.) también en orden balanceado entre los diferentes sujetos. En las últimas 5 condiciones la mitad de los ensayos comenzó en el extremo izquierdo del monitor y la otra mitad en el extremo derecho, con un arreglo aleatorio que fue distinto para cada serie de ensayos.

Se clasificaron como omisiones aquellos ensayos EO o EV en los que el sujeto no emitió la respuesta o la emitió fuera del límite de la ventana de análisis.

La actividad EEG registrada en cada ensayo fue inspeccionada visualmente para eliminar aquellos segmentos que contuvieran artefactos. Posteriormente, en cada condición Patrón y en las condiciones D y A se seleccionaron de cada sujeto 40 potenciales de cada tipo de ensayo (las excepciones fueron 4 sujetos con 30, 34, 36 y 38 potenciales en D₁₀₀, 1 sujeto con 36 potenciales en D₂₀₀ y 2 sujetos con 30 potenciales en A₂₂₅). En las condiciones DM, OR y AM se seleccionaron 35 potenciales de cada sujeto en cada tipo de ensayo, con la excepción de 4 sujetos en los que se obtuvieron 30, 33, 34 y 34 potenciales.

Los potenciales promedio para cada condición (PC, PO) o tipo de ensayo (D_{CTL}, D_{ORI}, D₀₅₀, D₀₇₅, D₁₀₀, A_{CTL}, A_{ORI}, A₂₀₀, A₂₂₅ y A₂₅₀) fueron calculados por el Medicid IV con base en todos los potenciales seleccionados de todos los sujetos en esa condición o tipo de ensayo.

Aparatos

La actividad electroencefalográfica (EEG) se registró empleando un equipo Medicid IV, con un factor de amplificación de 20,000 en cada uno de los amplificadores.

Todas las derivaciones se hicieron en forma monopolar, referidas a los electrodos cortocircuitados de los lóbulos auriculares. Se atenuaron todas las frecuencias por debajo de 0.5 y por encima de 30 Hz en todos los canales, y se mantuvo activo siempre un filtro específico ("Notch Filter") para atenuar las frecuencias de 60 Hz.

La impedancia de los electrodos se midió antes de iniciar la sesión experimental y después de finalizar ésta. Todos los valores fueron menores que 2 k Ω al inicio de la sesión y ninguno rebasó el valor de 5 k Ω al final de la misma.

Electrodos

Se emplearon electrodos de plata chapeados con oro (Neuro Supplies Inc.), colocados de acuerdo con el Sistema 10-20 Internacional (Harner y Sannit, 1974) en las derivaciones Fz, Cz, C3, C4, Pz, P3, P4, Oz, O1, O2, T5 y T6.

Adicionalmente se colocaron electrodos a la mitad de la distancia entre T3 y P3 (pT3) y entre T4 y P4 (pT4) y dos electrodos cercanos a los bordes interno superior y externo inferior del ojo izquierdo, estos últimos para registrar los movimientos oculares durante el experimento. Al realizar el análisis final de los datos observamos que las derivaciones pT3 y pT4 no brindaban información particularmente distinta del registro en P3, P4, T5 y T6, por lo que para simplificar tanto el análisis cuantitativo como la elaboración de figuras descriptivas se excluyeron del proceso de análisis.

Resultados

El Diseño Experimental básicamente utilizado en este trabajo fue un Diseño de Bloques Aleatorizados Completos (Kirk, 1968), de un solo factor (Condiciones) en el análisis de Aciertos y de Tiempos de Reacción, y de dos factores (Derivaciones x Condiciones) como en el análisis del voltaje de los Potenciales Evocados.

Cuando no era satisfecho alguno de los requerimientos (p. Ej. la similitud de varianzas de la variable dependiente) para emplear pruebas estadísticas paramétricas se aplicó la Prueba de Friedman y las comparaciones *a posteriori* se hicieron mediante Pruebas de Rangos con Signo de Wilcoxon; en los demás casos se realizó Análisis de Varianza y las comparaciones *a posteriori* fueron hechas mediante la Diferencia Honestamente Significativa (HSD) de Tukey (Kirk, 1968). A menos que en el análisis específico se indique otra cosa, en todos los casos el nivel de significación para las comparaciones *a posteriori* fue $\alpha = 0.05$.

En el Apéndice se presentan los datos obtenidos durante el experimento, señalando cuál o cuáles de las Figuras del presente capítulo fueron construidas empleando esos datos.

RESULTADOS CONDUCTUALES: ACIERTOS Y TIEMPO DE REACCIÓN

La presión de un botón u otro del ratón ante los distintos cambios en el estímulo (cambio en la velocidad, cambio en la orientación) y la inhibición de la respuesta cuando el estímulo no cambiaba, constituyeron la evidencia de que los sujetos percibían en forma distinta los cambios mencionados.

Si no existieran diferencias en la percepción de dichos cambios (es decir si la presión de los botones del ratón y las omisiones de respuesta se presentaran al azar o fueran iguales en todas las condiciones) no existiría un fundamento para intentar relacionar cambios electrofisiológicos con la percepción de cambios en el estímulo. Por esta razón presentamos en primera instancia los resultados conductuales del experimento, explícitos en nuestra Hipótesis 1.



RESPUESTAS CORRECTAS Y TIEMPO DE REACCIÓN EN CONDICIONES DM, OR Y AM

Los Aciertos y los Tiempos de Reacción de los sujetos durante las condiciones DM, OR y AM se presentan en las Figuras 5.1 y 5.2.

En la Figura 5.1 se observa cómo el número promedio de Aciertos es mayor cuando el estímulo cambia su orientación que cuando aumenta o

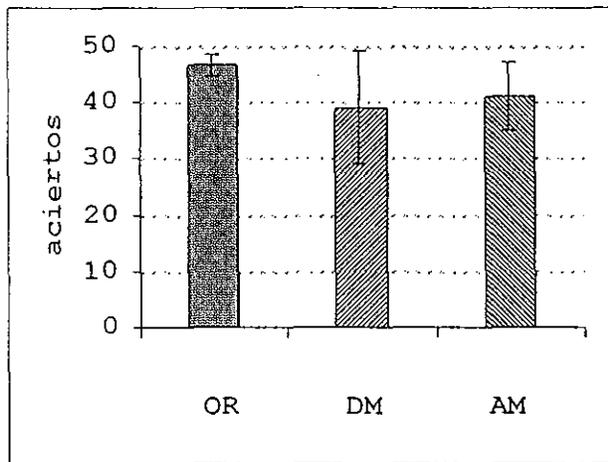


Figura 5.1. Respuestas correctas en las condiciones Orientación (OR), Disminución Máxima (DM) y Aumento Máximo (AM). Ventana de 658 ms.
($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 8$ sujetos)

cuando disminuye su velocidad; por otra parte, el número de aciertos cuando el estímulo aumenta su velocidad al máximo (250 mm/s) es ligeramente mayor que cuando la disminuye al máximo (50 mm/s). El análisis estadístico (Prueba de Friedman) indicó que las diferencias entre las tres condiciones no fueron significativas.

En lo que se refiere al Tiempo de Reacción, la Figura 5.2 muestra que fue ligeramente mayor durante los cambios de velocidad que durante el cambio de orientación, aunque la diferencia tampoco resultó significativa ($Q = 2.21$, $p > 0.2$).

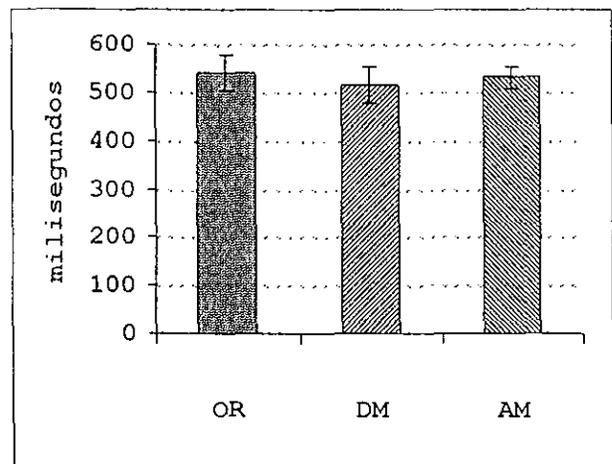


Figura 5.2. Tiempo de reacción en las condiciones Orientación (OR), Disminución Máxima (DM), y Aumento Máximo (AM). Ventana de 658 ms.
($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 8$ sujetos)

RESPUESTAS CORRECTAS Y TIEMPO DE REACCIÓN EN D Y A

Las Figuras 5.3 a 5.6 presentan los resultados en lo referente a Aciertos y a Tiempo de Reacción en las condiciones D y A.

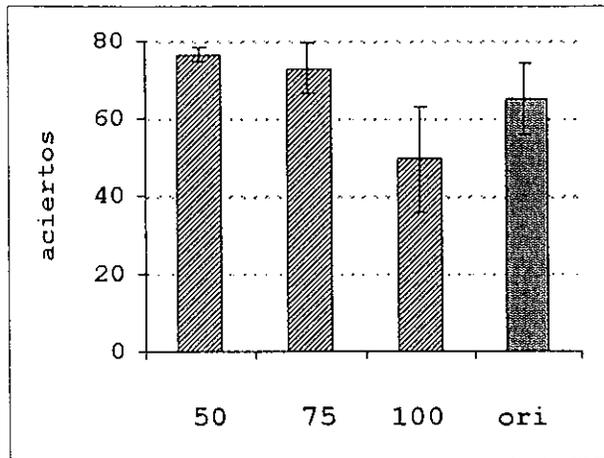


Figura 5.3. Respuestas correctas ante las disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) y ante el cambio de orientación (ori). Ventana de 1198 ms. ($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 10$ sujetos)

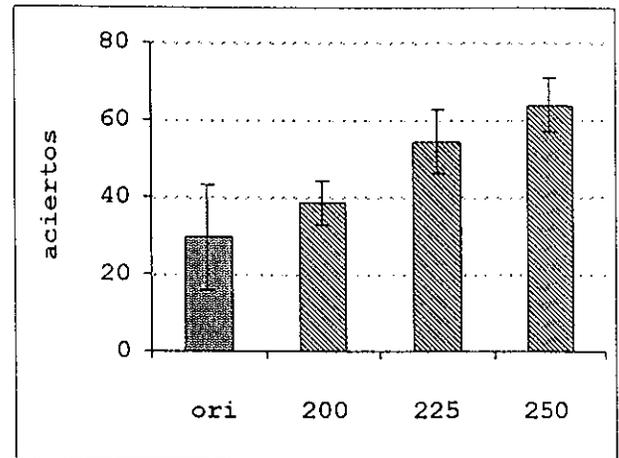


Figura 5.4. Respuestas correctas ante el cambio de orientación (ori) y ante los aumentos de velocidad (de 150 a 200, 225 y 250 mm/s). Ventana de 658 ms. ($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 10$ sujetos)

La Prueba de Friedman para los Aciertos en la condición D (Figura 5.3) indicó diferencias significativas ($Q = 17.71$, $p = 0.001$) entre las cuatro situaciones. Las comparaciones *a posteriori* ($\alpha = 0.016$) indicaron diferencias entre D_{050} y D_{100} , entre D_{050} y D_{ORI} , y entre D_{075} y D_{100} .

En los Aciertos de la condición A (Figura 5.4) también hubo diferencias significativas al aplicar la Prueba de Friedman ($Q = 24.84$, $p < 0.001$), y las comparaciones *a posteriori* indicaron que todos los pares de grupos eran significativamente distintos, con excepción de A_{ORI} y A_{200} y de A_{200} y A_{225} .

En la condición D (Figura 5.5) no hubo diferencias significativas en cuanto al Tiempo de Reacción ($Q = 3.00$, $p = 0.392$), mientras que en la condición A (Figura 5.6) sí las hubo ($Q = 26.40$, $p < 0.001$). En

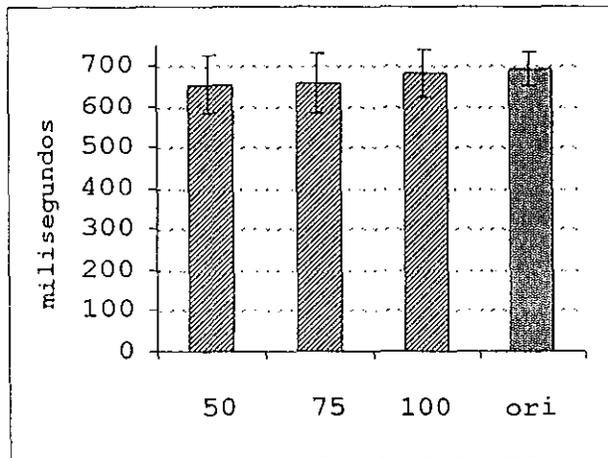


Figura 5.5. Tiempo de reacción ante las disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) y ante el cambio de orientación (ori). Ventana de 1198 ms. ($\bar{x} \pm 2 sem$, n = 10 sujetos)

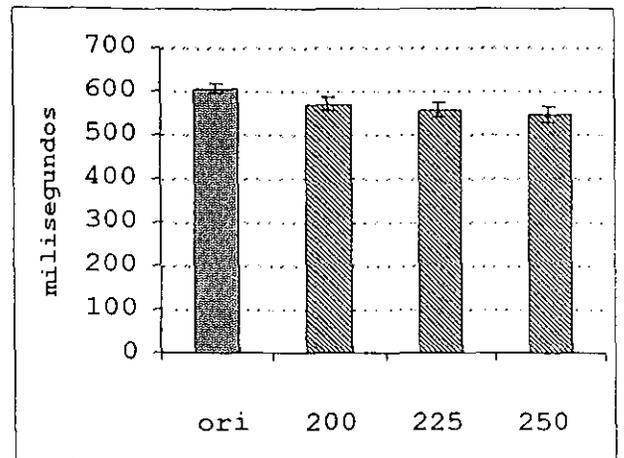


Figura 5.6. Tiempo de reacción ante el cambio de orientación (ori) y ante los aumentos de velocidad (de 150 a 200, 225 y 250 mm/s). Ventana de 658 ms. ($\bar{x} \pm 2 sem$, n = 10 sujetos)

esta última condición las comparaciones *a posteriori* indicaron diferencias entre todas y cada una de las cuatro situaciones.

