

UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA
DEPARTAMENTO DE PSICOLOXÍA CLÍNICA E PSICOBIOLOXÍA



**PSICOFISIOLOGÍA DE LA ATENCIÓN VISUAL Y
ENVEJECIMIENTO: SU ESTUDIO MEDIANTE
POTENCIALES EVOCADOS**

TESIS DOCTORAL

LAURA LORENZO LÓPEZ

Santiago de Compostela, 2007

UNIVERSIDADE DE SANTIAGO DE COMPOSTELA
Departamento de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía



**PSICOFISIOLOGÍA DE LA ATENCIÓN VISUAL Y ENVEJECIMIENTO:
SU ESTUDIO MEDIANTE POTENCIALES EVOCADOS**

Directores

M^a Elena Amenedo Losada

Fernando Cadaveira Mahía

Autora

Laura Lorenzo López

Santiago de Compostela, 2007



FACULTADE DE PSICOLOXÍA
Dpto. de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía

Campus universitario sur · 15782 Santiago de Compostela
Tfno.: 981 563 100, ext. · Fax 981 521 581

M^a ELENA AMENEDO LOSADA e FERNANDO CADAVEIRA MAHÍA, Profesores Titulares de Psicobioloxía no Departamento de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía da Universidade de Santiago de Compostela,

INFORMAN:

Que a Tese de Doutoramento titulada “Psicofisiología de la Atención Visual y Envejecimiento: Su estudio mediante Potenciales Evocados” foi realizada baixo a súa dirección por Dna. Laura Lorenzo López, no Departamento de Psicoloxía Clínica e Psicobioloxía da Universidade de Santiago de Compostela.

Que o citado traballo de investigación reúne todas as esixencias científicas e formais requeridas pola normativa vixente para optar ao Grao de Doutor pola Universidade de Santiago de Compostela.

POLO TANTO,

Emiten a autorización preceptiva para a súa aceptación e posterior defensa pública.

Santiago de Compostela, 18 de Maio de 2007

Asdo.: M^a Elena Amenedo Losada

Asdo.: Fernando Cadaveira Mahía

Asdo.: Laura Lorenzo López

(Sinatura preceptiva da doutoranda, punto 3 da Normativa)

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar me gustaría expresar mi agradecimiento a Elena Amenedo, directora de esta tesis, por transmitirme su entusiasmo y pasión por la investigación. Aprecio enormemente la gran dedicación con la que ha dirigido este trabajo. Quisiera agradecer especialmente el trato recibido por su parte tanto en lo profesional como en lo personal, y el cariño y comprensión mostrados en todo momento. Gracias Elena.

Desearía expresar mi gratitud a mi director de tesis, Fernando Cadaveira, por sus productivos comentarios y aportaciones al presente trabajo, y por sus sabios consejos y asesoramiento. Aprecio enormemente su capacidad para sugerir alternativas.

A Coqui, por la colaboración prestada en el diseño de la tarea experimental y por su supervisión y ayuda incondicional en cuestiones de laboratorio.

A mis compañeras, Bego, Carmen, Esther, Eva, Paula y Sonia, con las que he compartido todos los pasos de mi formación investigadora, y por las que me he sentido siempre arropada y comprendida. Nunca olvidaré las incansables charlas y las risas compartidas.

A todos los compañeros del área de Psicobiología y de la Facultad de Psicología en general, que de una forma u otra han contribuido a la realización de este trabajo, y a mi formación docente.

A todos los participantes en la investigación, en especial a los ‘mayores’, a quienes van dirigidos los frutos de mi trabajo.

Un agradecimiento especial a Roberto Pascual-Marqui por su gran disponibilidad y su asesoramiento en distintas cuestiones metodológicas surgidas durante la elaboración de esta tesis.

Me gustaría expresar de forma muy especial mi agradecimiento a mis padres y a mi hermana, por todo el amor, apoyo y comprensión que me han brindado. Finalmente a Manuel, quiero agradecerle la paciencia mostrada durante todos estos años. Le estoy enormemente agradecida por comprender la importancia de este proyecto para mí, y por entender las ausencias, pero sobre todo por el cariño y apoyo que me ha prestado siempre. A ti debo la terminación de esta tesis.

GRACIAS

ÍNDICE

I. PRESENTACIÓN.....	1
II. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	11
1. ATENCIÓN SELECTIVA Y PARADIGMA DE BÚSQUEDA VISUAL.....	13
1.1. Teorías Cognitivas clásicas de Búsqueda Visual	17
1.2. Perspectiva actual en Búsqueda visual	22
1.3. Control <i>top-down</i> y <i>bottom-up</i> de la atención en Búsqueda Visual	24
2. MECANISMOS NEURALES DE LA ATENCIÓN VISUAL	30
2.1. Bases neurales de los procesos de búsqueda visual.....	32
2.1.1. Registros unicelulares en primates no humanos	33
2.1.2. Estudios de neuroimagen funcional.....	36
2.1.3. Estudios mediante Potenciales Evocados	41
3. ATENCIÓN VISUAL Y ENVEJECIMIENTO	47
3.1. Cambios cerebrales en el envejecimiento.....	47
3.2. Cambios cognitivos en el envejecimiento.....	49
3.3. Búsqueda visual y envejecimiento	51
III. PLANTEAMIENTO DEL ESTUDIO.....	63
IV. OBJETIVOS GENERALES	67
V. EFECTOS DE LA EDAD SOBRE EL DEPLAZAMIENTO DE LA ATENCIÓN SELECTIVA REFLEJADO POR EL COMPONENTE N2PC.....	69
1. INTRODUCCIÓN	69
1.1. Descripción del componente N2pc	69
1.1.1. N2pc como índice psicofisiológico de desplazamiento atencional	76
1.1.2. N2pc como evidencia psicofisiológica de captura automática de la atención.....	78
1.2. Generadores neurales de N2pc	80

2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPÓTESIS	84
3. MÉTODO	87
3.1. Muestra	87
3.2. Equipos y material.....	88
3.3. Estímulos y procedimiento	89
3.4. Análisis de datos	92
3.4.1. Análisis conductual.....	92
3.4.2. Análisis de los Potenciales Evocados: Identificación del componente N2pc.....	93
4. RESULTADOS.....	97
4.1. Resultados conductuales	97
4.2. Resultados de Potenciales Evocados.....	99
4.2.1. PE obtenidos ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo	101
4.2.2. PE obtenidos ante ensayos con presencia de un estímulo irrelevante..	107
4.2.3. Comparación de los PE obtenidos ante los tres tipos de ensayo de búsqueda	108
5. DISCUSIÓN	112
6. CONCLUSIONES.....	123
VI. EFECTOS DE LA EDAD SOBRE EL COMPONENTE P3 DURANTE LA REALIZACIÓN DE UNA TAREA DE BÚSQUEDA VISUAL	127
1. INTRODUCCIÓN	127
1.1. Descripción del componente P3	127
1.2. Generadores neurales de P3	132
2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPÓTESIS	132
3. MÉTODO	134
3.1. Análisis de los Potenciales Evocados: Identificación del componente P3....	134
3.2. Análisis de las regiones de activación asociadas a P3	135
4. RESULTADOS.....	137
4.1. Potenciales Evocados	137

4.1.1. Latencia de P3.....	140
4.1.2. Amplitud y distribución de P3.....	141
4.2. Regiones de activación asociadas a P3	144
4.2.1. Patrón de activación cerebral en sujetos jóvenes y de edad avanzada ante cada tipo de ensayo	144
4.2.2. Diferencias en los patrones de activación cerebral entre sujetos jóvenes y de edad avanzada	149
5. DISCUSIÓN.....	155
5.1. Latencia de P3.....	155
5.2. Amplitud y distribución de P3.....	157
5.3. Patrón de activación cerebral observado en el grupo de sujetos jóvenes.....	159
5.4. Patrón de activación cerebral observado en el grupo de sujetos de edad avanzada.....	162
5.5. Comparación intergrupar de la activación ante los diferentes tipos de ensayo	171
6. CONCLUSIONES.....	177
VII. CONCLUSIÓN GENERAL	181
VIII. CONSIDERACIONES FINALES Y PROPUESTAS DE ESTUDIO.....	185
1. LIMITACIONES DEL ESTUDIO	185
2. PLANTEAMIENTOS PARA EL FUTURO.....	186
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	191
X. ANEXOS.....	213

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Valores medios de TR (ms) y desviaciones típicas (entre paréntesis) en función del tipo de ensayo en ambos grupos de edad.....	97
TABLA 2. Valores de amplitud media de N2 (μV) y desviaciones típicas (entre paréntesis) obtenidos en ambos grupos de edad en función del tipo de estímulo, la localización del electrodo y la lateralidad.	100
TABLA 3. Latencia media de P3 (ms) y desviaciones típicas (entre paréntesis) en función del tipo de ensayo en ambos grupos de edad.....	140
TABLA 4. Valores medios de amplitud de P3 (μV) y desviaciones típicas (entre paréntesis) en localizaciones anteriores, centrales y posteriores ante los tres tipos de ensayo, en sujetos jóvenes y de edad avanzada.	141
TABLA 5. Áreas cerebrales de máxima activación en la latencia de P3 en cada tipo de ensayo en el grupo de sujetos jóvenes.....	144
TABLA 6. Áreas cerebrales de máxima activación en la latencia de P3 en cada tipo de ensayo en el grupo de sujetos de edad avanzada.	147
TABLA 7. Áreas cerebrales que mostraron activación diferencial significativa entre grupos ante ensayos con estímulo objetivo.	151
TABLA 8. Áreas cerebrales que mostraron activación diferencial significativa entre grupos ante ensayos con estímulo irrelevante.	153
TABLA 9. Áreas cerebrales que mostraron activación diferencial significativa entre grupos ante ensayos homogéneos.	154

ÍNDICE DE FIGURAS

- FIGURA 1. Ejemplo de estímulos empleados en una tarea de búsqueda visual consistente en encontrar una barra vertical de color negro (tamaño de la serie = 15) y sus respectivas funciones de ejecución. A la izquierda se presenta una búsqueda de características simples y a la derecha una búsqueda de conjunciones de características..... 16
- FIGURA 2. Ejemplos de búsquedas altamente eficientes ante estímulos definidos por características visuales básicas. De arriba a abajo y de izquierda a derecha: color, orientación, tamaño, cierre o terminación de línea, curvatura y propiedades tridimensionales..... 23
- FIGURA 3. Trazado de PE obtenido en un experimento típico de búsqueda visual (Adaptado de Woodman y Luck, 2003). El componente N2pc se define por la diferencia de voltaje entre el trazado ipsilateral y el contralateral. Nótese que los valores negativos están representados hacia arriba. 70
- FIGURA 4. Ejemplo de mapa de densidad de corriente de N2pc obtenido a partir de la sustracción entre el trazado contralateral e ipsilateral entre 200-250 ms (Adaptado de Luck y Hillyard, 1994b). 80
- FIGURA 5. Ejemplo de los tres tipos de ensayo utilizados. (A) Ensayo homogéneo, (B) Ensayo con presencia de un estímulo objetivo definido por la orientación, (C) Ensayo con presencia de un estímulo irrelevante definido por el color. 91
- FIGURA 6. Diagrama de cajas de la distribución de los valores de TR en ambos grupos de edad. Se pueden observar diferencias intergrupo en cuanto a la situación de la mediana y a la dispersión. En los sujetos de edad avanzada los valores de TR son superiores a los de los jóvenes y presentan mayor dispersión. La mediana descentrada en el caso de los jóvenes indica una asimetría en la distribución de los valores de TR..... 98
- FIGURA 7. Interacción Lateralidad x Tipo de Ensayo. En la figura se representan los valores de amplitud media de N2 (μV). 99
- FIGURA 8. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo presentado en el hemisferio visual contralateral o ipsilateral a la posición del electrodo, en los sujetos jóvenes. También se presentan los trazados obtenidos ante ensayos homogéneos. 101

FIGURA 9. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con un estímulo objetivo presentado en el hemicampo visual contralateral o ipsilateral a la posición del electrodo, en los sujetos de edad avanzada. También se presentan los trazados obtenidos ante ensayos homogéneos.	102
FIGURA 10. Trazados de grandes medias de los PE correspondientes a las ondas de sustracción. Se observa un componente N2pc robusto en sujetos jóvenes, que se retrasa en latencia y disminuye de amplitud en los sujetos de edad avanzada.	104
FIGURA 11. Amplitud media de N2pc (μ V) en ambos grupos de edad, en localizaciones parietales (P), parietooccipitales (PO), occipitales (O) y temporales (T). La amplitud de N2pc se redujo de manera significativa en los sujetos de edad avanzada en todas las localizaciones cerebrales. Sin embargo, puede observarse una marcada similitud en la distribución de amplitudes entre las diferentes localizaciones en ambos grupos de edad.	105
FIGURA 12. Mapas topográficos de la actividad eléctrica calculados a partir de las grandes medias de las ondas de sustracción en la latencia de máxima amplitud de N2pc en cada grupo de edad. La escala de color muestra la amplitud de N2pc (μ V). Se observa una reducción de la amplitud de N2pc en los sujetos de edad avanzada.	106
FIGURA 13. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con un estímulo irrelevante presentado en el hemicampo visual contralateral o ipsilateral a la posición del electrodo, en sujetos jóvenes. También se incluyen los trazados obtenidos ante ensayos homogéneos.	107
FIGURA 14. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con un estímulo irrelevante presentado en el hemicampo visual contralateral o ipsilateral a la posición del electrodo, en sujetos de edad avanzada. También se incluyen los trazados obtenidos ante ensayos homogéneos.	108
FIGURA 15. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con estímulo objetivo, ante ensayos con estímulo irrelevante, y ante ensayos homogéneos en sujetos jóvenes.	109
FIGURA 16. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con estímulo objetivo, ante ensayos con estímulo irrelevante, y ante ensayos homogéneos en sujetos de edad avanzada.	110
FIGURA 17. Trazados de PE obtenidos en sujetos jóvenes ante los tres tipos de ensayo.	138
FIGURA 18. Trazados de PE obtenidos en sujetos de edad avanzada ante los tres tipos de ensayo.	139

FIGURA 19. Amplitud media de P3 en ambos grupos de edad, en localizaciones anteriores, centrales y posteriores del pericráneo.....	142
FIGURA 20. Mapas topográficos de la actividad eléctrica calculados a partir de las grandes medias en la latencia de máxima amplitud del componente P3 ante los tres tipos de ensayo en los dos grupos de edad. La escala de color representa los valores de amplitud en μV y difiere entre grupos para permitir la visualización de los efectos en el grupo de mayor edad.	143
FIGURA 21. Imágenes de actividad eléctrica neuronal obtenidas con sLORETA para el componente P3 en los sujetos jóvenes. Los focos principales de activación se representan en tres cortes ortogonales (axial, sagital y coronal), en los que las regiones cerebrales de máxima activación están indicadas por los triángulos negros situados en los ejes de coordenadas. L= izquierdo, R= derecho, A= anterior, P= posterior.	146
FIGURA 22. Imágenes de actividad eléctrica neuronal obtenidas con sLORETA para el componente P3 en los sujetos de edad avanzada. Los focos principales de activación se representan en tres cortes ortogonales (axial, sagital y coronal), en los que las regiones cerebrales de máxima activación están indicadas por los triángulos negros situados en los ejes de coordenadas. L= izquierdo, R= derecho, A= anterior, P= posterior.	148
FIGURA 23. Áreas de activación diferencial entre grupos representadas en tres planos de corte: axial, sagital y coronal (parte superior) y en cinco vistas ortogonales (parte inferior). El color azul indica las áreas donde el nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes.	150
FIGURA 24. Áreas de activación diferencial entre grupos representadas en tres planos de corte: axial, sagital y coronal (parte superior) y en cinco vistas ortogonales (parte inferior). El color azul indica las áreas donde el nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes.	152
FIGURA 25. Áreas de activación diferencial entre grupos representadas en tres planos de corte: axial, sagital y coronal (parte superior) y en cinco vistas ortogonales (parte inferior). El color azul indica las áreas donde el nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes.	154

I. PRESENTACIÓN

La presente tesis se desarrolla en el marco de un proyecto de investigación cuyo principal objetivo es el de caracterizar, desde el punto de vista psicofisiológico, los efectos del avance de la edad sobre los mecanismos cerebrales implicados en una de las funciones cognitivas más importantes del organismo y que se ha señalado como una de las más afectadas durante el proceso de envejecimiento: la atención visual selectiva.

El proceso de envejecimiento se ha asociado con un declive en la capacidad atencional, que se traduce en un empeoramiento en la ejecución de tareas de atención sostenida o vigilancia, y sobre todo en tareas de atención selectiva (Hartley, 1992). De hecho, los problemas de atención selectiva constituyen una de las principales dificultades que caracterizan a síndromes como la demencia, y son los que mayor repercusión tienen en la ejecución de tareas que requieren del procesamiento simultáneo de la información procedente de diversas fuentes estímulares.

A grandes rasgos, en la literatura sobre atención visual selectiva se ha diferenciado entre un tipo de atención basada en la localización espacial y otro tipo de atención basada en las características del objeto (para una revisión ver Vecera y Behrmann, 2001). Numerosos estudios conductuales y psicofisiológicos han explorado ambos tipos de desplazamiento atencional principalmente mediante la utilización de dos paradigmas experimentales: (1) el paradigma de señalización visoespacial, y (2) el paradigma de búsqueda visual.

Por una parte, la atención selectiva basada en la localización espacial ha sido ampliamente estudiada mediante el paradigma de señalización visoespacial, también denominado paradigma de orientación atencional encubierta (Posner, 1980; Posner, Nissen y Ogden, 1978). Este paradigma se caracteriza por la

presentación de un estímulo inicial (denominado señal) que proporciona información espacial sobre la posición más probable de aparición de un estímulo objetivo posterior que puede aparecer a uno u otro lado de un punto central de fijación, y que debe ser detectado o discriminado. La señal puede dirigir la atención del sujeto hacia la localización del objetivo (ensayo válido) o hacia la localización opuesta (ensayo inválido). Generalmente la eficacia del procesamiento se evalúa en términos del *efecto de validez*, que se define como la diferencia en tiempo de reacción (TR) entre ensayos válidos e inválidos.

Según este modelo, la atención selecciona localizaciones del espacio independientemente de los objetos que contienen, y se desplaza a través de él como un foco de luz, siendo filtrada o suprimida la información que queda fuera de dicho foco (Posner, 1980). Este tipo de paradigma permite estudiar la orientación encubierta de la atención visual desencadenada por la señal. La mayoría de los estudios han utilizado dos tipos de señales visuales: señales centrales o simbólicas (endógenas), que se han relacionado con el desplazamiento voluntario de la atención; y señales periféricas (exógenas), que se han relacionado con el desplazamiento involuntario o automático de la atención (Yamaguchi, Tsuchiya y Kobayashi, 1994).

Aunque los mecanismos subyacentes han sido muy debatidos, se ha demostrado que las señales facilitan la detección y la respuesta a estímulos presentados en la localización señalada. Así, los sujetos responden con mayor rapidez (beneficios en el TR) cuando el objetivo aparece en la posición indicada por la señal (ensayo válido), y responden con menor rapidez (costes en el TR) cuando aparece en una posición no señalada de antemano. Es decir, el hecho de prestar atención a una localización determinada favorece el procesamiento de la información que en ella se encuentra (Posner, 1980). Bajo estas condiciones experimentales, se ha comprobado que la selección de un estímulo en función de

su localización en el espacio origina una modulación de amplitud de los componentes visuales tempranos de los Potenciales Evocados (PE) (P1: 75-130 ms; N1: 150-190 ms) en el córtex occipital contralateral al lugar de aparición del estímulo (Luck *et al.*, 1994; Mangun, 1995). Estos resultados se han interpretado como el reflejo de un mecanismo de facilitación o ganancia sensorial en las vías visuales, que se ha visto confirmado mediante estudios de registro unicelular con primates no humanos (Reynolds, Chelazzi y Desimone, 1999).