Ya que la ventana de análisis fue distinta para las condiciones D y A (1198 y 658 ms, respectivamente) los datos de las Figuras 5.3 y 5.4 y los de las Figuras 5.5 y 5.6 no son comparables directamente. Para

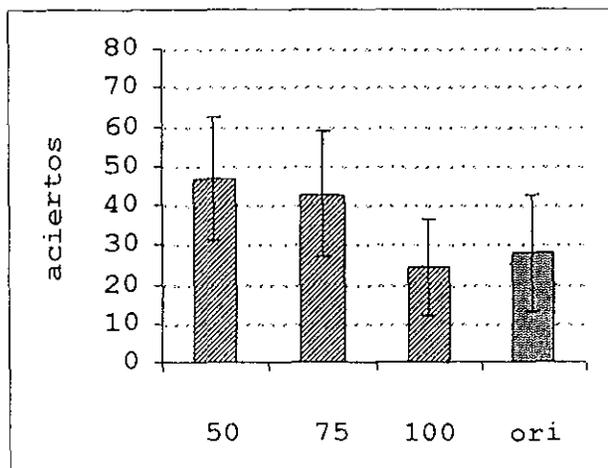


Figura 5.7. Respuestas correctas ante las disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) y ante el cambio de orientación. Ventana de análisis reducida a 658 ms. ($\bar{x} \pm 2 sem$, n = 10 sujetos)

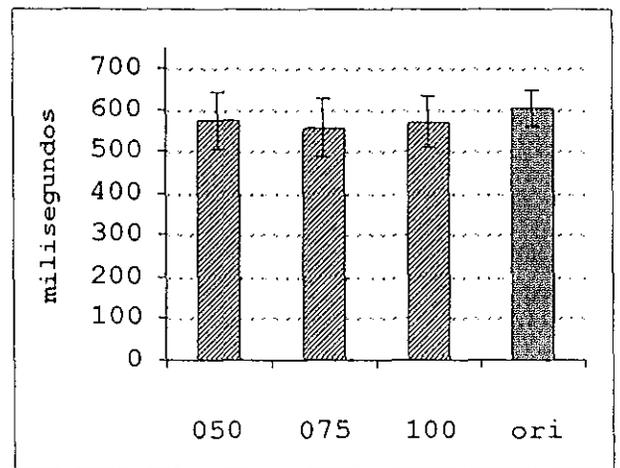


Figura 5.8. Tiempo de reacción ante las disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) y ante el cambio de orientación (ori). Ventana de 658 ms. ($\bar{x} \pm 2 sem$, n = 10 sujetos)

poder hacer esas comparaciones redujimos la ventana de análisis en la condición D a 658 ms.

Los Aciertos y los Tiempos de Reacción en la condición D obtenidos con la ventana de análisis reducida se presentan en las Figuras 5.7 y 5.8.

En los datos presentados en la Figura 5.7 hubo diferencias significativas ($Q = 12.72$, $p = 0.005$). Las comparaciones a posteriori indicaron que el número de aciertos en D_{100} fue significativamente menor que los aciertos observados en D_{050} y D_{075} . En los Tiempos de Reacción (Figura 5.8) también hubo diferencias significativas ($Q = 13.32$, $p = 0.004$), pero sólo fueron distintos D_{075} y D_{0R1} .



RESULTADOS ELECTROFISIOLÓGICOS: PRES ANTE ESTÍMULOS SIN MOVIMIENTO

La actividad eléctrica evocada por un estímulo luminoso simple (el Patrón Cuadrado) consiste básicamente de una deflexión positiva que tiene una latencia de 120 ms y que alcanza su máximo voltaje en las áreas occipitales: 6.50, 5.67 y 6.73 μV en las derivaciones Oz, O1 y O2, respectivamente.

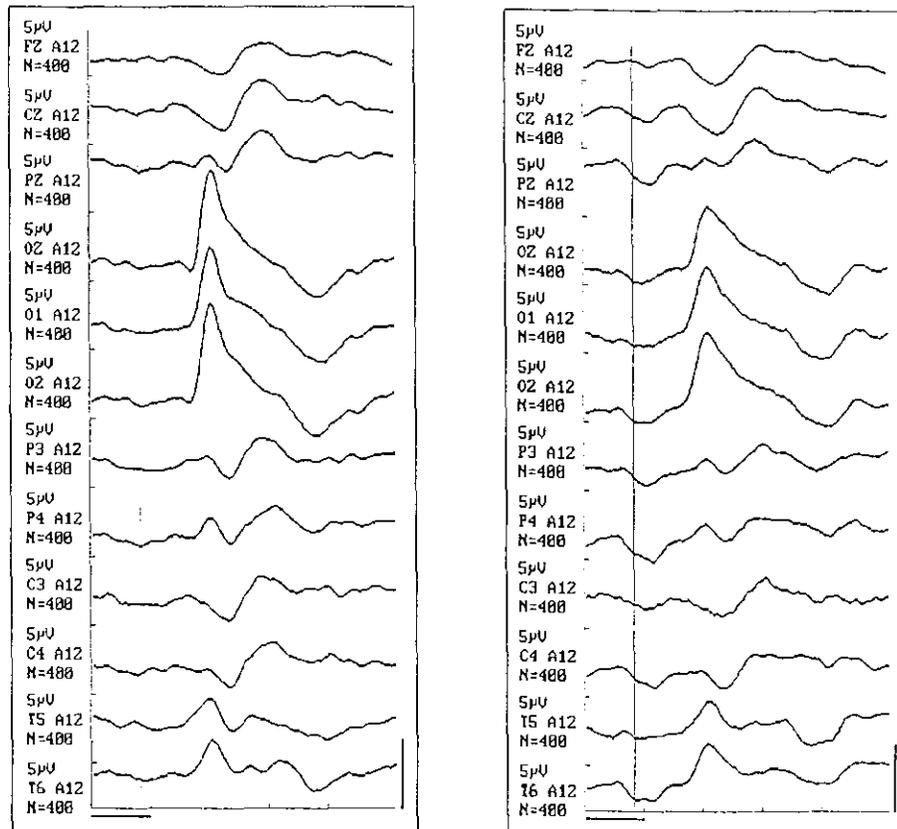


Figura 5.9 PREs (promedios de 10 sujetos) en las condiciones Patrón Cuadrado (izquierda) y Patrón Orientación (derecha). La línea vertical señala el momento de la alternación de color (izquierda) o del cambio de orientación de vertical a horizontal (derecha).

Calibración 5 μV , 100 ms

Por otra parte, la actividad eléctrica evocada por el cambio de orientación del rectángulo (el estímulo que usamos en este experimento) presenta una morfología muy similar, aunque el decaimiento de la onda es más lento y el voltaje ligeramente menor:

4.43, 5.05 y 5.57 μV en las derivaciones Oz, O1 y O2. La Figura 5.9 muestra los PREs obtenidos en las condiciones PC y PO.

El valor del voltaje -en cada derivación, para cada sujeto- se obtuvo definiendo una ventana temporal de 30 ms de duración, simétrica alrededor del momento de interés (en este caso, la latencia del pico máximo positivo, a los 120 ms del inicio del estímulo) y promediando el voltaje de la señal en ese intervalo. En este ejemplo particular, en cada sujeto se calculó

en cada derivación el promedio de los voltajes registrados entre el milisegundo 106 y el milisegundo 135).

El análisis estadístico (*Derivaciones x Condiciones*) indicó que ni las diferencias entre *Condiciones* ni la interacción *Derivaciones x Condiciones* fueron significativas, y que sólo existieron diferencias significativas entre

Derivaciones ($F_{(11,207)} = 45.31, p < 0.001$). Debido a esto solamente se presentan en la Figura 5.10 los valores del voltaje en las distintas derivaciones. Las comparaciones *a posteriori* (HSD = 1.46) revelaron -como era de esperarse en estas condiciones- que el voltaje promedio fue mayor en cada una de las tres derivaciones occipitales que en las demás derivaciones.

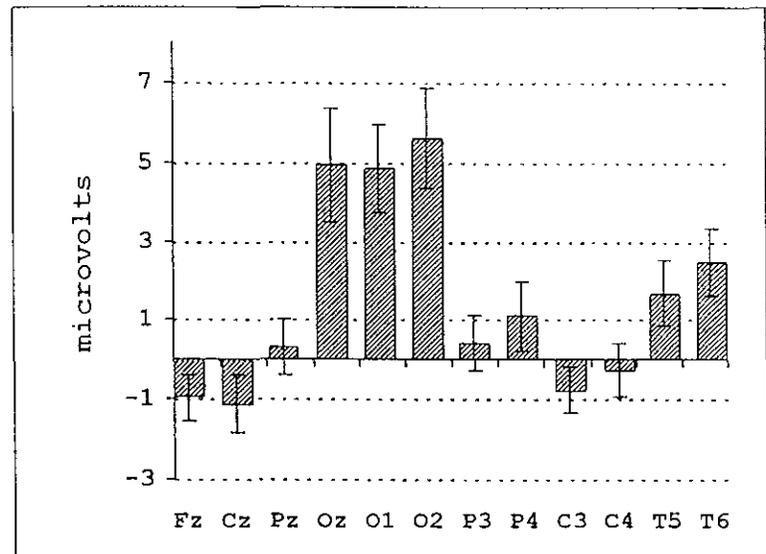


Figura 5.10. Voltaje alrededor del componente positivo (120 ms) en las distintas derivaciones EEG durante las presentaciones del Patrón Cuadrado (PC) y del Patrón Orientación (PO) ($\bar{x} \pm 2 \text{ sem}$, $n = 10$ sujetos)

RESULTADOS ELECTROFISIOLÓGICOS: PRES ANTE ESTÍMULOS CON MOVIMIENTO

Aunque las condiciones DM, OR y AM descritas anteriormente se incluyeron en el experimento a partir del tercer sujeto, presentamos primero esos resultados, ya que esas condiciones son más sencillas que las correspondientes a las condiciones D y A.

ACTIVIDAD EEG EN ENSAYOS CONTROL DE LAS CONDICIONES DM, OR Y AM

La Figura 5.11 presenta los potenciales evocados durante los EC de las condiciones DM, OR y AM. Puede observarse con claridad el desarrollo de una positividad a partir de los 100 ms en todas las derivaciones, con excepción de las occipitales. Esta positividad es más ostensible en Fz, Cz y Pz y en las derivaciones parietales y centrales.

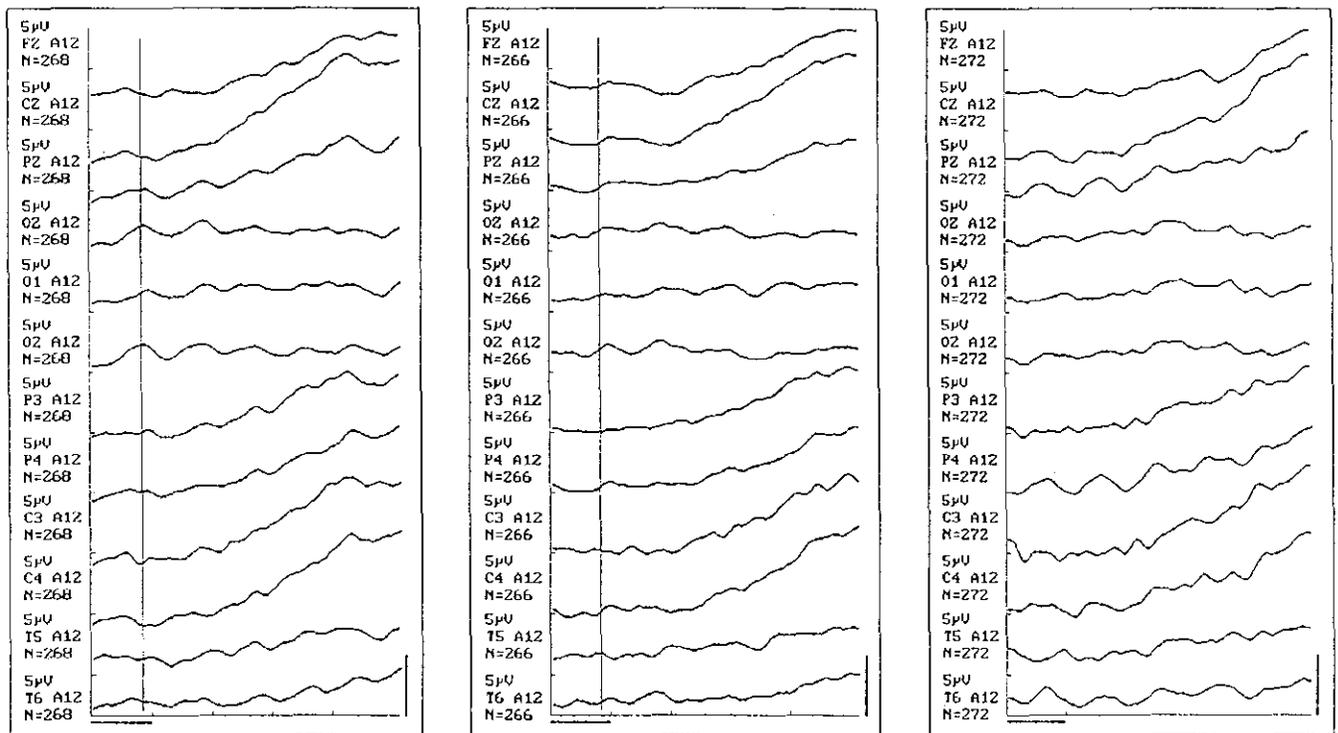


Figura 5.11. PREs (promedio de 8 sujetos) en los ensayos control de las condiciones OR (izquierda), DM (centro) y AM (derecha). La línea vertical señala el cambio de orientación o el cambio de velocidad en los ensayos experimentales de las tres condiciones. Calibración 5 μ V, 100 ms

PREs EN ENSAYOS EXPERIMENTALES DE LAS CONDICIONES DM, OR Y AM

Los potenciales evocados durante los ensayos experimentales en estas tres condiciones se muestran en la Figura 5.12.