Los procesos de orientación visoespacial encubierta han sido objeto de interés dentro del estudio de los cambios cognitivos que se producen al envejecer. En este sentido, se han llevado a cabo diversos estudios conductuales sobre desplazamiento atencional visoespacial y envejecimiento utilizando diferentes variantes de la tarea de señalización de Posner. El objetivo central de estos estudios ha sido el de determinar la medida en que sujetos de diferentes edades utilizan la información proporcionada por la señal para desplazar el foco de atención. Los resultados a este respecto son inconsistentes. Mientras que algunos estudios han informado que los sujetos ancianos orientan su atención menos rápida o eficazmente en respuesta a señales centrales y no muestran déficits al desplazar su atención en respuesta a señales periféricas (Brodeur y Enns, 1997; Greenwood, Parasuraman y Haxby, 1993; Hartley, Kieley y Slabach, 1990; Madden, 1990b), otros han encontrado un deterioro asociado a la edad en el desplazamiento atencional automático generado por señales periféricas (Faust y Balota, 1997; Lincourt, Folk y Hoyer, 1997). Además, otros estudios han defendido que los sujetos de edad avanzada desplazan su atención de forma tan efectiva como los jóvenes ante ambos tipos de señales, presentando una magnitud y un curso temporal del desplazamiento similares (Folk y Hoyer, 1992; Hartley, Kieley y McKenzie, 1992). Finalmente, en otros trabajos se defiende que ambos tipos de desplazamiento atencional se muestran significativamente afectados en

los sujetos de edad muy avanzada (mayores de 75 años), de forma similar a lo que ocurre en las etapas iniciales de la enfermedad de Alzheimer (Greenwood y Parasuraman, 1994).

En lo referente a los estudios psicofisiológicos, a pesar de que el registro de la actividad cerebral mediante PE se ha mostrado útil en la investigación de los procesos de atención visoespacial en sujetos jóvenes (Anllo-Vento, 1995; Eimer, 1993, 1994, 1998; Lubbe y Woestenburg, 1997; Mangun y Hillyard, 1991, 1995), esta técnica ha sido escasamente utilizada en poblaciones ancianas (Curran, Hills, Patterson y Strauss, 2001; Lorenzo-López *et al.*, 2002; Yamaguchi, Tsuchiya y Kobayashi, 1995), dando lugar a resultados dispares. Por un lado, Yamaguchi y colaboradores (Yamaguchi *et al.*, 1995) informaron de una afectación parcial, asociada a la edad, de los procesos de desplazamiento voluntario de la atención generados por señales centrales, manteniéndose inalterados los procesos de orientación automática generados por señales periféricas. Por otro lado, Curran y colaboradores (Curran *et al.*, 2001), empleando señales centrales e intervalos de tiempo largos entre la señal y el objetivo (SOA; del inglés *Stimulus Onset Asynchrony*), observaron que el efecto de señalización sobre la amplitud de los componentes P1 y N1 era similar en ambos grupos de edad. Sin embargo, observaron un incremento significativo de la latencia de dichos componentes en los ancianos que atribuyeron a cambios en el tiempo de transferencia interhemisférica, más que a un deterioro del desplazamiento voluntario de la atención.

Las discrepancias en los resultados de ambos trabajos pueden explicarse parcialmente atendiendo a las diferencias en cuanto a los componentes analizados, el tipo y validez de la señal, el SOA, y la tarea requerida a los sujetos.

En un estudio realizado en nuestro laboratorio, empleamos el paradigma de señalización visoespacial de Posner con el fin de explorar si la orientación

atencional encubierta generada por señales centrales y periféricas es sensible a las etapas tempranas del envejecimiento (Lorenzo-López *et al.*, 2002). La utilización de ambos tipos de señales en la misma muestra de sujetos con SOA variables entre 100-700 ms nos permitió determinar los efectos de la edad sobre el procesamiento visual temprano (reflejado por el componente P1) en situaciones de orientación atencional automática y voluntaria. La comparación entre ambas condiciones de señalización es importante dado que ante una señal central es el propio sujeto quien orienta su atención hacia la localización señalada antes de que el estímulo objetivo aparezca, mientras que ante una señal presentada en la periferia es la propia señal la que inicia el proceso de desplazamiento atencional de forma automática. Desde el punto de vista conductual, a pesar de la observación de un incremento significativo en el TR con la edad, tanto los sujetos jóvenes como los sujetos de mayor edad fueron más rápidos al discriminar entre estímulos objetivo que aparecían tras señales válidas, lo que sugiere que la eficacia del desplazamiento espacial de la atención generado por las señales se mantuvo relativamente resistente al avance de la edad, al menos en las etapas tempranas del envejecimiento. Por otra parte, los resultados del análisis topográfico del componente P1 apuntaron a la existencia de cambios sutiles en los procesos automáticos (i.e., mayor captura de la atención por parte de estímulos señalados de forma inválida) que coexisten con una reducción general de los procesos de facilitación sensorio-perceptiva en ambas condiciones de señalización en las primeras etapas de la vejez.

Por otra parte, la atención selectiva basada en el objeto ha sido principalmente estudiada mediante el paradigma de búsqueda visual (Luck, 1994; Treisman y Gelade, 1980), que permite evaluar cómo operan los procesos atencionales cuando la localización del estímulo objetivo en el campo visual es

desconocida de antemano¹. En este caso, la atención no se dirige a localizaciones espaciales sino a grupos perceptivos de características visuales.

En las tareas de búsqueda visual se presentan al sujeto composiciones de estímulos de complejidad variable en las que debe encontrar un estímulo previamente designado como objetivo y del que no conoce previamente su localización espacial. Algunos autores han defendido que la selección de un estímulo en función de sus características no espaciales no produce una modulación de los componentes visuales tempranos P1 y N1 (Hillyard, Mangun, Woldorff y Luck, 1995), sino que da lugar a componentes más tardíos entre los que destaca una negatividad sobre áreas posteriores del pericráneo (denominada *negatividad de selección*; NS) que comienza sobre los 120-220 ms (Harter y Aine, 1984; Kenemans, Kok y Smulders, 1993).

Son numerosos los estudios que han intentado caracterizar los correlatos psicofisiológicos de los mecanismos que intervienen en el proceso de búsqueda. El grupo de Hillyard y colaboradores ha sido uno de los más relevantes y productivos a este respecto. En sus estudios, estos autores han descrito la existencia de un componente de los PE, al que denominaron N2pc² (N2 posterior contralateral), que ha demostrado estar específicamente relacionado con la selección de un estímulo objetivo visual cuando aparece rodeado de otros estímulos distintos presentados simultáneamente en el campo visual. Este componente se ha propuesto como un índice electrofisiológico del desplazamiento de la atención visoespacial, que indica en cuál de los dos hemisferios visuales se encuentra focalizada la atención momento a momento

¹ Nótese la diferencia entre el paradigma de búsqueda visual y el paradigma de señalización visoespacial de Posner (1980), en el que la atención se dirige hacia localizaciones espaciales específicas mediante la presentación de señales simbólicas o a través de instrucciones verbales explícitas.

² Este componente se describirá con detalle en el apartado 1.1. de la página 69.

(Luck y Hillyard, 1994a, 1994b; Woodman y Luck, 1999, 2003). Este componente consiste en una negatividad que ocurre sobre los 200-300 ms tras el inicio de una serie de búsqueda en la que se debe detectar la presencia de un estímulo objetivo.

En este contexto ha suscitado interés la relación de los procesos de atención focal durante la búsqueda visual y el mecanismo de ganancia sensorial observado durante el desplazamiento de la atención visoespacial. En general se asume que la selección por la localización tiene lugar en un nivel más temprano e implica un mecanismo de selección diferente al de otros atributos. Sin embargo, existen resultados que sugieren que la búsqueda visual de conjunciones de características y el desplazamiento atencional en paradigmas de señalización espacial requieren mecanismos neurales similares (Corbetta, Shulman, Miezin y Petersen, 1995).

El objetivo del estudio que constituye el cuerpo de la presente tesis doctoral es el de explorar los cambios que se producen con la edad en la actividad electrofisiológica asociada con los procesos de atención selectiva durante una tarea de búsqueda visual. La razón de emplear este paradigma fue la de alcanzar un mayor grado de conocimiento sobre el funcionamiento cognitivo de los sujetos de edad avanzada en situaciones más parecidas a las reales que las proporcionadas por otro tipo de tareas experimentales, entre ellas las de atención visoespacial.

En concreto, centramos nuestros análisis en dos componentes específicos de los PE, N2pc y P3, ambos relacionados con procesos de atención selectiva y susceptibles de experimentar cambios con el avance de la edad (Patel y Azzam, 2005). El registro de la actividad eléctrica cerebral mediante PE, junto con la incorporación de un programa especializado de tomografía eléctrica cerebral de baja resolución (sLORETA) nos proporcionó datos e imágenes funcionales del cerebro durante la realización de una tarea de búsqueda visual. En este sentido, la

aplicación de algoritmos matemáticos sLORETA nos permitió combinar la alta resolución temporal de los PE con la localización de fuentes neurales de actividad a partir de registros electrofisiológicos, a fin de obtener imágenes del patrón de actividad cerebral asociado con los diferentes ensayos de búsqueda presentados a los sujetos. Esto supone una ventaja con respecto a las técnicas de neuroimagen funcional, que debido a su limitada resolución temporal, permiten identificar la actividad cerebral total asociada con una determinada tarea, pero no la actividad relacionada con un tipo de ensayo particular dentro de la tarea (Cabeza y Nyberg, 1997). Consideramos, por tanto, que este tipo de análisis puede contribuir a la caracterización de los aspectos del procesamiento de la información que están alterados en la vejez.

Dado su fuerte carácter contralateral, el registro del componente N2pc nos permitió comprobar si se producen alteraciones relacionadas con la edad en la actividad eléctrica cortical asociada con el desplazamiento de la atención hacia un estímulo relevante definido por una característica visual saliente, como es la orientación. El registro de este componente nos permitió, además, explorar la capacidad de un estímulo irrelevante definido por otra característica saliente diferente (el color) para capturar la atención de forma automática, y comprobar la vulnerabilidad de los sujetos de edad avanzada a dicha captura.

La tesis que se presenta se estructura en tres grandes partes. En la primera parte, a modo de introducción general, se comienza con una descripción del paradigma de búsqueda visual y de los principales modelos teóricos que han tratado de explicar los mecanismos que subyacen a la búsqueda de características y de conjunciones. A continuación, se describen los resultados de diversos estudios psicobiológicos que han explorado las bases neurales de la atención visual. Se incluye también una descripción de los trabajos que han estudiado los efectos del avance de la edad sobre los procesos de búsqueda visual desde

diferentes perspectivas, lo que aporta el marco general de la presente investigación. Finalmente, se recoge el planteamiento y los objetivos generales que han guiado el trabajo empírico que forma parte de la tesis.

La segunda parte recoge el trabajo experimental realizado. Por un lado, se pretende determinar, haciendo uso de la técnica de los PE, el efecto del envejecimiento sobre el proceso específico de desplazamiento y focalización atencional reflejado por el componente N2pc (Lorenzo-López, Amenedo y Cadaveira, *en prensa*) (ver Anexo I). Además, mediante la combinación de PE y sLORETA, se pretende explorar los cambios relacionados con la edad en los patrones de activación cerebral asociados con los diferentes tipos de ensayos de búsqueda en la latencia del componente P3, que refleja una etapa de procesamiento más tardía que N2pc, relacionada con los últimos estadios en la selección y evaluación de un estímulo relevante para la tarea (Hillyard y Münte, 1984).

Por último, en la tercera parte se presenta la conclusión general que se deriva de los resultados obtenidos, y se hace una breve referencia a posibles líneas de investigación futuras.

II. INTRODUCCIÓN GENERAL

El pronunciado aumento de edad de la población en la sociedad actual ha impulsado el interés por el estudio del envejecimiento cognitivo desde diversos ámbitos de investigación en los últimos años.

La literatura científica sobre envejecimiento ha aportado considerable evidencia de que, a medida que envejecemos, los procesos mentales se vuelven menos eficientes, dando lugar a un declive gradual en la ejecución de una amplia variedad de tareas cognitivas (sobre todo de aquellas relacionadas con la memoria, con el control atencional, o las habilidades visoespaciales y visoconstructivas). No obstante, es necesario tener en cuenta que no todas las funciones cognitivas se encuentran afectadas en la misma medida por la edad. De hecho, se ha comprobado que la ejecución en determinado tipo de tareas permanece relativamente estable o incluso mejora con la edad, como es el caso de las habilidades verbales, lo que ha dado lugar al término de ganancias cognitivas (Dixon, 2002).

A pesar de la gran cantidad de investigación existente, la naturaleza exacta del declive cognitivo que acompaña al envejecimiento y su sustrato neural han permanecido poco claros, y esto se ha debido en parte a que la mayoría de los estudios clásicos provienen de disciplinas, como la Neurociencia, la Psicobiología y la Psicología Cognitiva, que han actuado por separado. Sólo en las últimas décadas, con el auge de las técnicas psicofisiológicas y de neuroimagen, las diferentes disciplinas se han acercado —dando lugar a la Neurociencia Cognitiva— y se han podido investigar aspectos específicos del envejecimiento cerebral y su relación con los cambios a nivel conductual y cognitivo (Cabeza, 2001; Cabeza, Nyberg y Park, 2005).

En la literatura sobre envejecimiento se ha reconocido la importancia de diferenciar los cambios en el funcionamiento cognitivo que se producen por el proceso de envejecimiento normal en sí mismo, de aquellos otros que convierten al envejecimiento en un proceso patológico. Como hemos visto, con el avance de la edad se produce un declive cognitivo gradual, que se corresponde con un fenómeno natural y no constituye enfermedad. La situación de deterioro cognitivo implica, por el contrario, la afectación de varias funciones cognitivas en un grado superior al esperado para la edad, nivel de salud general y nivel cultural del sujeto. En este sentido, el deterioro cognitivo ha sido entendido como un estado clínico que se sitúa en el punto intermedio de un *continuum* que va desde la normalidad cognitiva hasta la pérdida completa de las funciones intelectuales, que ocurre en las fases avanzadas de las demencias.

Un aspecto fundamental que se debe tener en cuenta al realizar un estudio sobre envejecimiento es el hecho de que aunque la media de ejecución disminuye en general con el avance de la edad en diversas áreas, también aumenta la variabilidad entre individuos. Esta falta de homogeneidad en la población envejecida da lugar a que algunos individuos mantengan un nivel adecuado de funcionamiento cognitivo a edades muy avanzadas, presentando únicamente cierto enlentecimiento conductual y ligeras dificultades en las tareas que demandan mayores recursos atencionales, mientras que otros muestran declives más marcados en las funciones cognitivas a edades relativamente tempranas. De hecho, algunas teorías neurocognitivas recientes proporcionan una visión del envejecimiento más optimista que la existente hasta el momento y sugieren que aquellos ancianos que mantienen un nivel óptimo de ejecución compensan en cierta medida los cambios neurales relacionados con el avance de la edad mediante la reorganización de su función cerebral (Cabeza, 2001; Park, Polk, Mikels, Taylor y Marshuetz, 2001). Estas teorías serán ampliamente descritas más adelante.

1. ATENCIÓN SELECTIVA Y PARADIGMA DE BÚSQUEDA VISUAL

El sistema visual puede considerarse como la mayor vía para la interpretación de nuestro espacio extrapersonal, constituyendo un importante precursor de la conducta adaptativa. En este sentido, dado que el ser humano está dotado de un sistema de procesamiento de la información de capacidad limitada (Allport, 1989), un factor esencial para la adecuada interacción con el entorno es la capacidad de desplazar el foco de atención hacia localizaciones específicas dentro del campo visual en las que se localice un estímulo potencialmente importante. Esta capacidad cognitiva de priorizar el procesamiento de una unidad de información mientras se ignora otra se ha denominado atención selectiva o focal (Madden, 1990a).

Así, la atención selectiva puede entenderse como el o los procesos de detección preferencial, identificación y reconocimiento de determinados estímulos seleccionados en un entorno compuesto por múltiples fuentes de información. Es necesario tener en cuenta, a este respecto, que la actividad de la atención no se limita a regular la entrada de información, sino que también estaría implicada en su procesamiento (Hartley, 1992).

El paradigma de búsqueda visual se ha propuesto como una herramienta útil para estudiar el modo en que el sistema visual humano selecciona los estímulos relevantes del entorno (Luck, 1994; Luck y Ford, 1998; Luck y Hillyard, 1995), proporcionando un método adecuado para explorar qué procesos conductuales, cognitivos y neurales subyacen al desplazamiento de la atención selectiva hacia un objeto determinado en el entorno visual. Una característica distintiva de este tipo de paradigma experimental es que permite evaluar cómo operan los procesos atencionales cuando la localización del estímulo objetivo en el campo visual es desconocida de antemano.

En una tarea de búsqueda visual estándar, los sujetos deben buscar un estímulo objetivo previamente definido entre un número variable de estímulos distractores que lo rodean, y deben indicar si dicho estímulo está presente o ausente en cada serie de estímulos. Bajo tales condiciones, se asume que el sujeto atiende de forma selectiva al estímulo de interés mientras filtra la información procedente de los estímulos distractores. Este paradigma proporciona un contexto parecido al real en una situación de laboratorio, por lo que ha sido uno de los más empleados en el estudio de la atención visual humana. De hecho, una gran parte del procesamiento visual del entorno real implica la discriminación de objetos localizados en áreas impredecibles, que deben ser localizados e identificados entre series complejas de objetos potencialmente distractores o irrelevantes.

La investigación sobre búsqueda visual ha generado una inmensa cantidad de trabajos en el campo de la Psicología Cognitiva en las últimas décadas (Duncan y Humphreys, 1989; Treisman y Gelade, 1980; Wolfe, 1994; Wolfe, Cave y Franzel, 1989). En este contexto, el número total de estímulos presentados en cada ensayo de búsqueda se ha denominado tamaño de la serie (*set size*). Tradicionalmente, la eficacia de la búsqueda visual se ha evaluado teniendo en cuenta los efectos de la variación en el tamaño de la serie sobre el TR o sobre el nivel de exactitud de la respuesta. La pendiente de la función que relaciona el TR con el tamaño de la serie ha sido la medida más utilizada en los estudios conductuales para determinar la eficacia de la búsqueda y para inferir los mecanismos de búsqueda empleados por los sujetos.

En la mayoría de estos estudios se ha manipulado, además del tamaño de la serie, la naturaleza del estímulo objetivo y de los estímulos distractores. En este contexto, se ha observado que las características externas de los estímulos

visuales afectan en gran medida a la eficacia y rapidez de la búsqueda visual, dando lugar a dos patrones diferentes de ejecución.

Por un lado, se ha observado que cuando el estímulo objetivo está definido por una característica simple, única y fácil de distinguir de los estímulos distractores (*singleton*) (p.e., un estímulo de color rojo presentado entre estímulos distractores de color verde), el aumento en el tamaño de la serie tiene un efecto mínimo sobre los tiempos de búsqueda, dando lugar a una función 'TR x tamaño de la serie' con pendiente plana o cercana a cero (Julesz y Bergen, 1983; Treisman, 1986). En este caso, el tiempo que lleva completar la búsqueda sería independiente del número de distractores presentes en el campo visual, existiendo escasa o nula interferencia de los distractores que rodean al objetivo (fenómeno *pop-out*). Se ha propuesto que bajo estas condiciones la búsqueda estaría dirigida por un proceso paralelo que permite el registro simultáneo y preatencional de todos los estímulos presentes en la serie de búsqueda. Además, este fenómeno del *pop-out* se ha relacionado con la segmentación visual de texturas, que define la habilidad para detectar una discontinuidad en un campo homogéneo, puesto que bajo algunas circunstancias la detección de una irregularidad ocurre de forma preatencional y sin esfuerzo (Julesz y Bergen, 1983).

Por el contrario, se ha observado que cuando el estímulo objetivo no es fácil de distinguir o difiere de los distractores por una combinación o conjunción de dos o más características compartidas con los distractores (p.e., un estímulo vertical de color rojo presente entre distractores horizontales de color rojo y distractores verticales de color verde), el aumento en el número de distractores tiene un efecto importante sobre los tiempos de búsqueda³, dando lugar a una función con pendiente pronunciada. Así, a medida que se incrementa el número de distractores aumenta la cantidad de interferencia

³ Algunos autores han informado que el TR aumenta más de 50 ms por cada distractor que es añadido a la serie de búsqueda (Treisman y Gelade, 1980).

durante la búsqueda haciéndola menos eficiente. Algunos autores han interpretado el incremento del TR en función del número de distractores como evidencia de que la atención se desplaza de manera serial de un estímulo a otro hasta que el estímulo objeto de búsqueda es encontrado (Treisman, 1988; Treisman y Gelade, 1980; Treisman y Gormican, 1988; Wolfe, 1994, 1998; Wolfe *et al.*, 1989).