El PRE registrado en la condición OR por el cambio de orientación del estímulo consiste de una deflexión negativa que alcanza su máximo valor a los 192 ms, seguida por una deflexión positiva, más lenta, con valor máximo a los 378 ms.

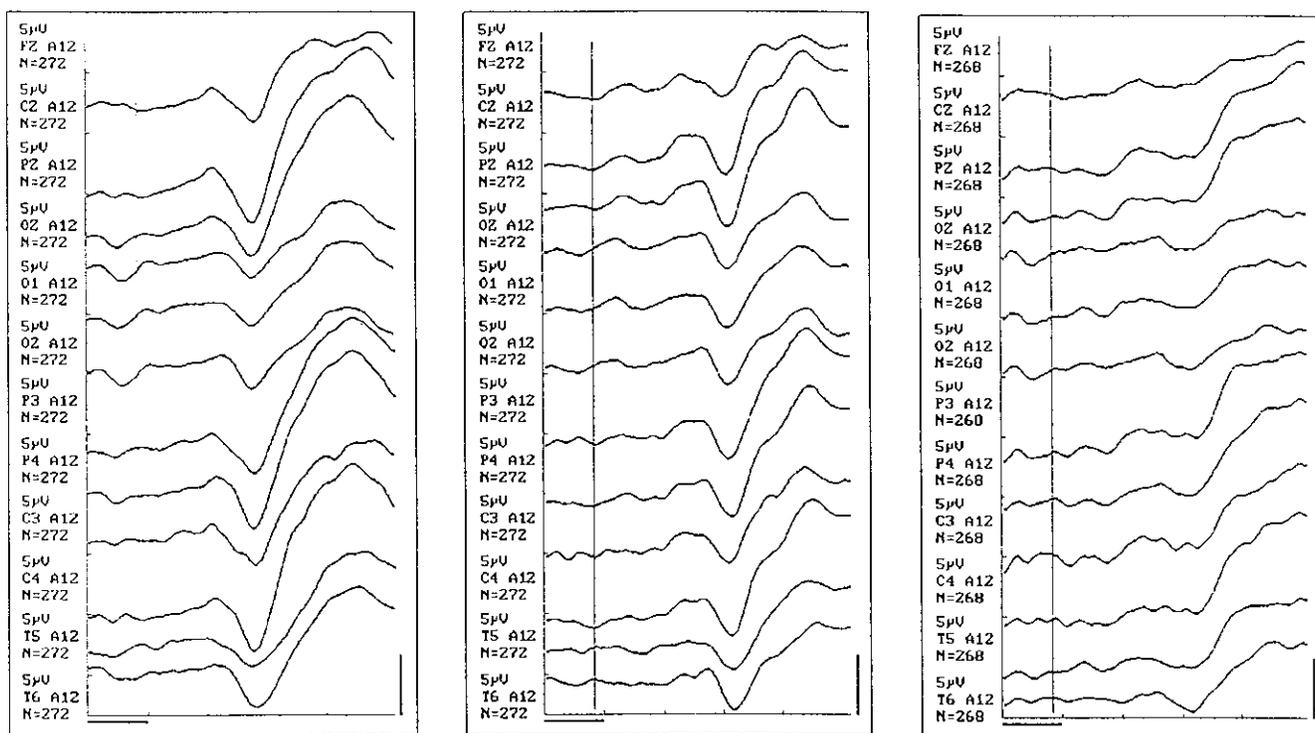


Figura 5.12. PREs (promedios de 8 sujetos) en los ensayos experimentales de las condiciones Orientación (OR) a la izquierda, Disminución Máxima (DM) al centro y Aumento Máximo (AM) a la derecha. La línea vertical señala el momento del cambio de orientación (OR) o del cambio de velocidad (DM y AM).

Calibración 5 μ V, 100 ms

A su vez, el PRE en la condición DM tiene una morfología semejante, pero el componente negativo llega a su valor máximo después, a los 218 ms, mientras que el componente positivo lo hace después, a los 354 ms.

Por último, en la condición AM la morfología del PRE presenta diferencias con respecto a los otros dos: por un parte, no se presenta el componente negativo con claridad más que en la derivación

T6 (con valor máximo a los 236 ms) y, por la otra, el componente positivo no alcanza un máximo discernible, sino que parece continuar aumentando de voltaje por lo menos hasta el final del tiempo de registro.

Las características morfológicas comunes a los tres potenciales evocados que se muestran en la Figura 5.12 son a). Un componente negativo que alcanza su máximo en las condiciones OR, DM y AM a los 192, 218 y 236 ms, respectivamente y b). Un componente positivo, lento, continuación del componente anterior, con valores máximos a los 378 y 354 ms (en OR y DM) y que en la condición AM se mantiene en valores altos hasta el fin del periodo registrado (430 ms).

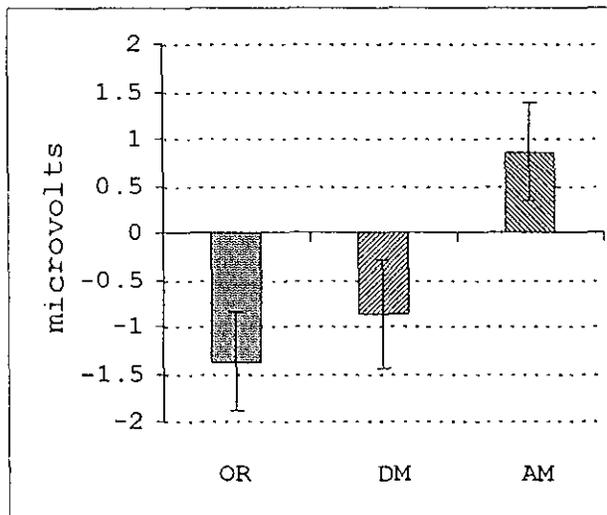


Figura 5.13. Voltaje del componente negativo alrededor del valor máximo en las condiciones Orientación (OR), Disminución Máxima (DM) y Aumento Máximo (AM), a los 192, 218 y 236 ms, respectivamente.

($\bar{x} \pm 2.sem$, $n = 8$ sujetos)

Para determinar si los valores de voltaje de los dos componentes mencionados difieren en las tres distintas condiciones, se realizaron dos Análisis de Varianza Factoriales (*Derivaciones x Condiciones*), uno para cada componente.

El valor del voltaje (en cada sujeto, para cada componente) se obtuvo promediando todos los valores dentro de una ventana temporal de 30 ms, simétrica, alrededor del momento en que el componente alcanzó su máximo valor en el gran promedio (Figura 5.12). En el caso de la condición AM la ventana temporal para el componente positivo se formó con los últimos 30 ms del registro (con el centro de la ventana ubicado en 415 ms). Para el primer componente los resultados del análisis indicaron que ni las diferencias entre *Derivaciones* ni la interacción *Derivaciones x Condiciones* fueron significativas, mientras que sí lo fueron las

diferencias entre Condiciones ($F_{(2,245)} = 44.02$, $p < 0.001$). Estos resultados se ilustran en la Figura 5.13. Las comparaciones a posteriori (HSD = 0.5234) indicaron que el voltaje del primer componente fue significativamente distinto entre DM y AM y entre OR y AM, mientras que la diferencia entre DM y OR no fue significativa. Un análisis semejante al anterior, aplicado al voltaje del segundo componente (la onda positiva) indicó que tanto las diferencias entre Derivaciones ($F_{(11,245)} = 14.99$, $p < 0.001$) como entre Condiciones ($F_{(2,245)} = 14.18$, $p < 0.001$) fueron significativas, mientras que la interacción no lo fue. Las Figuras 5.14 y 5.15 ilustran estos resultados. Las comparaciones a

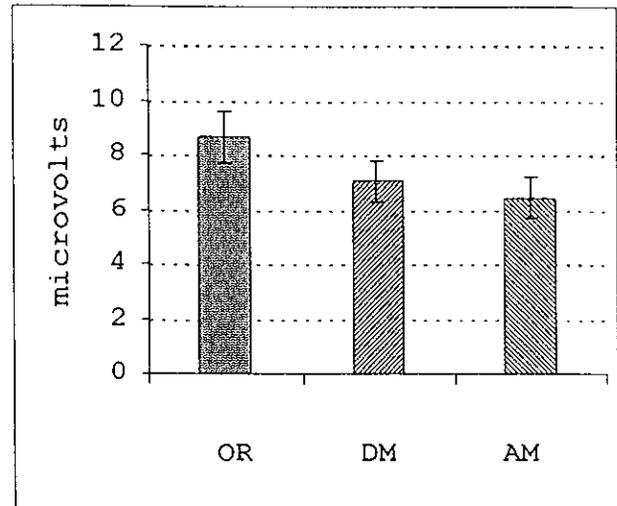


Figura 5.14. Condiciones Orientación (OR), Disminución Máxima (DM) y Aumento Máximo (AM). Voltaje del componente positivo alrededor del valor máximo, a los 378, 354 y 415 ms, respectivamente. ($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 8$ sujetos)

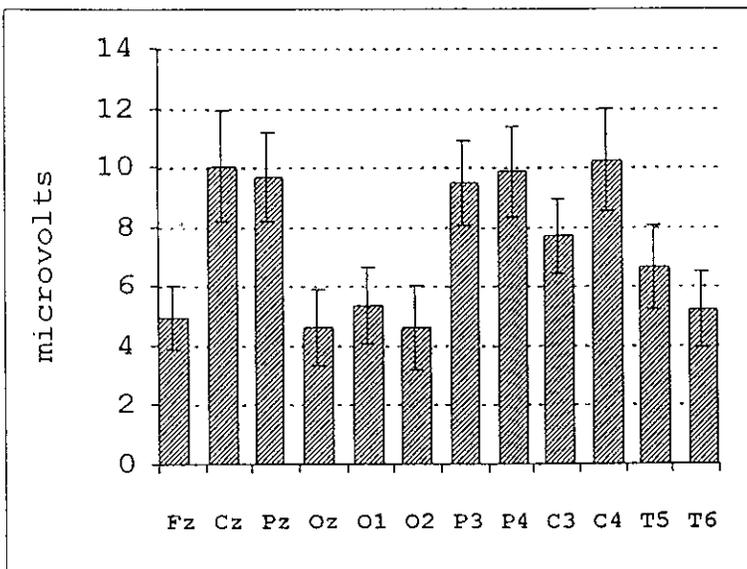


Figura 5.15. Condiciones Orientación (OR), Disminución Máxima (DM) y Aumento Máximo (AM). Voltaje del componente positivo en las distintas derivaciones EEG. ($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 8$ sujetos)

posteriori (HSD condiciones = 0.8964 y HSD derivaciones = 2.5305) indicaron que el voltaje fue significativamente distinto entre OR y cada una de las condiciones DM y AM, y que no hubo diferencias significativas entre DM y AM.

En lo que toca al voltaje entre derivaciones, en Cz, Pz, P3 y P4 se registró un voltaje significativamente

mayor que en las derivaciones frontales, temporales y occipitales (Fz, Oz, O1, O2, T5 y T6).

ACTIVIDAD EEG EN LAS CONDICIONES D Y A

A continuación se presentan los resultados obtenidos durante las condiciones D y A, en las que el sujeto debía responder no sólo ante un posible cambio en el estímulo (velocidad u orientación como en las series DM, OR y AM) sino ante cuatro posibles cambios (velocidad del estímulo en tres magnitudes distintas y orientación del estímulo).

La Figura 5.16 muestra la actividad eléctrica durante los ensayos

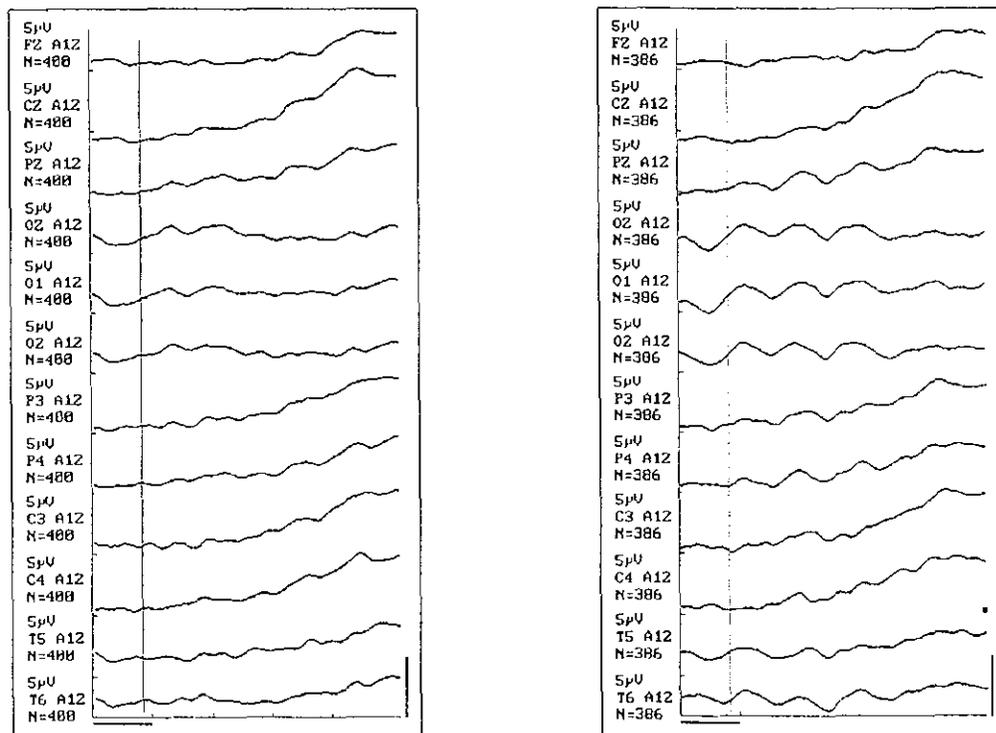


Figura 5.16. PREs (promedio de 10 sujetos) durante los ensayos control de las condiciones Disminución de Velocidad (D) a la izquierda y Aumento de Velocidad (A) a la derecha. La línea vertical señala el cambio de orientación o el cambio de velocidad en los ensayos experimentales de las mismas series.