En la Figura 1 se muestra un ejemplo de dos tipos de configuración empleados en tareas de búsqueda visual que darían lugar a diferentes patrones de ejecución y por tanto a diferentes funciones. La búsqueda de una barra de color negro entre una serie de barras grises se realizaría de forma paralela y el TR sería independiente del número de estímulos distractores. Por otro lado, la búsqueda de una barra vertical de color negro entre barras verticales grises y horizontales negras sería serial, con lo que el TR aumentaría al incrementar el número de distractores presentes.

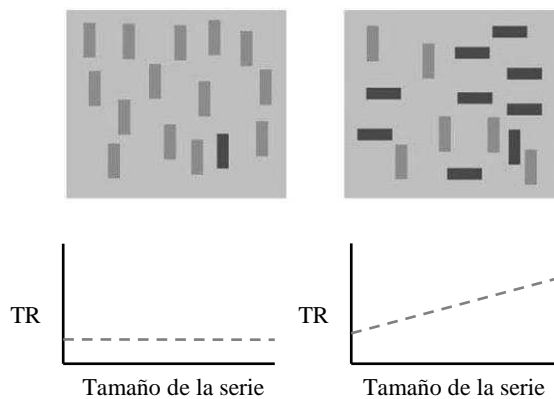


FIGURA 1. Ejemplo de estímulos empleados en una tarea de búsqueda visual consistente en encontrar una barra vertical de color negro (tamaño de la serie = 15) y sus respectivas funciones de ejecución. A la izquierda se presenta una búsqueda de características simples y a la derecha una búsqueda de conjunciones de características.

1.1. Teorías Cognitivas clásicas de Búsqueda Visual

En un intento de dar explicación a la dicotomía —paralelo vs. serial— observada en los patrones de búsqueda, han surgido diferentes modelos teóricos desde el ámbito de la Psicología Cognitiva. La teoría más influyente a este respecto fue la Teoría de Integración de Características (Treisman, 1988; Treisman y Gelade, 1980), que sirvió de base a otras teorías posteriores como el Modelo de Búsqueda Guiada de Wolfe (Wolfe, 1994; Wolfe *et al.*, 1989; Wolfe y Gancarz, 1996) y la Teoría de la Implicación Atencional de Duncan y Humphreys (Duncan, 1996; Duncan y Humphreys, 1989, 1992).

La versión original de la Teoría de Integración de Características (TIC, del inglés *FIT: Feature Integration Theory*; Treisman 1988; Treisman y Gelade, 1980) defiende que la información visual es procesada mediante dos estadios independientes. Así, parte del supuesto de que en una etapa preatencional el sistema visual humano descompone y codifica el entorno en mapas discretos de características visuales básicas o *primitivos perceptuales* (p.e., el color, la forma, la orientación, o la dirección del movimiento). Tal proceso de descomposición de características elementales sería independiente de la localización espacial o del tipo de característica, y ocurriría de forma rápida, automática y en paralelo a través del campo visual, sin consumir recursos atencionales. Esta representación de características básicas precedería a un estadio posterior más lento de integración de dichas características en objetos unitarios (*binding*), para lo cual sería necesaria la implicación de procesos de atención controlada. La teoría sostiene, por tanto, que las diferentes características de un objeto codificadas de modo independiente no podrían ser correctamente integradas a menos que se enfoque la atención en la localización de dicho objeto. Esta teoría parte de un modelo propuesto originalmente por Neisser (1967) para dar explicación a la

aparente dificultad de los sujetos para analizar simultáneamente múltiples objetos en la escena visual, y en el que el procesamiento visual se dividía en una etapa preatencional en la que tendría lugar la segmentación de un objeto del fondo, y una etapa posterior focal en la que se analizarían los detalles del objeto.

Desde la teoría de integración de características se defiende que la atención selectiva o focal es un requisito necesario para integrar o combinar de forma correcta todas las características que componen un determinado estímulo. De esta forma, en ausencia de atención, el sujeto podría experimentar conjunciones ilusorias al combinar erróneamente características presentes en diferentes estímulos o localizaciones espaciales (*binding problem*).

No obstante, la investigación generada en el marco de modelos posteriores (Cave y Wolfe, 1990; Duncan y Humphreys, 1989, 1992; Wolfe *et al.*, 1989) aportó datos empíricos que contradecían estos supuestos, especialmente porque se demostró que estímulos definidos por una conjunción de características podían dar lugar a una búsqueda altamente eficiente (Nakayama y Silverman, 1986; McLeod, Driver y Crisp, 1988; Theeuwes y Kooi, 1994; Wolfe *et al.*, 1989), mientras que estímulos definidos por una característica simple podían dar lugar a una búsqueda serial (Nagy y Sanchez, 1990; Treisman y Gormican, 1988). Estos datos pusieron de manifiesto la necesidad de moderar la dicotomía paralelo/serial, comenzándose a considerar los dos patrones de función 'TR x tamaño de serie' como un *continuum* de eficacia cuyos extremos serían una búsqueda eficiente y fácil caracterizada por una pendiente plana, y una búsqueda más compleja que daría lugar a una función con pendiente positiva.

A raíz de este tipo de resultados, surge una versión más reciente de la TIC (Treisman y Sato, 1990), en la que los autores moderan la distinción entre búsqueda serial y paralela reconociendo la implicación de procesos de atención en ambos tipos de búsqueda (para una revisión reciente ver Quinlan, 2003). En esta

nueva versión reconocen la posibilidad de que una búsqueda de conjunciones se realice de forma rápida, en paralelo, en función de un proceso de segregación atencional y de un proceso de inhibición de las características no objetivo. Asumen, además, que la eficacia de la búsqueda paralela se debe a que el estímulo con la característica saliente atrae la atención hacia su localización.

Se ha demostrado que la atención selectiva puede verse afectada en gran medida por la facilidad con que el estímulo buscado se distingue del resto de los estímulos presentes en la serie de búsqueda (grado de similitud física o semejanza). Es decir, la eficacia de la búsqueda no depende únicamente de las propiedades físicas del estímulo a buscar, sino que depende también de la relación entre el estímulo objeto de búsqueda y el contexto en el que aparece. Así, condiciones de baja similitud entre el estímulo objetivo y los distractores, o de alta similitud de los distractores entre sí (homogeneidad de contexto), dan lugar a búsquedas más eficientes o fáciles, mientras que cuanto mayor sea la semejanza entre los distractores y el estímulo a buscar, más difícil resultará la búsqueda (Duncan y Humphreys, 1989; Scialfa, Esau y Joffe, 1998; Scialfa y Joffe, 1998).

Estos resultados se explican en términos de la capacidad de agrupamiento perceptivo (*perceptual grouping*) durante la búsqueda visual, que hace referencia a la posibilidad de que aquellos estímulos presentados en una serie que comparten una misma característica se agrupen entre sí (Duncan y Humphreys, 1989; Humphreys, Freeman y Muller, 1992; Wolfe *et al.*, 1989). Así, cuando los estímulos distractores son homogéneos se agruparán formando un conjunto por lo que podrían ser rechazados rápidamente como no objetivos, facilitando la segregación del estímulo objetivo de su contexto. Sin embargo, cuanto más heterogéneos sean los distractores entre sí, más subgrupos se formarán entre ellos y más difícil resultará detectar el objetivo. Se ha considerado que esta capacidad de agrupamiento perceptivo es la que explicaría que ciertas búsquedas de

conjunciones resulten fáciles y rápidas (Bacon y Egeth, 1997; Kaptein, Theeuwes y Van der Heijden, 1995; Kim y Cave, 1999).

Para explicar las excepciones encontradas a los supuestos de la TIC surgen nuevos modelos teóricos como el Modelo de Búsqueda Guiada y la Teoría de Implicación Atencional.

El Modelo de Búsqueda Guiada (MBG, del inglés *GSM: Guided Search Model*; Cave y Wolfe, 1990; Wolfe, 1994; Wolfe *et al.*, 1989) rechaza la distinción cualitativa entre la búsqueda de características y la búsqueda de conjunciones, y defiende que en ambos tipos de búsqueda se requiere un desplazamiento de la atención espacial para que el objetivo sea detectado (concepto de guía atencional). Asume que la información obtenida en una primera etapa rápida y paralela guía la siguiente etapa de procesamiento (Cave y Wolfe, 1990; McLeod *et al.*, 1988; Wolfe *et al.*, 1989). Propone, por tanto, la existencia de un *continuum* en la búsqueda, que sería guiada durante la fase paralela por la interacción de dos procesos de activación; un proceso *bottom-up* determinado por las diferencias que se computan entre los elementos que forman la escena, y un proceso *top-down* que refleja la comparación entre un estímulo dado y la representación del estímulo relevante en función de los objetivos del sujeto (Wolfe, Butcher, Lee y Hyle, 2003). Como resultado de estas dos operaciones se asignarían unos niveles de activación a cada una de las localizaciones ocupadas del campo visual en función de los cuales se decide si durante la fase de procesamiento se dirigirá o no la atención hacia esas localizaciones y en qué orden ha de hacerse dicha exploración.

La Teoría de la Implicación Atencional (TIA, del inglés AET: *Attentional Engagement Theory*; Duncan y Humphreys, 1989, 1992) rechaza, de forma contraria a la TIC, la diferenciación funcional entre búsqueda de características y de conjunciones. Para explicar la eficacia de cualquier tipo de búsqueda se basa

fundamentalmente en las relaciones de similitud que se establecen entre los estímulos que componen la serie, tanto entre el estímulo objetivo y los distractores, como entre los distractores entre sí. Así, se explica cualquier tipo de búsqueda a partir de las mismas operaciones; por un lado el agrupamiento perceptivo de estímulos en la serie (que ocurriría en función del grado de similitud), y por otro, la comparación de dichos estímulos o grupos con una plantilla o representación del estímulo objetivo en la memoria visual a corto plazo. Este proceso de comparación favorecería el procesamiento de los estímulos con características coincidentes con la plantilla e inhibiría el procesamiento de aquellos que presentan características diferentes. Esta teoría, que defiende un modelo de selección más tardío que el propuesto por la TIC o el MBG, asume que los sujetos utilizan información *top-down* (procedente de la plantilla) independientemente de la localización del estímulo en el campo visual, y ha recibido apoyo de estudios neurofisiológicos en los que se ha reconocido el papel de una representación *top-down* en memoria del objetivo en la búsqueda visual (Chelazzi, Miller, Duncan y Desimone, 1993). Además, ha sentado las bases para la formulación del Modelo de Competición Sesgada (descrito en el apartado 3.1.2).