Calibración 5 μ V, 100 ms.

control en las series D y A. Puede observarse que, de manera similar a lo descrito en las series OR, DM y AM se observa el desarrollo lento de una positividad que es más clara en las regiones centrales, y que parece estar ausente en las regiones occipitales.

Por otra parte, los PREs correspondientes al cambio de orientación y a las tres distintas magnitudes de disminución de velocidad durante la condición D se muestran en la Figura 5.17, en la que puede apreciarse que la morfología de los PREs durante el cambio de orientación es similar a la encontrada en la condición OR, con la diferencia de que durante condición D el valor máximo del pico negativo se encuentra un poco antes (a los 182 ms) y el valor máximo del pico positivo se encuentra un poco después (a los 386 ms).

También se observa en la Figura 5.17 que la morfología de los PREs en las dos mayores disminuciones de velocidad (de 150 a 50 y a 75 mm/s) recuerda lo encontrado en la condición DM (un pico negativo con máximo a los 216 y 210 ms, respectivamente), seguido de una onda más lenta, positiva, que alcanza su máximo a los 344 y 354 ms. y 376 ms.

En la disminución más pequeña de velocidad (de 150 a 100 mm/s) no puede apreciarse con claridad el primer componente (apenas se observa una pequeña deflexión a los 212 ms), mientras que el segundo componente alcanza su máximo a los 376 ms.

Los hechos descritos en los párrafos anteriores nos permiten extender la propuesta de nuestra Hipótesis 1 -por lo menos en el caso de las disminuciones mayores de velocidad- a los aspectos electroencefalográficos: también existe en este caso una relación entre la magnitud del cambio de velocidad y la forma (en este caso voltaje de los componentes) de la respuesta electroencefalográfica.

Si bien hemos hablado de las similitudes, también deben notarse las diferencias entre los resultados que se observan en la condición D y los que fueron observados en la condición DM: una de las más notorias es que el componente negativo en la condición DM aparece mejor definido, con un voltaje mayor y en todas las derivaciones registradas, incluyendo las derivaciones occipitales.

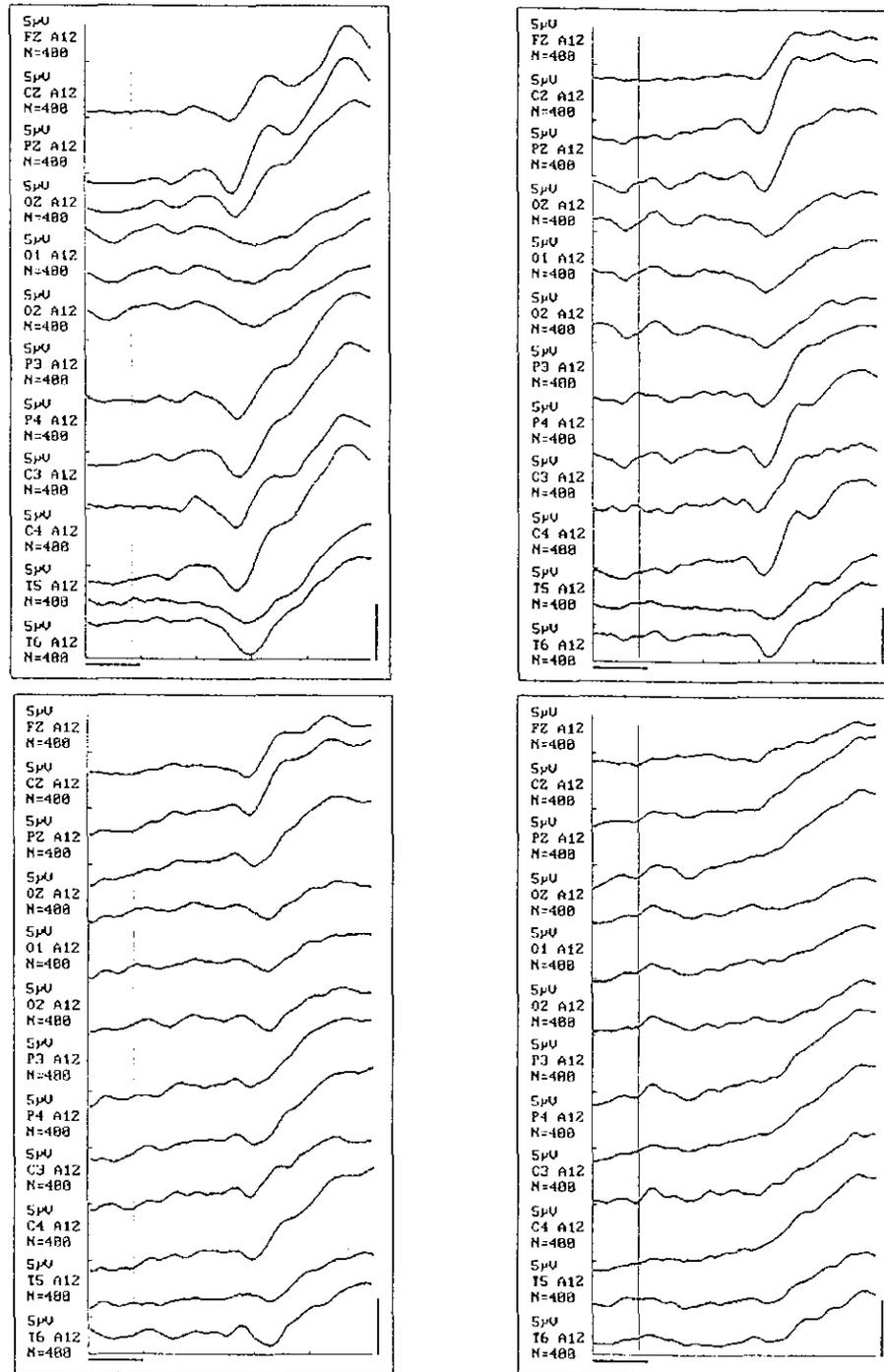


Figura 5.17. PREs (promedio de 10 sujetos) en los ensayos experimentales de la condición Disminución de Velocidad (D). Cambio de orientación (arriba, izquierda) y disminuciones de velocidad de 150 a 50 mm/s (arriba, derecha), a 75 mm/s (abajo, izquierda) y a 100 mm/s (abajo, derecha).

Calibración 5 μ V, 100 ms.

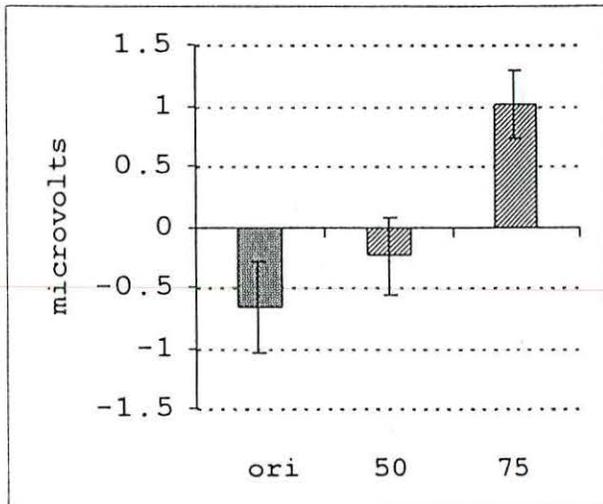


Figura 5.18. Voltaje del primer componente en el cambio de orientación (ori) y en las dos mayores disminuciones de velocidad (de 150 a 50 y a 75 mm/s) a los 182, 216 y 210 ms.
($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 10$ sujetos)

En la condición D ese mismo pico aparece con menor voltaje en las derivaciones occipitales. Algo similar ocurre con la onda lenta positiva: mientras que en la condición DM el pico positivo se ve claramente definido y su voltaje alcanza un máximo y comienza a descender, en la condición D se observa que el voltaje de la onda positiva se mantiene en el mismo nivel durante más tiempo, sin que pueda apreciarse de manera clara un inicio de la disminución del voltaje.

Para realizar el análisis estadístico de los valores de voltaje en el caso del primer componente se definieron ventanas temporales de 30 ms de duración alrededor de los 182, 216 y 210 ms (D_{ORI} , D_{050} y D_{075} , respectivamente) mientras que para el segundo componente los centros de las ventanas temporales se ubicaron en 386, 344, 354 y 376 ms (D_{ORI} , D_{050} , D_{075} y D_{100} , respectivamente).

Para el primer componente, el análisis de varianza indicó diferencias significativas sólo en el factor *Condiciones* ($F_{(2, 315)} = 39.16$, $p < 0.001$) y la interacción no fue significativa.

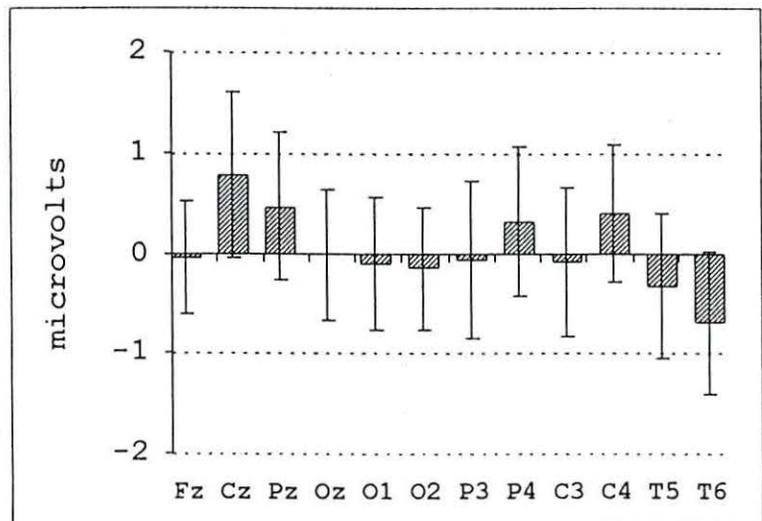


Figura 5.19. Voltaje del primer componente ante el cambio de orientación y ante las tres disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) a los 182, 216, 210 y 212 ms en las distintas derivaciones EEG.
($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 10$ sujetos)

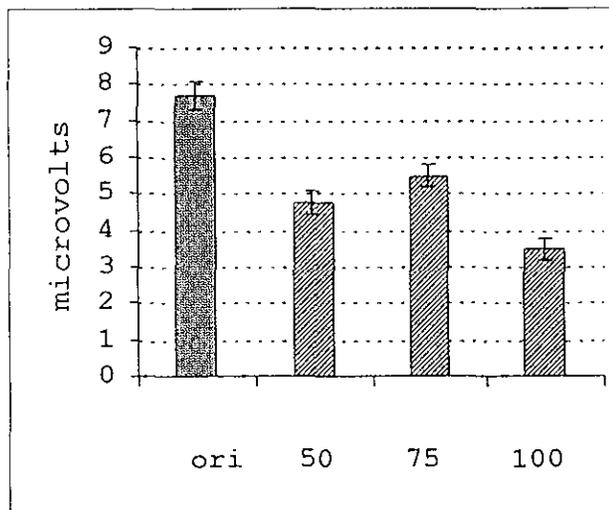


Figura 5.20. Voltaje del segundo componente ante el cambio de orientación (ori) y ante las tres disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) a los 386, 344, 354 y 376 ms. ($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 10$ sujetos)

La Figura 5.20 muestra los voltajes promedio observados en las tres disminuciones de velocidad y en el cambio de orientación. Las comparaciones a posteriori (HSD = 0.832) indicaron diferencias significativas entre D_{ORI} y cada una de las disminuciones de velocidad, y entre D_{100} y las dos mayores disminuciones de velocidad (D_{050} y D_{075}). Entre Derivaciones (Figura 5.21) las comparaciones a posteriori (HSD = 2.117) señalaron diferencias significativas entre Fz y las derivaciones centrales y parietales por una parte y, por la otra, las derivaciones occipitales y temporales.

Las Figuras 5.18 y 5.19 presentan los resultados correspondientes al primer componente. Las comparaciones a posteriori (HSD = 0.460) señalaron que el voltaje fue significativamente mayor en D_{075} que en D_{ORI} y en D_{050} .

En cuanto al segundo componente del potencial evocado en la condición D, el análisis estadístico señaló una interacción no significativa y diferencias significativas tanto entre Condiciones ($F_{(3,423)} = 59.35$, $p < 0.001$) como entre Derivaciones ($F_{(11,423)} = 29.27$, $p < 0.001$).

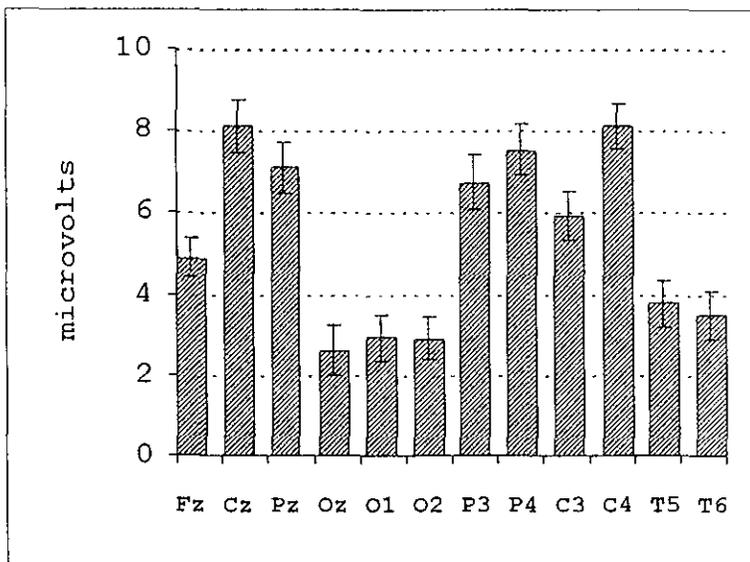


Figura 5.21. Voltaje del segundo componente ante el cambio de orientación y ante las tres disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) a los 386, 344, 354 y 376 ms en las distintas derivaciones EEG. ($\bar{x} \pm 2 sem$, $n = 10$ sujetos)

En lo que se refiere a los ensayos de aumento de velocidad (la condición A) la Figura 5.22 muestra la actividad eléctrica registrada durante el cambio de orientación y durante los aumentos mínimo, mediano y máximo de velocidad (de 150 mm/s a 200, 225 y 250 mm/s, respectivamente).

Los PREs registrados durante el cambio de orientación presentan las mismas similitudes y diferencias con respecto a los registrados durante la condición OR que se describen en la sección anterior.

Por otro lado, los PREs registrados durante los tres aumentos de velocidad se caracterizan básicamente por el desarrollo de una positividad cuya tasa de cambio crece a partir de los 230 ms. Esta positividad sólo alcanza un máximo en forma clara -en algunas derivaciones- durante los aumentos menores de velocidad, y es prácticamente indistinguible durante el aumento máximo de velocidad, ya que en esta condición el voltaje sigue aumentando en muchas de las derivaciones registradas.

Si comparamos los PREs correspondientes a aumentos de velocidad durante la condición A (Figura 5.22, arriba derecha y abajo) con los obtenidos en la condición AM (Figura 5.12, derecha) se nota que en la condición A hay una "suavización" de la actividad eléctrica en todas las derivaciones; las diferencias entre los resultados en esas dos condiciones son de la misma clase, aunque todavía más pronunciadas, que las que se dan entre los resultados de la condición D y los de la condición DM: en aquel caso ocurre también una suavización de los picos del potencial, tanto en el componente negativo como en el positivo.

De hecho, el componente negativo que se observa en los dos mayores decrementos de velocidad alrededor de los 210 ms apenas se insinúa en la condición de mayor aumento de velocidad (de 150 a 250 mm/s) en las derivaciones temporales, como puede apreciarse en la Figura 5.22.

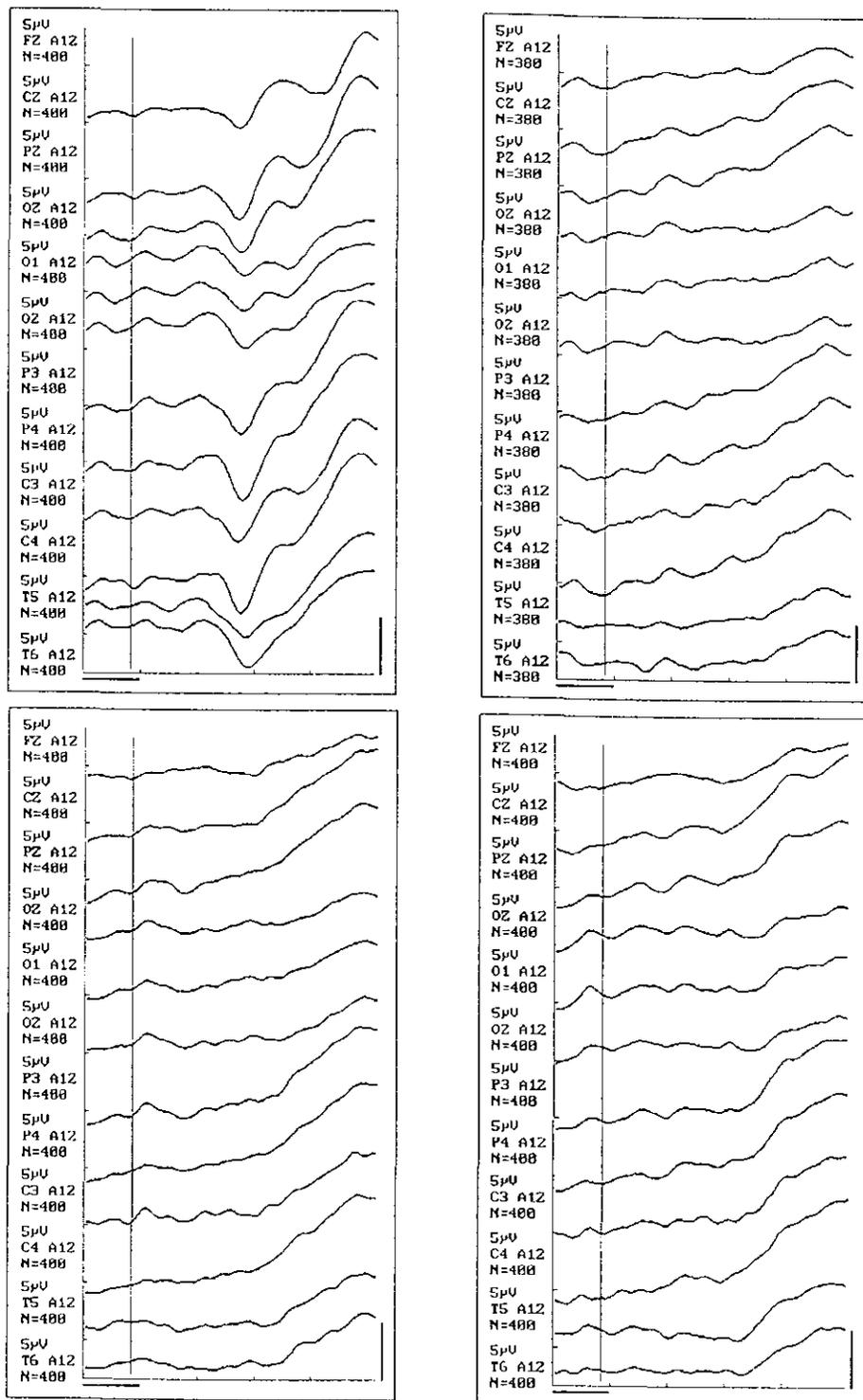


Figura 5.22. PREs (promedios de 10 sujetos) en los ensayos de la condición Aumento de Velocidad (A). Cambio de Orientación (arriba, izquierda) y aumentos de velocidad de 150 mm/s a 200 mm/s (arriba, derecha), a 225 mm/s (abajo, izquierda) y a 250 mm/s (abajo, derecha).
Calibración 5 μ V, 100 ms

En estas condiciones, el análisis estadístico se limitó a los datos del componente positivo. Se definieron ventanas de 30 ms alrededor de los momentos de los máximos voltajes: 408 y 394 ms para D_{ORI} y D_{200} y 415 ms para D_{225} y D_{250} . Se encontraron diferencias significativas entre *Condiciones* ($F_{(3,423)} = 27.41, p < 0.001$) y entre *Derivaciones* ($F_{(11,423)} = 32.64, p < 0.001$), y una interacción no significativa.

La Figura 5.23 muestra los datos para la comparación entre *Condiciones*. Las comparaciones a posteriori (HSD = 0.785) fueron todas significativas con excepción de A_{225} vs A_{250} . Por otra parte, las comparaciones a posteriori (HSD =

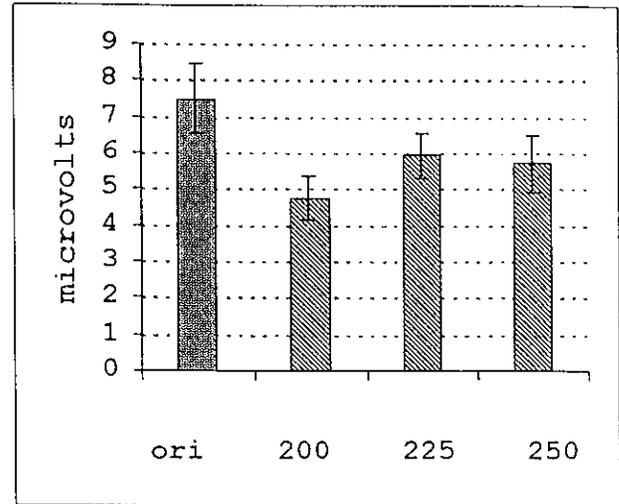


Figura 5.23. Voltaje del segundo componente ante el cambio de orientación (ori) y ante las tres magnitudes de aumento de velocidad, a los 408, 394, 415 y 415 ms.. ($\bar{x} \pm 2 sem, n = 10$ sujetos)

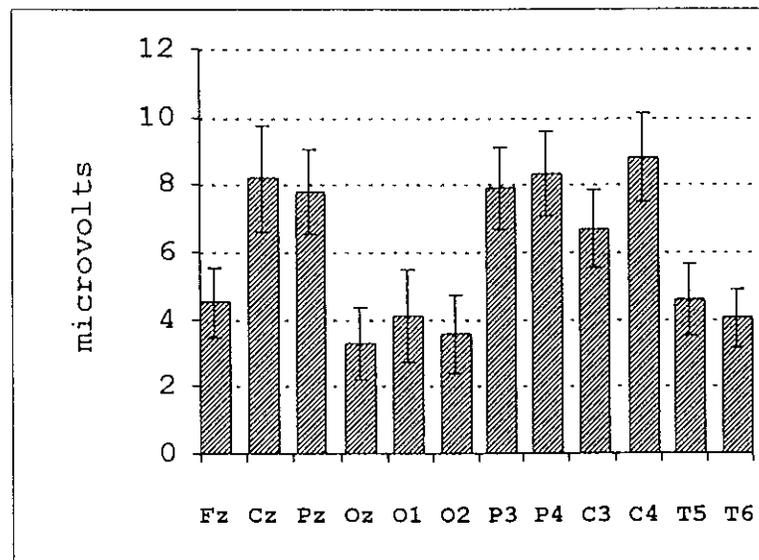


Figura 5.24. Voltaje del segundo componente ante el cambio de orientación y ante las tres magnitudes de aumento de velocidad (de 150 a 200, 225 y 250 mm/s), a los 408, 394, 415 y 415 ms en las distintas derivaciones EEG ($\bar{x} \pm 2 sem, n = 10$ sujetos)

1.730) en el caso de las *Derivaciones* señalaron que el voltaje en las derivaciones Cz, Pz, P3, P4, C3 y C4 fue significativamente mayor que el voltaje en las otras derivaciones (Fz, Oz, O1, O2, T5 y T6), como se puede apreciar en la Figura 5.24.

Discusión

Los objetivos principales de nuestro trabajo fueron a). en el aspecto conductual determinar si la magnitud del cambio de velocidad de un móvil influía sobre la exactitud y la latencia de una respuesta motora y b). en el aspecto electrofisiológico caracterizar la respuesta eléctrica cerebral asociada con la percepción del cambio de velocidad de un móvil.

Consideraremos primero los aspectos conductuales y posteriormente trataremos los aspectos electrofisiológicos de los resultados obtenidos en el experimento.

Aspectos conductuales

Los resultados obtenidos en la evaluación de Aciertos apoyan nuestra primera hipótesis; el número de respuestas correctas es distinto dependiendo de la magnitud del cambio de velocidad: a una mayor magnitud (diferencia entre la velocidad inicial y la velocidad final del móvil) le corresponde una mayor cantidad de Aciertos, y cuanto menor es la magnitud (cuanto más se parecen las velocidades inicial y final del móvil) menor es el número de respuestas correctas.

Lo anterior se aplica tanto a las disminuciones como a los aumentos de velocidad (condiciones D y A), aunque las diferencias fueron estadísticamente significativas solamente entre los cambios mínimos y cada uno de los otros dos cambios de velocidad, y no lo fueron entre los dos cambios mayores. En todo caso, la interpretación parece clara: *en una tarea que implica la discriminación de cambios de velocidad de un móvil, la dificultad de la tarea será mayor cuanto más se parezcan la velocidad inicial y la velocidad final, y disminuirá cuanto más distintas sean las velocidades inicial y final del móvil.* Así el efecto de una mayor dificultad de la tarea se manifestaría como un decremento en los aciertos de los sujetos (o un incremento en los errores).

Un estudio reciente de Katayama y Polich (1998), apoya esta interpretación. Estos autores manipularon la dificultad de una tarea de discriminación auditiva haciendo más o menos similares (en frecuencia) los tonos que los sujetos debían discriminar. Cuando las frecuencias de los tonos eran 2000 y 1000 Hz, la proporción de errores (falsos positivos) fue cercana a 0.03, mientras que cuando las frecuencias de los tonos eran 2000 y 1940 Hz la misma proporción subió a más de 0.40.

Así, la similitud en los promedios de Aciertos en DM, OR y AM implicaría que la dificultad en la tarea de discriminación de cambio de velocidad o de cambio de orientación sería aproximadamente la misma, -aunque el número de aciertos haya sido ligeramente superior en OR-.

Sin embargo, esta situación se invirtió casi en forma total en las condiciones D y A, en las que el número de aciertos ante los cambios de orientación es notoriamente menor que ante los cambios de velocidad de mayor magnitud; de hecho, las diferencias son significativas en el caso de los dos mayores incrementos de velocidad. Esto plantea una contradicción, ya que en la condición A los ensayos A_{250} son totalmente iguales a los ensayos de cambio de velocidad en AM.

La explicación de esta aparente contradicción puede encontrarse también en relación con la complejidad de la tarea: en DM, OR y AM el sujeto debía emitir una respuesta ante uno de dos estímulos posibles, mientras que en D y A el sujeto debía emitir una de dos respuestas ante uno de cuatro estímulos posibles. Obviamente la tarea en las condiciones D y A sería más compleja que la tarea en DM, OR y AM. Esta explicación es congruente con los resultados al reducir la ventana de análisis en la condición D: en todos los casos el número de respuestas correctas disminuyó (Figuras 5.3 y 5.7).

En que corresponde al Tiempo de Reacción (TR), en las condiciones DM, OR y AM no hubo diferencias significativas, aunque éste haya sido

ligeramente menor en OR. Por otra parte, en las condiciones D y A el TR fue ligeramente mayor en los ensayos D_{ORI} y A_{ORI} que en los ensayos de cambio de velocidad. Esta diferencia fue significativa entre D_{075} y D_{ORI} (Figura 5.7)) y entre A_{ORI} y los dos aumentos mayores de velocidad (Figura 5.6), lo que lleva a la conclusión de que es más sencilla la discriminación de un cambio de velocidad que la de un cambio de orientación.