Finalmente, la teoría de la orientación visoespacial de Posner (Posner, 1980) también se ha utilizado para interpretar las diferencias entre los dos tipos de patrones de búsqueda. Dicha teoría se basa en la idea de que la atención puede ser focalizada o desplazada hacia una región del espacio visual para facilitar el procesamiento en esa localización. Dado que el foco de atención tiene una extensión limitada, la inspección voluntaria de múltiples localizaciones debería tener lugar de forma serial. Así, durante una búsqueda de características simples, la aparición de una serie de estímulos pondría en marcha los siguientes procesos: en primer lugar se iniciaría un desenganche de la atención del punto de fijación, a continuación se produciría un movimiento o desplazamiento de la atención hacia el objetivo saliente, y finalmente tendría lugar un enganche de la atención por

parte del mismo. Los demás estímulos presentes en la serie tendrían el papel de formar un fondo de contraste con respecto al objetivo. Por otro lado, durante una búsqueda de conjunciones de características, el sujeto debería desenganchar, mover y enganchar la atención voluntariamente, de un estímulo a otro hasta que el objetivo es detectado. Esto ocurriría en situaciones en las que el objetivo no difiere suficientemente de los distractores como para capturar la atención.

Tanto las teorías que parten de la TIC como la teoría de Posner (1980) enfatizan aspectos muy diferentes de la atención en la búsqueda visual. Las primeras se centran principalmente en el esfuerzo implicado en seleccionar un objetivo entre distractores, mientras que la segunda se centra principalmente en la necesidad de mover y reenganchar el foco de atención de forma repetida. Dado que ambos aspectos atencionales son necesarios en cualquier tarea de búsqueda, las explicaciones de estas teorías deberían considerarse como complementarias.

1.2. Perspectiva actual en Búsqueda visual

Desde una perspectiva actual, se reconoce que los principios que determinan la eficacia de la búsqueda visual pueden resumirse en los siguientes puntos:

1. En general, una tarea de búsqueda visual resulta especialmente fácil o eficiente cuando el estímulo objetivo difiere de su contexto por una característica visual básica⁴ (en la Figura 2 se ilustran diferentes ejemplos de este tipo de búsqueda), mientras que resulta más difícil o menos eficiente cuando el estímulo objetivo y los distractores difieren por la combinación de múltiples características.

⁴ Se ha considerado que un número limitado de características visuales básicas pueden guiar la atención y conducir a una búsqueda eficiente. La lista exacta de dichas características ha sido objeto de debate en la literatura, aunque algunas de las más aceptadas son: el color, la orientación, el movimiento, el tamaño, la curvatura, la forma, el brillo, la profundidad y ciertas propiedades tridimensionales (Wolfe, 1998; Wolfe y Horowitz, 2004).

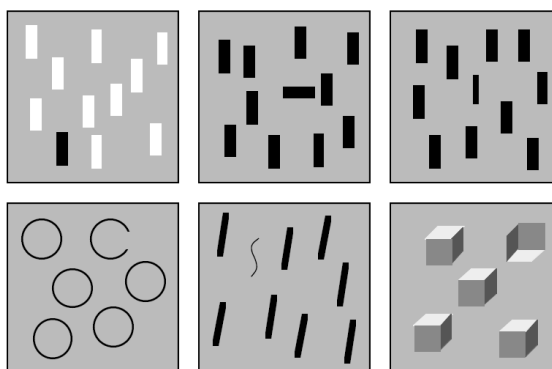


FIGURA 2. Ejemplos de búsquedas altamente eficientes ante estímulos definidos por características visuales básicas. De arriba a abajo y de izquierda a derecha: color, orientación, tamaño, cierre o terminación de línea, curvatura y propiedades tridimensionales.

2. A medida que las diferencias entre el estímulo que debe ser detectado y los distractores se hacen menores, la búsqueda resulta menos eficiente (Foster y Westland, 1992).

3. Un incremento en la heterogeneidad de los distractores dará lugar a una búsqueda menos eficiente (Duncan, 1988).

4. Incluso los estímulos objetivo definidos por una combinación de dos o más características básicas, pueden ser eficientemente detectados si la diferencia entre dicho estímulo y los distractores es lo suficientemente saliente (Wolfe *et al.*, 1989).

5. La búsqueda de estímulos objetivo definidos únicamente por un cambio en la configuración espacial de los atributos que lo componen, resulta difícil (Wolfe y Bennet, 1997).

1.3. Control *top-down* y *bottom-up* de la atención en Búsqueda Visual

Como hemos visto, las características o atributos externos de los estímulos influyen en gran medida en la eficacia de la búsqueda visual. En un esfuerzo por explicar este fenómeno, se ha argumentado que algunas características básicas simples como el movimiento, el color, o la forma, entre otros, presentan una capacidad especial para guiar la atención. De hecho, se ha constatado que cuando se presenta en el campo visual un estímulo irrelevante que difiere de su entorno por una de estas características (*singleton*), éste sobresale o salta a la vista automáticamente (fenómeno *pop-out*) capturando la atención de los sujetos y dificultando la búsqueda del estímulo relevante, incluso cuando éste se define por otra característica saliente (Horstmann, 2002; Pashler, 1998). Así, Pashler (1998) defiende que la captura automática de la atención producida por los estímulos definidos por una característica saliente puede facilitar la búsqueda cuando dicha característica define al estímulo objetivo y, por el contrario, demorar la búsqueda si la característica saliente define a un estímulo distractor, interfiriendo en tal caso con el procesamiento del objetivo incluso cuando la característica saliente es irrelevante para la realización de la tarea.

Sin embargo, también se ha demostrado que procesos de carácter más voluntario o endógeno tales como el conocimiento de los objetivos de la tarea, la información específica sobre la probabilidad de aparición del estímulo objetivo, o las propias intenciones y expectativas del observador, pueden interaccionar con las características de los estímulos e influir en la eficacia de la búsqueda (Yantis, 1998). Es decir, factores de carácter voluntario pueden guiar la relevancia que se otorga a las distintas características visuales, determinando en cierta medida la forma en que se efectúa la búsqueda visual.

Este tipo de resultados ha dado lugar a la distinción entre dos modos de desplazamiento atencional diferentes. Por un lado, se asume que la atención puede desplazarse de forma automática y rápida hacia una localización determinada en el campo visual ante la presencia de un estímulo saliente (Yantis, 1998). En este sentido, la atención automática es la que se produce de forma involuntaria hacia estímulos que en un principio no estaban entre nuestros intereses, pero que atraen recursos de atención por presentar características salientes. En este caso, la localización atendida es determinada por algún aspecto externo de la escena visual y el desplazamiento de la atención presenta un curso temporal rápido. Este desplazamiento atencional automático, guiado por las características de los estímulos, se ha denominado mecanismo de selección *bottom-up* o captura atencional. Este fenómeno ha suscitado gran interés en las últimas décadas (para una extensa revisión ver Ruz y Lupiáñez, 2002; Theeuwes y Godijn, 2002; Yantis, 2000), y se le ha otorgado una importante función adaptativa, en el sentido de que nos permitiría ser conscientes de la ocurrencia de determinados estímulos potencialmente importantes o cambios que ocurren en nuestro entorno incluso cuando estamos atendiendo a otras regiones del campo visual (Yantis, 2000). Además, se ha defendido que la captura atencional podría habituarse de forma rápida a la presentación repetitiva de un estímulo irrelevante para la tarea (Gibson y Jiang, 1998; Horstmann, 2002; Warner, Juola y Koshino, 1990).

Por otro lado, la atención puede ser desplazada de forma voluntaria hacia estímulos por los cuales estamos interesados o ante los que hemos sido instruidos para responder. En este caso, serían las motivaciones e intenciones del propio sujeto las que determinan las localizaciones o características seleccionadas (Yantis, 1998). Este modo de selección atencional que es dirigido desde niveles superiores del sistema nervioso central, se conoce como mecanismo de selección *top-down*,

requiere esfuerzo por parte del sujeto y presenta un curso temporal lento y sostenido.

Aunque la distinción entre estos dos tipos de selección atencional está bien establecida en la literatura, se han demostrado importantes interacciones entre ambos procesos. En este sentido, hasta muy recientemente se ha mantenido que la captura se produce de forma totalmente independiente de la atención voluntaria. No obstante, parece que bajo ciertas circunstancias puede verse modulada por ésta, de forma que incluso puede llegar a desaparecer (Ruz y Lupiáñez, 2002).

Por ejemplo, en búsqueda visual, se ha demostrado que la aparición súbita o repentina de un nuevo estímulo en la escena visual puede provocar un desplazamiento puramente automático de la atención hacia su localización (Enns, Austen, Di Lollo, Rauschenberger y Yantis, 2001; Jonides, 1981; Yantis, 1993; Yantis y Jonides, 1984), incluso cuando dicho estímulo nunca funciona como objetivo y en contra, por tanto, de los objetivos e intenciones del sujeto (Jonides, 1981; Remington, Johnston y Yantis, 1992). Se ha defendido, a este respecto, que el sistema visual podría ser especialmente sensible a la aparición súbita de un nuevo estímulo por su posible significación conductual. Sin embargo, Yantis y Jonides (1990) demostraron que cuando la atención está altamente focalizada en una localización señalada, la aparición abrupta de un estímulo no necesariamente interrumpe esta focalización.

Se ha demostrado, además, que otras características básicas salientes como el color, la forma o la luminosidad de los estímulos pueden también capturar la atención (Theeuwes y Burger, 1998; Turatto y Galfano, 2000), aunque están sujetas a un mayor control voluntario, de modo que pueden ser fácilmente ignoradas por los sujetos cuando son irrelevantes para la tarea (Jonides y Yantis, 1988).