Esta conclusión se refuerza con los resultados discutidos en lo que toca a Aciertos en esas condiciones, aunque debe tomarse en cuenta la posible existencia de un sesgo en la respuesta (si el 60 % de los ensayos eran del tipo cambio en velocidad, los sujetos pudieron haber tendido a dar en mayor proporción la respuesta correspondiente a este tipo de cambios, y eso se reflejaría en una disminución del Tiempo de Reacción y un incremento en el número de Aciertos, precisamente en esa clase de ensayos). Una solución al problema del sesgo sería la de presentar los ensayos de disminución y de aumento de velocidad mezclados, solicitando una respuesta para una clase de ensayos y una respuesta diferente para la otra clase. Al ser igualmente probable un tipo de respuesta que el otro los sujetos no podrían "preparar mejor" una de las respuestas. Sin embargo, en este experimento ese procedimiento no pudo aplicarse, como explicaremos en breve, debido a que se hubiera elevado demasiado la complejidad de la tarea.

El análisis de los Tiempos de Reacción también apoya la idea del incremento en la dificultad de la tarea cuando ésta puede consistir en más de una respuesta y al mismo tiempo se incrementa el número de estímulos entre los que se debe realizar la discriminación. Todos los Tiempos de Reacción observados en las condiciones D y A son mayores que los observados en las condiciones DM, OR y AM. Los resultados de Katayama y Polich (1998) confieren también apoyo a esta interpretación. Cuando en ese estudio los tonos eran más distintos, los tiempos de reacción de los sujetos fueron de 490 ms aproximadamente, mientras que cuando la dificultad de la tarea se

incrementó haciendo más similares los tonos, los tiempos de reacción en promedio fueron mayores de 600 ms.

Por otra parte, el Tiempo de Reacción (TR) es una medida que se relaciona con el procesamiento de información. Aunque en muchas ocasiones se le trata como si fuera la medida de un proceso unitario, algunos autores (p. Ej. Shulz, 1979) han señalado que en una tarea compleja de discriminación, el TR reflejaría los efectos de al menos tres etapas o subprocesos: la de detección del estímulo, la de reconocimiento del mismo y la correspondiente a la respuesta en sí. En general puede suponerse que en tareas fáciles los TR de los sujetos tenderían a ser menores que en tareas difíciles.

En nuestro caso, en las condiciones D y A incrementamos la complejidad de la tarea por lo menos en dos de las etapas mencionadas por Shulz: por una parte, incrementamos de una a dos el número de respuestas posibles (afectando el subproceso de la respuesta en sí) y por la otra la inclusión de los cambios de velocidad mínimos (la velocidad final era la más similar a la velocidad inicial) hizo más difícil el segundo subproceso (el reconocimiento del estímulo).

Cuando se observan en conjunto los resultados en la condición D (Figura 5.5) y en la condición A (Figura 5.6) se hacen patentes aspectos que no pueden verse cuando el análisis se realiza con la ventana reducida: por ejemplo, se confirma que en ambas condiciones existe un gradiente que parece ser función -casi perfectamente lineal en el caso de los incrementos de velocidad- de la magnitud del cambio de velocidad (mayor el cambio, mayor el número de aciertos y menor el tiempo de reacción).

Por otra parte, los resultados de las condiciones D y A (Figuras 5.5 y 5.6) aunque no son directamente comparables, sugieren que existe un efecto general de la situación de estimulación: cuando se presentan solamente estímulos que disminuyen su velocidad los sujetos tienden a responder más lentamente que cuando se presentan solamente estímulos que aumentan su velocidad, a pesar de haber recibido exactamente las

mismas instrucciones en ambas condiciones. Este hecho ya había sido señalado por nosotros (Zarabozo, 1999) y un efecto similar ha sido reportado por Amezcua (2000) en términos de la influencia del "tiempo" musical sobre la ejecución de una tarea de discriminación. Una explicación posible de estos resultados sería que la clase de estimulación en una y en otra condiciones generara distintos estados preparatorios (Karlin, 1970), y que esos estados facilitarían la respuesta en la condición A. Como Hillyard y Picton (1987) sugieren para evitar esta clase de diferencias "artificiales" (comillas mías), las distintas clases de ensayos deberían presentarse entremezcladas, de modo que el contexto (set) de estimulación fuera similar para todos los ensayos. Nosotros no lo hicimos así debido a que los resultados del estudio piloto nos mostraron que cuando todos los ensayos se entremezclaban y el sujeto debía dar una de tres respuestas ("aumentó la velocidad", "disminuyó la velocidad" o "cambió la orientación"), el número de omisiones y de equivocaciones era exageradamente grande, por lo cual dividimos la presentación de estímulos en Disminución de Velocidad (con Ensayos Control y de Cambio de Orientación) y Aumento de Velocidad (también con Ensayos Control y de Cambio de Orientación).

En forma resumida podemos señalar hasta aquí las conclusiones siguientes:

La magnitud del cambio de velocidad influye sobre los Aciertos y sobre los Tiempos de Reacción de los sujetos. Esta relación podría ser de tipo lineal, aunque la tasa de cambio (p ej. la pendiente de una recta de regresión) podría ser diferente en los extremos de un continuo de magnitudes del cambio de velocidad;

Se corrobora el principio de que la dificultad de la tarea se ve reflejada en el número de Aciertos y en la magnitud de los Tiempos de Reacción;

Cambios en la orientación de un estímulo en movimiento son más difíciles de discriminar que cambios en su velocidad, y

Existe un efecto general de la situación de estimulación sobre el Tiempo de Reacción: cuando la estimulación implica cambios lentos en el estímulo el Tiempo de Reacción aumenta, mientras que cuando implica cambios rápidos el Tiempo de Reacción disminuye.

Aspectos electrofisiológicos

La condición PC (sin movimiento del estímulo) pretendió la corroboración -indispensable desde nuestro punto de vista en cualquier tarea relacionada con la percepción visual de un estímulo- de la integridad funcional de la corteza visual, situada en la región occipital. Los resultados obtenidos en esta condición fueron acordes con lo que se observa en una evaluación clínica normal (Nuwer, 1998).

A su vez la condición PO, también sin movimiento del estímulo, fue incluida en el diseño del experimento porque quisimos caracterizar la respuesta cerebral al cambio de orientación de nuestro estímulo en su forma más sencilla (sin influencia del movimiento).

La similitud en la morfología de los PREs obtenidos en PC y en PO es patente. Las diferencias en el voltaje máximo del componente P120 se deben probablemente a la diferente intensidad luminosa entre los estímulos (el área del Patrón Cuadrado era cinco veces mayor que la del Patrón Rectangular). Estos resultados se encuentran acordes con reportes de la literatura en los que se ha estudiado la relación entre la morfología de los PREs visuales y la intensidad del estímulo luminoso (Carrillo de la Peña, Rodríguez Holguín, Corral y Cadeveira, 1999).

Cuando al hacer la promediación de potenciales obtuvimos primero los correspondientes a las Condiciones PC y PO, supusimos que en los ensayos de cambio de orientación en las Condiciones OR, D y A encontraríamos -como fue observado en la Condición PO- un componente positivo en la región occipital, alrededor de los 120 ms. Esta suposición no fue confirmada por los resultados. De hecho, solamente

en la condición OR parece insinuarse un cambio eléctrico con estas características, pero inclusive ese cambio es de un voltaje muy pequeño y de notoria mayor duración, comparado con el observado en la condición PO.

La ausencia del componente P120 en los ensayos de cambio de orientación se debe probablemente a que en las Condiciones PC y PO lo que registramos en el EEG es una activación fásica de la corteza visual, ya que el estímulo se mantiene sin cambio durante un tiempo (700 ms) y luego cambia súbitamente; en cambio, en las condiciones experimentales con movimiento del estímulo lo que estamos registrando es una activación tónica de la corteza visual. Esta activación tónica se manifiesta como una actividad desincronizada, de bajo voltaje en las áreas occipitales, tal como puede observarse en el registro obtenido durante los ensayos control, tanto en las condiciones DM, OR y AM como en las condiciones D y A. De hecho, algunos autores que han trabajado en el registro de potenciales evocados ante el movimiento aparente de un estímulo (Shimoyama, Nakajima, Shibata e Ito, 1997) han interpretado el P120 como una respuesta a la aparición misma del estímulo y, en nuestro caso, el estímulo siempre estuvo presente.

Un hecho que llama la atención en los resultados obtenidos en este experimento es la aparición -durante los ensayos control de todas las condiciones- de una positividad lenta que inicia entre 100 y 200 ms contados a partir del momento en el que -si el ensayo hubiera sido de cambio de orientación o de velocidad- el cambio en el estímulo se hubiera producido, y que alcanza su máximo valor hacia los 400 ms (Figuras 5.11 y 5.16). Esta situación se presenta en todos los ensayos control, tanto en las Condiciones DM, OR y AM como en las condiciones D y A.

Este cambio es más prominente en las derivaciones centrales (Cz, C3 y C4), aunque también puede apreciarse con claridad en las zonas parietales (Pz, P3 y P4) y en Fz. El cambio es menos aparente en

zonas temporales (T5 y T6) y está ausente en la región occipital (Oz, O1 y O2).

Analizando el contexto en el que registramos la actividad eléctrica, se antoja buscar la explicación para ese cambio eléctrico en la ocurrencia de alguna clase de proceso cognoscitivo de "expectación" o "preparación" en los sujetos, ya que al iniciarse el movimiento del estímulo los sujetos no podían saber si iba a existir o no un cambio en la orientación o la velocidad del estímulo.

Por otra parte, el cambio -cuando lo había- en la orientación o la velocidad del estímulo ocurría siempre en el mismo lugar de la pantalla (o, visto de otra manera y ya que la velocidad inicial del estímulo era siempre la misma, el cambio se daba siempre en el mismo momento en relación con el inicio del ensayo). De esta manera, la aparición del estímulo en un extremo de la pantalla pudo haber adquirido propiedades discriminativas para los sujetos, de modo que a partir de ese evento pudieran comenzar a estimar la duración de un intervalo.

Han sido reportados en la literatura dos variedades de cambios eléctricos lentos, relacionados con procesos de expectación o de preparación: la Variación Contingente Negativa (CNV) descrito originalmente por Walter en 1964 (McCallum, 1988) y el Potencial Preparatorio Motor (PPM), descrito por Kornhuber y Deecke en 1965 (Ruchkin, Sutton, Mahaffey y Glaser, 1986). Sin embargo, estos potenciales lentos han sido descritos como cambios negativos en el voltaje que se registra en el EEG, con predominancia hacia regiones frontales y, en el caso del PPM, lateralizado en el hemisferio contralateral a la extremidad con la que se emite la respuesta, por lo que la explicación de la positividad lenta que se observa en los ensayos control de todas las condiciones experimentales debe ser buscada en otra parte.

Hillyard y Picton (1987) describen cómo en una situación en la que se pide a los sujetos que cuenten el número de veces que un tono es

omitido en un tren de estímulos repetidos, aparece una onda positiva con máximo a los 300 ms (P300), y consideran que este componente es emitido como resultado de la evaluación del sujeto (detectar que no se presentó el estímulo). Así, el cambio positivo observado por nosotros podría interpretarse de manera similar (en los ensayos control nunca hubo cambio en el estímulo). Sin embargo, la tarea y las instrucciones en aquel experimento fueron radicalmente distintas de las empleadas en el nuestro, por lo que no podría llegarse a la conclusión de que en ambos estudios se observó actividad eléctrica correspondiente al mismo proceso psicológico.

Quizás la explicación más cercana (aunque un poco vaga) de este hecho se relacione con la que Arakawa, Tobimatsu, Kato y Kira (1999) ofrecen para un componente similar (P400m y P400p) encontrado en un experimento en el que la estimulación también era de tipo visual: ese componente reflejaría el curso de "...procesos integrativos de la información visual, particularmente los procesos neurales de percepción, cognición y diferenciación de los estímulos visuales...".

Los PREs obtenidos en los ensayos experimentales de las diferentes condiciones presentaron variaciones que impiden una consideración global. Esto hace necesaria una recapitulación de los hechos más relevantes observados en cada condición, que permita discutir esos resultados agrupados de la manera más clara posible.

Los cambios de orientación en las condiciones OR, D y A originaron PREs con morfología consistente. El potencial evocado, caracterizado por un componente negativo (latencia \approx 185 ms -192, 182 y 186 ms, respectivamente-) seguido de un componente positivo (latencia \approx 390 ms -378, 408 y 386 ms, respectivamente-) se observó en todas las derivaciones registradas en OR (con valores máximos en regiones centroparietales), mientras que en A y en D apareció muy atenuado en las derivaciones occipitales.

Los PREs en DM y en AM fueron, en general, distintos ente sí. El PRE en DM tuvo morfología y distribución topográfica muy similares a las

observadas en OR aunque las latencias de los componentes negativo y positivo fueron distintas (≈ 218 ms y ≈ 354 vs ≈ 192 y ≈ 378 ms, respectivamente). Por otra parte, el PRE resultante en AM no mostró con claridad el primer componente y el segundo componente, aunque claramente distinto, no permitió apreciar el momento en el que se alcanzaba un máximo y el voltaje comenzaba a descender, sino que se mantuvo presente hasta el final de los 430 ms posteriores al cambio de velocidad del estímulo.

En la condición D las dos disminuciones mayores de velocidad originaron PREs con una morfología similar a la observada en DM, pero el PRE registrado ante el cambio mínimo de velocidad (el menos notorio) prácticamente no presentó el primer componente y en el segundo componente no pudo apreciarse con claridad en qué momento el potencial alcanzaba su máximo voltaje.

La distribución topográfica de los PREs durante las disminuciones de velocidad fue similar a la observada en los cambios de orientación, aunque durante las dos mayores disminuciones de velocidad el componente negativo se observó también en las derivaciones occipitales. La presencia de este componente en regiones occipitales podría relacionarse con lo que puede representar una activación en el sistema magnocelular (Arakawa, Tobimatsu, Kato y Kira, 1999). Por otra parte, durante la disminución mínima de velocidad del estímulo el primer componente fue poco aparente en todas las derivaciones.

Por último, en la condición A fue imposible distinguir en Cz o en Pz el primer componente durante el aumento mínimo de velocidad y, en los dos aumentos mayores de velocidad ese primer componente apenas fue notorio (más en el aumento de velocidad máximo que en el intermedio). En cuanto al segundo componente, observamos un comportamiento similar al registrado durante la condición AM.

Si bien de acuerdo con nuestra Hipótesis 2 nos proponíamos el registro de PREs con componentes asociados específicamente con la percepción del cambio de velocidad de un móvil, la morfología y la

distribución espacial de los PREs registrados en las condiciones que implicaban movimiento nos impiden afirmar en forma terminante que hayamos logrado nuestro objetivo.

Tomando en cuenta la distribución topográfica de los PREs obtenidos, y el hecho de que su voltaje haya sido máximo en derivaciones centrales y parietales, una posibilidad a considerar es que estos potenciales sean una variedad del componente P300 descrito originalmente por Sutton, Braren, Zubin y John en 1965 (Halgren y cols., 1980).

El P300 es un componente positivo con una latencia de 300 ms, aunque existen autores que lo han reportado con latencias entre 210 y 550 ms (Roth, 1973; Ritter y Vaughan, 1969) y que fue asociado en la época de su descubrimiento con un estímulo que "resolvía la incertidumbre de un sujeto" (Donchin & Holes, 1988).

La situación para inducir la aparición del P300 es la presentación de dos estímulos sensoriales, uno frecuente (standard) ante el cual no se requiere respuesta (80% a 90% del total de estímulos) y otro infrecuente (target) ante el cual se debe responder (20% a 10% del total). A este modelo se le conoce como "odd-ball" (Okada, Kaufman y Williamson, 1983).

También se ha usado un modelo llamado "oddball de tres tonos", en el que se presentan tres estímulos, uno de ellos frecuente (p. Ej. 80 %) y los otros dos infrecuentes (p. Ej. 10 % cada uno). De los dos estímulos infrecuentes uno es designado como relevante (target) y ante él el sujeto debe responder de alguna manera, mientras que ante los otros estímulos (standard y non-target) no se solicita respuesta alguna (Katayama y Polich, 1998). Generalmente, el componente P300 es precedido de una onda negativa (N200), con latencia de 150 a 215 ms, cuyo voltaje es mayor mientras más baja es la proporción de estímulos infrecuentes (Squires, Squires y Hillyard, 1975; Hillyard, 1985).

En el contexto anterior, los PREs ante el cambio de orientación (OR, DORI y AORI), muy similares entre sí, están constituidos por un componente negativo, alrededor de los 200 ms que es seguido por un componente positivo alrededor de los 380 ms, configuración que corresponde a la descrita para el P300.

En los PREs correspondientes a DM, D₀₅₀ y D₀₇₅ se observa la misma configuración, con pequeños cambios en las latencias de los componentes.

Por último, la morfología de los PREs correspondientes a D₁₀₀, A₂₀₀, A₂₂₅ y A₂₅₀ sólo puede observarse la presencia del componente positivo.

Nuestra Hipótesis 2 proponía la existencia de componentes específicamente asociados con la percepción del cambio de velocidad, lo que implica la presencia de distintos componentes en los PREs registrados ante el cambio de orientación (u otro cambio cualquiera en el estímulo, no relacionado con cambios en la velocidad) y en los PREs registrados ante el cambio de velocidad. Al no diferenciarse los componentes en una y otra situación debemos concluir que -al menos con el paradigma utilizado en este experimento- no pudieron detectarse componentes específicos a la percepción del cambio de velocidad.

Quedan todavía por explicar por qué desaparece el componente N200 en la disminución mínima de velocidad y por qué el mismo componente no aparece en todos los incrementos de velocidad.

Una posibilidad en el caso de los dos cambios mínimos de velocidad (D₁₀₀ y A₂₀₀), en los que conductualmente se obtuvo el menor número de aciertos, es que la similitud de las velocidades inicial y final conduzca a apreciar muchos de los ensayos como la presentación del mismo estímulo (un estímulo frecuente). Ha sido demostrado (Squires, Squires y Hillyard, 1975) que el voltaje de N200 disminuye mucho e incluso que el componente desaparece si la presentación del estímulo relevante tiene una alta probabilidad de ocurrencia.

Otro es el caso de los dos mayores incrementos de velocidad (A_{225} y A_{250}), en los que la cantidad de respuestas correctas de los sujetos estaría en contra de la explicación anterior; la disminución de N200 podría relacionarse con un cambio de estrategia de los sujetos, que correspondiera a la activación de estructuras neuronales distribuidas de forma tal que no generan un potencial apreciable, sea porque su actividad no se da con la suficiente sincronía temporal o sea porque en dichas estructuras la orientación de los dipolos no genera potenciales de campo abierto (Lorente de Nó, 1947) susceptibles de ser registrados con electrodos superficiales.

A manera de conclusiones, en el aspecto conductual el experimento confirmó nuestra primera hipótesis, demostrando que la respuesta motriz ante el cambio de velocidad de un estímulo en movimiento se ve afectada por la magnitud del cambio de velocidad (la relación entre la velocidad inicial y la velocidad final). El número de aciertos fue mayor y el tiempo de reacción fue menor conforme aumentó la magnitud del cambio de velocidad.

Por otra parte, en el aspecto electrofisiológico el experimento no permitió la apreciación de cambios electrofisiológicos que pudieran atribuirse específicamente a la percepción del cambio de velocidad. La actividad observada en las diferentes condiciones parece corresponder a una variedad de P300, que pudo registrarse con mayor claridad durante los cambios de orientación y durante las dos disminuciones mayores de velocidad del estímulo. En la disminución mínima y en los tres aumentos de velocidad el componente N200 no pudo apreciarse con claridad, mientras que se mantuvo presente el componente P300.

Si es posible registrar -mediante la técnica de potenciales relacionados con eventos- componentes que corresponden específicamente al cambio de velocidad como algunos autores (Arakawa y cols., 1999) utilizando un paradigma de P300 han reportado, quizás éstos solamente puedan registrarse cambiando algunos aspectos de la situación experimental, por ejemplo, utilizando estímulos más grandes

y disminuyendo el ángulo de desviación (entre el punto de fijación y el área en la que se presenta el estímulo en movimiento). Por otra parte, deberán investigarse con más detalle las circunstancias que determinan el cambio de morfología del complejo N200-P300 durante los aumentos mayores de velocidad, ya que es un hecho que los sujetos perciben el incremento de velocidad (como se concluye a partir del número de aciertos conductuales) y eso no concuerda con la disminución o la desaparición del componente N200.

CUCBA



BIBLIOTECA CENTRAL

211

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albright, T. D. (1984). Direction and orientation selectivity of neurons in visual area MT of the macaque. J. Neurophysiol., 52, 1106-1130.
- Albright, T. D. (1991). Motion perception and the mind-body problem. Curr. Biol., 1(6), 391-393.
- Albright, T. D., Desimone, R. & Gross, C. G. (1984). Columnar organization of directionally selective cells in visual area MT of the macaque. J. Neurophysiol., 51, 16-31.
- Albright, T. D. & Stoner, G. R. (1995). Visual motion perception. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 92(7), 2433-2440.
- Amezcuá, C. (2000). Efectos del Tiempo Musical sobre los Potenciales Evocados en una Tarea de Atención Selectiva. Conferencia en el Proseminario del Instituto de Neurociencias, CUCBA, UdeG. Miércoles 5 de enero.
- Arakawa, K., Tobimatsu, S., Kato, M. & Kira, J. (1999). Parvocellular and magnocellular visual processing in spinocerebellar degeneration and Parkinson's disease: an event-related potential study. Clin. Neurophysiol., 110(6), 1048-1057.
- Bear, M.F., Connors, B.W. & Paradiso, M.A. (1998). Neurociencia: explorando el cerebro. Barcelona: Masson.
- Bickford, R. G. (1988). Electroencephalography. In G. Adelman (Ed.), Encyclopedia of Neuroscience Vol. I (pp. 371-373). Massachusetts: Birkhäuser.
- Borland International (1995). Borland Delphi 2.0. Scotts Valley, CA: Borland International, Inc.
- Bowsher, D. (1966). Introducción a la Neuroanatomía. Buenos Aires: Eudeba.
- Brailowsky, S. (1995). Las Sustancias de los Sueños: Neuropsicofarmacología. México: Fondo de Cultura Económica.
- Buchner, H., Weyen, U., Frackowiak, R. S. J., Romaya, J. & Zeki, S. (1994). The timing of visual evoked potential activity in human area V4. Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci., 257, 99-104.
- Carlson, N.R. (1996). Fundamentos de Psicología Fisiológica. México: Prentice-Hall Hispanoamericana.
- Carrillo de la Peña, M., Rodríguez Holguín, S., Corral, M. & Cadaveira, F. (1999). The effects of stimulus intensity and age on visual-evoked potentials (VEPs) in normal children. Psychophysiology, 36, 693-698.
- Donchin, E. & Coles, M. G. H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating?. Behavioral and Brain Sciences, 11(3), 355-425.
- Ffytche, D. H., Skidmore, B. D. & Zeki, S. (1995). Motion-from-hue activates area V5 of human visual cortex. Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci., 260(1359), 353-358.

6. REFERENCIAS

- Forgus, R.H. (1972). Percepción. México: Editorial Trillas.
- Ganong, W.F. (1976). Manual de Fisiología Médica. México: El Manual Moderno.
- Gevens, A. S. (1990). Dynamic patterns in multiple lead data. In J.W. Rohrbaugh, R. Parasuraman & R. Johnson Jr. (Eds.), Event-related brain potentials (pp. 44-56). New York: Oxford University Press.
- Glaser, E.M. & Ruchkin, D.S. (1976). Principles of Neurobiological Signal Analysis. New York: Academic Press.
- Goff, W. R. (1974). Human Average Evoked Potentials: Procedures for Stimulating and Recording. In R.F. Thompson & M.M. Patterson (Eds.), Bioelectric Recording Techniques. Part B: Electroencephalography and Human Brain Potentials (pp. 101-155). New York: Academic Press.
- Goldberg, M. E. & Robinson, D. L. (1978). Visual System: Superior Colliculus. In R.B. Masterton (Ed.), Handbook of Behavioral Neurobiology (pp.). New York: Plenum Press.
- Halgren, E., Squires, N. K., Wilson, C. L., Rohrbaugh, J. W., Babb, T. L. & Crandall, P.H. (1980). Endogenous potentials generated in the Human Hippocampal Formation and Amygdala by infrequent events. Science, 210, 803-805.
- Harmony, T. (1990). Origen del electroencefalograma. Salud Mental, 13(3), 27-34.
- Hillyard, S. A. (1985). Electrophysiology of human selective attention. TINS, September, 400-405.
- Hillyard, S. A. (1988). Event-related potentials (ERPs) and Human Information Processing. In G. Adelman (Ed.), Encyclopedia of Neuroscience Vol. I (pp.). Massachusetts: Birkhäuser.
- Hillyard, S. A. & Picton, T. W. (1987). Electrophysiology of Cognition. In F. Plum (Ed.), Handbook of Physiology - The Nervous System V (pp. 519-584). American Physiological Association.
- Hubel, D. H. (1960). Single unit activity in lateral geniculate body and optic tract of unrestrained cats. J. Physiol., 150, 91-104.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1959). Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. J. Physiol., 148, 574-591.
- Hubel, D. H. & Wiesel, T. N. (1979). Brain mechanisms of vision. Scientific American, 241(3), 150-162.
- Kandel, E. R. (1991). Perception of motion, depth, and form. In E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (Eds.), Principles of Neural Science (Third edition) (pp. 440-466). Norwalk: Appleton & Lange.
- Kandel, E.R., Schwartz, J.H. & Jessell, T.M. (1997). Neurociencia y Conducta. Madrid: Prentice Hall.
- Karlin, L. (1970). Cognition, preparation and sensory-evoked potentials (Abstract). Psychol. Bull., 73, 122-136.
- Katayama, J. & Polich, J. (1996). P300, probability, and the three-tone paradigm. Electroenceph. clin Neurophysiol., 100, 555-562.
- Katayama, J. & Polich, J. (1998). Stimulus context determines P3a and P3b. Psychophysiology, 35, 23-33.

- Kirk, R.E. (1968). Experimental Design: Procedures for the Behavioral Sciences. Belmont: Brooks/Cole Publishing Company.
- Kornhuber, H. H. & Deecke, L. (1965). Hirnpotentialänderungen bei Willkürbewegungen und passiven Bewegungen des Menschen: Bereitschaftspotential und reafferente Potentiale. Pflügers Arch. ges. Physiol., 284, 1-17.
- Livingstone, M. & Hubel, D. H. (1988). Segregation of Form, Color, Movement, and Depth: Anatomy, Physiology, and Perception. Science, 240, 740-749.
- Logothetis, N. K. & Schall, J. D. (1989). Neuronal Correlates of Subjective Visual Perception. Science, 245, 761-763.
- Mason, C. & Kandel, E. R. (1991). Central visual pathways. In E.R. Kandel, J.E. Schwartz & T.M. Jessell (Eds.), Principles of Neural Science (3rd. edition) (pp. 420-439). Norwalk: Appleton & Lange.
- Matlin, M.W. & Foley, H.J. (1996). Sensación y Percepción (3ª edición). México: Prentice-Hall Hispanoamericana.
- Muller, R., Gopfert, E., Schlykowa, L. & Ande, D. (1990). The human motion VEP as a function of size and eccentricity of the stimulation field (abstract). Doc. Ophthalmol., 76(1), 81-89.
- Newsome, W. T., Britten, K. H. & Movshon, J. A. (1989). Neural correlates of a perceptual decision. Nature, 341, 52.
- Nuwer, M. R. (1998). Fundamentals of evoked potentials and common clinical applications today. Electroenceph. clin Neurophysiol., 106, 142-148.
- Okada, Y., Kaufman, L. & Williamson, S. J. (1983). The Hippocampal Formation as a source of the slow endogenous potentials. Electroenceph. clin Neurophysiol., 55, 417-426.
- Orban, G. A., Dupont, P., De Bruyn, B., Vogels, R., Vandenberghe, R. & Mortelmans, L. (1995). A motion area in human visual cortex (abstract). Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 92(4), 993-997.
- Patzwahl, D. R., Zanker, J. M. & Altenmuller, E. O. (1993). Cortical potentials in humans reflecting the direction of object motion. NeuroReport, 4(4), 379-382.
- Pribram, K. H. (1998). Thoughts on the Meaning of Brain Electrical Activity. Intern. J. Psychol., 33(3), 213-225.
- Ritter, W. & Vaughan Jr., H. G. (1969). Average evoked responses in vigilance and discrimination: a reassessment. Science, 164, 326-328 (citado en Squires, Squires y Hillyard, 1975).
- Rosenzweig, M.R. & Leiman, A.I. (1992). Psicología Fisiológica (2ª Edición). Madrid: McGraw-Hill.
- Roth, W. T. (1973). Auditory evoked responses to unpredictable stimuli. Psychophysiology, 10, 125-137 (citado en Squires, Squires y Hillyard, 1975).
- Ruchkin, D. S., Sutton, S., Mahaffey, D. & Glaser, J. (1986). Terminal CNV in the absence of motor response. Electroenceph. clin Neurophysiol., 63, 445-463.