En esta línea, Folk y colaboradores (Folk y Remington, 1998; Folk, Remington y Johnston, 1992; Folk, Remington y Wright, 1994) han publicado numerosos trabajos en los que defienden que el grado con el que un estímulo captura la atención de forma involuntaria depende en gran medida del funcionamiento de procesos atencionales de carácter *top-down* controlados por los objetivos del sujeto. La actuación de tales procesos haría posible que estímulos irrelevantes altamente salientes, incluyendo aquellos que implican la aparición de un nuevo estímulo, sean ignorados de forma efectiva. Según estos modelos, la selección atencional estaría inicialmente determinada por los objetivos del observador y por las demandas específicas de la tarea, más que por el nivel de saliencia de los estímulos. Así, los autores asumen que la ejecución de cualquier tarea de búsqueda implica la adopción de un determinado estado atencional o cognitivo (*attentional set*) que prepara a los sujetos para buscar en una dimensión determinada mientras ignora otras, de forma que el hecho de que se produzca una captura atencional dependerá de si el estímulo irrelevante comparte o no la característica que define al objetivo (hipótesis de la atención involuntaria dependiente; Folk *et al.*, 1992). Esta hipótesis predice, por ejemplo, que cuando un sujeto debe detectar un estímulo definido por un color determinado (p.e., rojo), la presentación de un estímulo irrelevante producirá una captura de la atención si comparte el mismo color que el estímulo a buscar (e.g., rojo), mientras que no producirá dicha captura si es de otro color (p.e., verde). En un estudio psicofisiológico, en el que se empleó el mismo paradigma experimental utilizado por Folk y colaboradores (Folk *et al.*, 1992), se confirmó que cuando se adopta una estrategia de búsqueda a favor de una característica específica (estado atencional), la captura se produce debido a que las áreas sensoriales cerebrales responden de forma preferencial a dicha característica relevante para la detección del objetivo (Arnott, Pratt, Shore y Alain, 2001). Así, se observó un incremento

del componente N1 contralateral ante estímulos irrelevantes que compartían la característica relevante con el objetivo, frente a estímulos definidos por una característica diferente, lo que demostró que los procesos *top-down* ejercen su influencia sobre áreas visuales a etapas tempranas del análisis estimular. Además, en un estudio de segregación de texturas se obtuvo evidencia en favor del importante papel que desempeñan los factores *top-down* en el control de la atención selectiva (Ghirardelli y Egeth, 1998), de forma que la magnitud con la que un distractor produce interferencia depende directamente del nivel de similitud con el objetivo. En la misma línea, Bacon y Egeth (1994) han defendido que un estímulo irrelevante puede o no producir una captura de la atención dependiendo de la estrategia de búsqueda empleada por los sujetos.

Sin embargo, otros autores defienden un modelo de selección atencional basado principalmente en las propiedades físicas o nivel de saliencia de los atributos de los estímulos presentados en el campo visual (*bottom-up*) (Theeuwes, 1991a, 1991b, 1992, 1994; Theeuwes y Godijn, 2002; Theeuwes, Reimann y Portier, 2006). Estos modelos defienden que el sistema visual codifica la diferencia entre las características de los estímulos de forma paralela a través del campo visual independientemente de factores *top-down*, siendo la atención capturada de forma automática hacia el estímulo de mayor saliencia incluso cuando es irrelevante para la tarea de búsqueda (para una revisión reciente ver Theeuwes, 2005). Desde esta perspectiva se reconoce cierto control *top-down*, pero sólo una vez que la atención ha sido capturada por el estímulo que posee la característica más llamativa, es decir tras una selección inicial basada en la saliencia (Hickey, McDonald y Theeuwes, 2006; Theeuwes, 1992; Theeuwes, Atckley y Kramer, 2000). Además, Theeuwes y colaboradores (Godijn y Theeuwes, 2002; Theeuwes, Kramer, Hahn, Irwin y Zelinsky, 1999) encontraron que un estímulo irrelevante saliente no sólo produce una captura

automática de la atención, sino que puede producir también una captura oculomotora o desplazamiento de los ojos hacia su localización. Esto ocurre en situaciones en las que el estímulo irrelevante es más saliente que el estímulo objetivo.

Frente a esta dicotomía entre modelos de selección *top-down/bottom-up*, estudios recientes defienden un modelo de atención visual selectiva entendida como el resultado de dos procesos independientes que operan en diferentes ventanas temporales durante la búsqueda visual. En una fase temprana la selección visual estaría determinada por factores *bottom-up*, mientras que en una fase posterior operarían procesos *top-down*. Este modelo rechaza la existencia de interacción entre factores y asume que ambos tipos de control contribuyen a la selección visual de forma independiente y aditiva (Zoest y Donk, 2004; Zoest, Donk y Theeuwes, 2004).

Como hemos visto hasta el momento, el fenómeno *pop-out* observado en el contexto de la búsqueda visual se ha considerado como el reflejo de una captura automática de la atención debido a que da lugar a una búsqueda rápida y altamente eficiente. No obstante, es necesario tener en cuenta que en la mayoría de los estudios el estímulo saliente empleado para explorar la presencia de captura es el propio estímulo objetivo que debe ser detectado, con lo que se induce un estado específico de preparación atencional. En tal caso, hay implicada una intención por parte del sujeto, ya que es instruido explícitamente para buscar el estímulo objetivo entre un número variable de estímulos distractores, y para responder a él lo más rápido posible (Yantis, 1998). En este sentido, no es correcto asumir que el desplazamiento de la atención hacia el estímulo objetivo saliente refleje una captura completamente automática.

Para determinar la capacidad de un determinado atributo visual para producir un desplazamiento involuntario de la atención, se requiere la

presentación de una tarea en la que dicho atributo sea completamente irrelevante. En este sentido, Theeuwes (1991b, 1992, 1994) desarrolló un paradigma especial de búsqueda visual (*additional singleton paradigm*) en el que se incluye entre los distractores un estímulo definido por una característica saliente (diferente a la característica que define al objetivo) pero irrelevante para la tarea de búsqueda, sin conocimiento previo de los sujetos. Dado que el estímulo irrelevante no se relaciona con la tarea de búsqueda y la característica que lo define nunca forma parte del estímulo objetivo, se asume que el sujeto no genera una estrategia para buscar en esa dimensión, con lo que este paradigma proporciona un método adecuado para evaluar el posible desplazamiento involuntario de la atención en ausencia de intención. Bajo estas condiciones, se puede asumir que un desplazamiento de la atención hacia la localización del estímulo definido por el atributo saliente reflejaría una captura puramente automática, que se manifestaría a nivel conductual por un incremento del TR ante los ensayos en los que dicho estímulo está presente con respecto a los ensayos en los que está ausente (para una revisión reciente ver Simons, 2000).

2. MECANISMOS NEURALES DE LA ATENCIÓN VISUAL

Los mecanismos neurales que subyacen a la atención visual selectiva han sido investigados, desde la Neurociencia Cognitiva, mediante diversas técnicas psicofisiológicas y de neuroimagen funcional, como el registro de PE, la Tomografía por Emisión de Positrones (TEP), o la Resonancia Magnética funcional (RMf).

A partir de dichos estudios, se ha demostrado la existencia de una red ampliamente distribuida de sistemas cerebrales anatómicos y funcionales que participan en, y controlan, los procesos atencionales en humanos, con la

implicación de diversas estructuras neurales tanto corticales como subcorticales (para una revisión ver Colmenero, Catena y Fuentes, 2001; Estévez-González, García-Sánchez y Junqué, 1997).

Desde un punto de vista neurofuncional, la investigación con pacientes neurológicos y técnicas de neuroimagen (Posner y Petersen, 1990; Posner y Raichle, 1994) ha puesto de manifiesto la existencia de tres sistemas cerebrales interconectados anatómicamente cuya interacción podría regular diferentes componentes de la atención.

En primer lugar, se ha defendido la existencia de un sistema atencional de alerta o *arousal*, suministrador del tono atencional responsable de la disponibilidad para el procesamiento de la información o para la emisión de una respuesta, dependiente de la integridad del sistema reticular mesencefálico y de sus conexiones talámicas, límbicas, frontales y de los ganglios basales (estriado).

En segundo lugar, se ha descrito un sistema de atención posterior o de selectividad perceptiva (también denominado sistema de orientación), regulador de la orientación atencional a objetos y localizaciones espaciales. Según este sistema, la captura de la atención por parte de un estímulo es controlada por una estructura cerebral talámica, el núcleo pulvinar lateral, que selecciona los estímulos relevantes y bloquea la representación neural de los irrelevantes; el desplazamiento de la atención de una localización a otra dentro del campo visual es controlado por una estructura mesencefálica, el colículo superior; y la refocalización de la atención hacia la localización de interés es controlada por zonas del córtex parietal posterior, con predominio hemisférico derecho (Corbetta, Kincade, Ollinger, McAvoy y Shulman, 2000; Corbetta *et al.*, 1995; Posner y Dehaene, 1994).

Por último, se ha descrito un sistema atencional anterior o sistema supervisor (también denominado sistema de control ejecutivo), regulador de las

funciones de atención deliberada. Este sistema, especialmente relacionado con la detección/selección de objetivos y con la inhibición de información distractora, estaría integrado anatómicamente por zonas del córtex cingulado anterior, áreas prefrontales dorsolaterales y orbitofrontales, y el núcleo caudado del neostriado. En este sistema también estarían implicadas otras estructuras dopaminérgicas (Yamaguchi y Kobayashi, 1998).

2.1. Bases neurales de los procesos de búsqueda visual

Las bases neurales que subyacen a los procesos implicados en la búsqueda de estímulos a través del campo visual han sido ampliamente investigadas en las últimas décadas mediante diferentes métodos psicobiológicos, como son los registros de actividad unicelular en primates no humanos, las técnicas de neuroimagen funcional, y la técnica de potenciales evocados.

Mediante estos métodos se ha demostrado la implicación de áreas occipitales, temporales, parietales y frontales en la detección de estímulos objetivo en un entorno de búsqueda. Así, se ha comprobado el importante papel que desempeñan en las tareas de búsqueda las áreas visuales occipitales (V1, V2, V4), las áreas visuales temporales (especialmente el córtex inferotemporal, IT; y temporooccipital, TEO), el córtex parietal posterior, los campos oculares frontales, el córtex prefrontal lateral y el córtex cingulado.