6. REFERENCIAS

- Rugg, M.D. & Coles, M.G.H. (1995). Electrophysiology of Mind. Event-Related Brain Potentials and Cognition. Oxford: Oxford University Press.
- Salzman, C. D., Britten, K. H. & Newsome, W. T. (1990). Cortical microstimulation influences perceptual judgements of motion direction. Nature, 346, 174-177.
- Schaul, N. (1998). The fundamental neural mechanisms of electroencephalography. Electroenceph. clin Neurophysiol., 106, 101-107.
- Schulz, T. (1979). Components of the Reaction Time Stroop-Task. Psychol. Res., 40, 377-395.
- Shimoyama, I., Nakajima, Y., Shibata, T. & Ito, T. (1997). Visual Evoked Potentials relating to recognizing Visual Motion. J. Brain Science, 23(2-3), 127-133.
- Squires, N. K., Squires, K. C. & Hillyard, S. A. (1975). Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli in man. Electroenceph. clin Neurophysiol., 38, 387-401.
- Swartz, B. E. & Goldensohn, E. S. (1998). Timeline of the history of EEG and associated fields. Electroenceph. clin Neurophysiol., 106, 173-176.
- Tessier-Lavigne, M. (1991). Phototransduction and information processing in the retina. In E.R. Kandel, J.H. Schwartz & T.M. Jessell (Eds.), Principles of Neural Science (Third edition) (pp. 400-417). Norwalk: Appleton & Lange.
- Vaina, L. M. (1995). Functional segregation of color and motion processing in the human visual cortex: clinical evidence (abstract). Cereb. Cortex, 4(5), 555-572.
- Walter, W. G., Cooper, R., Aldridge, V. J., McCallum, W. C. & Winter, A. L. (1964). Contingent negative variation: an electric sign of sensorimotor association and expectancy in the human brain. Nature (Lond.), 203, 380-384.
- Zarabozo, D. (1998). EsVis W: Estímulos Visuales y registro de Tiempo de Reacción. In A. Zapata Ferrer (Ed.), Memorias del VI Concurso Nacional de Instrumentación Biomédica (pp. 20.1-20.6). .
- Zarabozo, D. (1999). Tiempos de Reacción y Potenciales Evocados ante el cambio de velocidad de un móvil. Conferencia en el Proseminario del Instituto de Neurociencias, CUCBA, UdeG. Miércoles 10 de Noviembre.
- Zeki, S. (1992). The visual image in mind and brain. Scientific American, 267(3), 42-50.
- Zeki, S. & Shipp, S. (1988). The functional logic of cortical connections. Nature, 335, 311-317.

7. APÉNDICE

Figura 5.1. Respuestas correctas en Orientación (OR), Disminución Máxima (DM) y Aumento Máximo (AM).

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
OR	46.75	2.92	1.03	8	47.50	9.00
DM	39.13	13.97	4.94	8	44.00	43.00
AM	41.25	8.66	3.06	8	44.50	22.00

Figura 5.2. Tiempo de reacción en las condiciones Orientación (OR), Disminución Máxima (DM), y Aumento Máximo (AM).

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
OR	517.61	46.91	16.58	8	521.43	148.80
DM	540.03	53.32	18.85	8	539.56	161.28
AM	531.84	35.04	12.39	8	533.54	99.75

Figura 5.3. Respuestas correctas ante las disminuciones de velocidad (de 150 a a 50, 75 y 100 mm/s) y ante el cambio de orientación (ori). Ventana de 1198 ms.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
D050	76.60	2.99	0.95	10	77.50	10.00
D075	73.00	10.20	3.22	10	78.50	32.00
D100	49.50	21.13	6.68	10	52.50	66.00
Dori	65.30	14.62	4.62	10	71.00	49.00

Figura 5.4. Respuestas correctas ante el cambio de orientación (ori) y ante los aumentos de velocidad (de 150 a 200, 225 y 250 mm/s). Ventana de 658 ms.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
Aori	29.50	21.71	6.87	10	25.50	64.00
A200	38.60	8.96	2.83	10	38.50	28.00
A225	54.30	12.71	4.02	10	51.50	41.00
A250	63.80	11.11	3.51	10	63.50	32.00

Figura 5.5. Tiempo de reacción ante las disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) y ante el cambio de orientación (ori). Ventana de 1198 ms.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
D050	654.40	108.95	34.45	10	652.85	333.87
D075	658.79	114.43	36.19	10	674.98	318.08
D100	680.82	92.71	29.32	10	698.68	292.15
Dori	693.73	67.11	21.22	10	706.33	175.90

Figura 5.6. Tiempo de reacción ante el cambio de orientación (ori) y ante los aumentos de velocidad (de 150 a 200, 225 y 250 mm/s). Ventana de 658 ms.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
Aori	606.38	17.90	5.66	10	610.18	59.30
A200	568.44	25.25	7.99	10	568.55	78.80
A225	556.36	23.05	7.29	10	562.94	62.11
A250	546.76	27.66	8.75	10	551.00	86.70

Figura 5.7. Respuestas correctas ante las disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) y ante el cambio de orientación. Ventana de análisis reducida a 658 ms.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
D050	46.80	24.60	7.78	10	48.50	74.00
D075	42.80	24.90	7.88	10	38.50	67.00
D100	24.30	19.28	6.10	10	18.50	55.00
Dori	27.90	23.49	7.43	10	20.50	65.00

Figura 5.8. Tiempo de reacción ante las disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) y ante el cambio de orientación(ori). Ventana de 658 ms.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
D050	573.47	44.27	14.00	10	589.07	107.30
D075	557.22	42.77	13.52	10	582.10	113.79
D100	571.34	39.49	12.49	10	580.04	114.20
Dori	603.30	17.62	5.57	10	602.56	47.83

Figura 5.10. Voltaje alrededor del componente positivo (120 ms) en las distintas derivaciones EEG durante las presentaciones del Patrón Cuadrado (PC) y del Patrón Orientación (PO)

Derivación	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
Fz	-0.95	1.29	0.29	20	-0.83	5.10
Cz	-1.12	1.66	0.37	20	-0.70	6.50
Pz	0.33	1.57	0.35	20	0.28	6.15
Oz	4.92	3.20	0.71	20	4.55	14.30
O1	4.84	2.44	0.55	20	4.35	9.85
O2	5.57	2.83	0.63	20	4.58	12.27
P3	0.42	1.61	0.36	20	0.39	6.20
P4	1.11	1.98	0.44	20	1.06	7.87
C3	-0.78	1.32	0.29	20	-0.83	4.32
C4	-0.28	1.51	0.34	20	0.01	5.84
T5	1.69	1.87	0.42	20	1.61	6.15
T6	2.47	1.87	0.42	20	1.91	7.08
PC	1.59	3.29	0.30	120	0.97	18.38
PO	1.44	2.78	0.25	120	0.91	14.53

Figura 5.13. Voltaje del componente negativo alrededor del valor máximo en las condiciones Orientación (OR), Disminución Máxima (DM) y Aumento Máximo (AM), a los 192, 218 y 236 ms, respectivamente.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
Fz	-0.10	2.87	0.59	24	-0.19	13.64
Cz	-0.40	3.46	0.71	24	-0.04	14.93
Pz	-0.24	3.19	0.65	24	0.07	13.52
Oz	-0.18	2.30	0.47	24	-0.30	9.33
O1	-0.14	2.51	0.51	24	-0.54	10.50
O2	-0.42	2.06	0.42	24	-0.56	8.91
P3	-0.30	3.10	0.63	24	0.59	12.10
P4	-0.66	2.98	0.61	24	-0.55	11.34
C3	-0.30	3.39	0.69	24	-0.21	13.87
C4	-0.75	3.23	0.66	24	-0.39	13.28
T5	-0.52	2.50	0.51	24	-0.24	11.02
T6	-1.55	2.12	0.43	24	-1.20	8.69
OR	-1.37	2.86	0.29	96	-0.91	12.71
DM	-0.87	2.53	0.26	96	-0.62	12.87
AM	0.86	2.57	0.26	96	0.56	12.09

Figuras 5.14 y 5.15. Condiciones Orientación (OR), Disminución Máxima (DM) y Aumento Máximo (AM). Voltaje del componente positivo alrededor del valor máximo, a los 378, 354 y 415 ms, respectivamente.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
Fz	4.92	2.64	0.54	24	4.42	10.34
Cz	10.04	4.58	0.93	24	9.33	15.75
Pz	9.68	3.64	0.74	24	9.92	12.22
Oz	4.60	3.10	0.63	24	4.40	12.64
O1	5.34	3.10	0.63	24	5.17	11.89
O2	4.62	3.50	0.71	24	4.19	14.81
P3	9.48	3.50	0.71	24	9.09	13.30
P4	9.85	3.71	0.76	24	10.07	14.30
C3	7.69	3.07	0.63	24	6.94	10.55
C4	10.24	4.23	0.86	24	10.69	15.52
T5	6.64	3.43	0.70	24	6.70	13.78
T6	5.22	3.19	0.65	24	5.32	14.54
OR	8.64	4.62	0.47	96	8.05	21.43
DM	7.02	3.65	0.37	96	6.51	17.22
AM	6.41	3.75	0.38	96	6.36	17.94

Figuras 5.18 y 5.19. Voltaje del primer componente en el cambio de orientación (ori) y en las dos mayores disminuciones de velocidad (de 150 a 50 y a 75 mm/s) a los 182, 216 y 210 ms.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
Fz	-0.05	1.54	0.28	30	-0.19	6.75
Cz	0.77	2.26	0.41	30	0.53	11.14
Pz	0.46	2.02	0.37	30	0.48	9.79
Oz	-0.02	1.80	0.33	30	0.35	6.20
O1	-0.11	1.80	0.33	30	-0.12	5.65
O2	-0.16	1.71	0.31	30	-0.15	6.35
P3	-0.07	2.13	0.39	30	-0.02	10.52
P4	0.31	2.03	0.37	30	0.57	11.21
C3	-0.09	2.05	0.37	30	-0.08	9.35
C4	0.39	1.85	0.34	30	0.17	8.52
T5	-0.33	1.95	0.36	30	-0.49	8.75
T6	-0.70	1.98	0.36	30	-0.42	8.75
Dori	-0.66	2.09	0.19	120	-0.27	10.30
D050	-0.24	1.76	0.16	120	-0.28	8.89
D075	1.01	1.55	0.14	120	1.31	7.45

Figura 5.20 y 5.21. Voltaje del segundo componente ante el cambio de orientación (ori) y ante las tres disminuciones de velocidad (de 150 a 50, 75 y 100 mm/s) a los 386, 344, 354 y 376 ms.

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
Fz	4.90	3.43	0.54	40	5.31	15.56
Cz	8.11	4.73	0.75	40	7.78	21.36
Pz	7.09	4.37	0.69	40	7.00	20.11
Oz	2.61	3.25	0.51	40	2.66	16.20
O1	2.92	3.29	0.52	40	3.16	17.10
O2	2.91	3.30	0.52	40	2.95	16.44
P3	6.73	4.06	0.64	40	7.02	21.58
P4	7.53	4.29	0.68	40	6.58	20.81
C3	5.94	3.41	0.54	40	5.94	15.75
C4	8.10	4.30	0.68	40	7.55	17.23
T5	3.77	3.31	0.52	40	3.68	17.13
T6	3.50	3.10	0.49	40	3.10	14.27
Dori	7.68	5.28	0.48	120	7.58	24.36
D050	4.74	3.64	0.33	120	4.29	14.61
D075	5.48	3.35	0.31	120	5.40	15.56
D100	3.47	3.35	0.31	120	3.93	17.17

Figuras 5.23 y 5.24. Voltaje del segundo componente ante el cambio de orientación (ori) y ante las tres magnitudes de aumento de velocidad, a los 408, 394, 415 y 415 ms..

Grupo	Media	Desv St	Err St	n	Mediana	Rango
Fz	4.49	3.27	0.52	40	4.09	14.16
Cz	8.18	4.91	0.78	40	6.75	20.78
Pz	7.78	4.00	0.63	40	6.95	19.38
Oz	3.28	3.32	0.53	40	2.76	15.06
O1	4.10	4.29	0.68	40	3.02	20.29
O2	3.55	3.67	0.58	40	2.93	16.97
P3	7.89	3.89	0.61	40	7.37	18.70
P4	8.32	3.97	0.63	40	7.65	17.58
C3	6.67	3.64	0.58	40	6.14	15.89
C4	8.78	4.15	0.66	40	8.02	18.03
T5	4.56	3.32	0.53	40	4.85	16.61
T6	4.02	2.72	0.43	40	3.21	10.82
Aori	7.48	5.29	0.48	120	6.23	22.36
A200	4.75	3.45	0.31	120	4.35	16.57
A225	5.93	3.38	0.31	120	5.65	17.45
A250	5.71	4.31	0.39	120	4.91	20.70