En una fase inicial, el proceso de búsqueda requiere el procesamiento perceptivo de los estímulos en el córtex visual occipital. La información visual captada en la retina accede a la corteza visual primaria (V1: equivalente al área 17 de Brodmann) a través del núcleo geniculado lateral del tálamo, y desde allí se establecen interconexiones con los dos circuitos principales de procesamiento visual (Haxby *et al.*, 1991; McIntosh *et al.*, 1994; Ungerleider y Haxby, 1994).

Un primer circuito, inferior u occipitotemporal, también denominado vía visual ventral, se distribuye a través de las áreas V1, V2 y V4, y termina en las áreas IT y TEO del córtex temporal inferior, manteniendo importantes interconexiones con el córtex prefrontal dorsolateral (principalmente con el área 45 de Brodmann, especializada en procesos de memoria a corto plazo para la información del objeto). Este circuito se encuentra implicado en el reconocimiento visoperceptivo de los objetos y en la identificación de características visuales básicas como el color y la forma (vía del ‘¿qué?’).

Un segundo circuito, superior u occipito-parieto-frontal, también denominado vía dorsal, se distribuye a través de las áreas V1, V2, V3, V5 (MT) y MST (córtex temporal medial superior), y mantiene interconexiones con el córtex parietal posterior y con el córtex prefrontal dorsolateral (especializado en procesos de memoria a corto plazo para la información de localización espacial). Este circuito está implicado en el reconocimiento visoespacial (localización y movimiento) y en la ejecución visomotora (vía del ‘¿dónde?’).

En ambas vías, el procesamiento visual presenta una organización jerárquica que comienza desde el análisis más simple de las características visuales del estímulo, llevado a cabo en áreas corticales posteriores de bajo nivel (V1, V2), hasta el análisis más abstracto/complejo, llevado a cabo por regiones anteriores de alto nivel como las cortezas de asociación.

2.1.1. Registros unicelulares en primates no humanos

Una línea de investigación cuyas aportaciones han resultado relevantes para la comprensión de los mecanismos de la búsqueda visual proviene del ámbito de la Psicología Fisiológica mediante la obtención de registros unicelulares en primates (para una revisión reciente ver Maunsell y Treue, 2006).

Chelazzi y colaboradores (Chelazzi, 1995; Chelazzi, Duncan, Miller y Desimone, 1998; Chelazzi, Miller, Duncan y Desimone, 2001; Chelazzi *et al.*, 1993; Reynolds *et al.*, 1999), a lo largo de una serie de trabajos realizados con macacos sometidos a tareas de búsqueda visual, comprobaron que la atención modula la interacción competitiva entre los estímulos que ocupan un campo receptivo, incluso en estadios tempranos del procesamiento.

Además, se ha obtenido evidencia de competición en múltiples áreas corticales visuales durante la búsqueda visual, incluyendo V1, áreas ventrales como V2, V4 y TI, y áreas dorsales como MT y MST. Diversos estudios han demostrado modulación atencional de la respuesta de una neurona en presencia de estímulos competidores en el mismo campo receptivo, de modo que cuando la atención se dirige a uno de los estímulos la respuesta de la neurona tiende a ser similar a la evocada cuando el estímulo se presenta aislado. Esta modulación atencional de la actividad neural se observó desde etapas tempranas del procesamiento visual, teniendo efectos mayores a medida que la información avanza por los circuitos visuales (V1: Gandhi, Heeger y Boynton, 1999; Lanyon y Denham, 2004; McAdams y Maunsell, 2000; Motter, 1993; Treue, 2001, V2 y V4: Chelazzi *et al.*, 1993; Luck, Chelazzi, Hillyard y Desimone, 1997; Moran y Desimone, 1985; Reynolds *et al.*, 1999, y TI: Chelazzi *et al.*, 1998; Chelazzi *et al.*, 2001). Además, también se observó un efecto similar cuando la atención se dirige a propiedades del estímulo como la localización (V4: Connor, Preddie, Gallart y Van Essen, 1997) y el movimiento (MT y MST: Treue y Maunsell, 1999).

En una contribución fundamental, Moran y Desimone (1985) observaron que neuronas de las áreas V4 y TI en monos mostraban modulación en respuesta a demandas atencionales durante una tarea que implicaba la presentación de un estímulo objetivo y un distractor.

En un estudio más reciente, Reynolds y colaboradores (Reynolds *et al.*, 1999) confirmaron y extendieron los resultados obtenidos por Moran y Desimone (1985). En concreto, demostraron que en ausencia de atención la respuesta de una neurona a múltiples estímulos presentados simultáneamente dentro del mismo campo receptivo en las áreas V2 y V4 resultaba ser una media ponderada de las respuestas a los mismos estímulos cuando se presentan individualmente, sugiriendo una interacción mutuamente supresiva entre dichos estímulos. Por otro lado, observaron que cuando la atención se dirigía hacia uno de los estímulos, la respuesta era similar a la que se producía cuando sólo se presentaba el estímulo atendido dentro del campo receptivo; es decir, la influencia de los estímulos no atendidos se reducía de forma sustancial (ver también, Luck, Chelazzi *et al.*, 1997), por lo que concluyeron que el efecto de la atención sobre las áreas V2 y V4 consiste en filtrar la influencia de los estímulos no atendidos.

El área V4 de la vía ventral del córtex del macaco recibe proyecciones de las áreas visuales primarias, así como del área MT de la vía dorsal. Desde su descubrimiento, esta área se ha considerado relacionada con la percepción del color, el análisis de la forma y la atención selectiva (Luck, Chelazzi *et al.*, 1997). Además, se ha comprobado que la atención, tanto basada en las características del objeto como en la localización espacial, modula las respuestas neurales en el área V4 de la corteza del macaco reshus (*macaca mulatta*) (McAdams y Maunsell, 2000).

Un hallazgo interesante de los estudios con primates es el relacionado con las interacciones que se producen entre las áreas visuales y las áreas frontales. Así, se ha observado que la actividad de las neuronas del córtex visual que responden al estímulo objetivo se encuentra sesgada por retroalimentación recibida desde áreas frontales (córtex prefrontal y campos oculares frontales), lo que reflejaría la

implicación de procesos de control atencional tanto *top-down* como *bottom-up* en la búsqueda visual (Hasegawa, Matsumoto y Mikami, 2000; Iba y Sawaguchi, 2003; Thompson y Bichot, 2005; Thompson, Bichot y Sato, 2005).

En resumen, los principales resultados obtenidos mediante registros unicelulares en primates no humanos han llevado a la conclusión de que los procesos de control atencional (regidos principalmente por áreas del córtex prefrontal y de los campos oculares frontales) proporcionan una retroalimentación *top-down* al córtex visual, modulando la respuesta de las neuronas de las áreas V1, V2, V4 e IT, y favoreciendo el procesamiento del estímulo relevante (a la vez que se atenúa el procesamiento de los estímulos distractores) cuando dos o más estímulos inciden en su campo receptivo.

2.1.2. Estudios de neuroimagen funcional

La utilización de técnicas de neuroimagen funcional, como la TEP y la RMf, ha permitido estudiar los mecanismos anatómo-funcionales de la atención visual en el ser humano. Ambas técnicas utilizan la función hemodinámica como una medida indirecta de la actividad neural y presentan una resolución espacial muy precisa, mientras que su resolución temporal es limitada.

Mediante diversos estudios de neuroimagen funcional se ha determinado que la activación neural de las vías de procesamiento visual ventral y dorsal se encuentra modulada por una red ampliamente distribuida de áreas cerebrales que representa diferentes aspectos del funcionamiento atencional (Handy, Hopfinger y Mangun, 2001; Posner y Petersen, 1990). Por un lado, se ha demostrado que distintas vías neurales en los lóbulos occipital, temporal y parietal modulan diferentes aspectos de la percepción visual (influencia *bottom-up*), de forma consistente a lo observado en registros unicelulares en animales. Por otro lado, se

ha observado que sistemas de control atencional localizados principalmente en regiones corticales frontales y parietales ejercen influencia *top-down* en las vías corticales visuales (Giesbrecht, Woldorff, Song y Mangun, 2003; Nobre, Coull, Walsh y Frith, 2003).

Estudios recientes de RMf han obtenido evidencia de una interacción competitiva en el córtex extraestriado en humanos similar a la observada en primates mediante registros unicelulares (Reynolds *et al.*, 1999). Así, se ha comprobado que cuando múltiples estímulos se presentan de forma simultánea en el campo visual, en ausencia de atención dirigida, las representaciones corticales de dichos estímulos en la vía de reconocimiento de los objetos interactúan entre sí de una forma competitiva para tener acceso a un sistema de capacidad limitada (Kastner, De Weerd, Desimone y Ungerleider, 1998; Kastner, Pinsk, De Weerd, Desimone y Ungerleider, 1999). Bajo este contexto, la focalización de la atención en uno de los estímulos actuaría neutralizando la influencia represiva de los estímulos circundantes y facilitando el procesamiento de dicho estímulo. En este sentido, se asume que cuando se atiende a una localización específica en el campo visual, el procesamiento de la información presente en esa localización se ve en gran medida facilitado, mientras que la información procedente de estímulos en localizaciones cercanas es efectivamente filtrada (Smith, Singh y Greenlee, 2000).

Además, se ha demostrado que la activación de las regiones occipitotemporales asociada al procesamiento de la escena visual se ve modulada y favorecida tanto por procesos de control *top-down*, tales como las expectativas de ocurrencia de un estímulo determinado (Kastner *et al.*, 1999), como por procesos *bottom-up* (Kastner *et al.*, 1998).

A partir de este tipo de evidencia surge una teoría alternativa a los modelos selectivos de atención visual: el Modelo de Competición Sesgada (del

inglés *Biased Competition Model*; Desimone, 1996, 1999; Desimone y Duncan, 1995; Duncan, Humphreys y Ward, 1997). Según dicho modelo, la selección en el sistema visual tendría lugar por un proceso de competición entre los estímulos presentes en el campo visual por las respuestas de las neuronas del córtex visual, que estaría modulado por factores *top-down* y *bottom-up*. Así, cuando los estímulos presentados en una escena visual compiten por la atención, factores exógenos o *top-down* —determinados por la novedad del estímulo o por su contraste— sesgarían la competición hacia estímulos que difieren considerablemente de su contexto espacio-temporal, mientras que procesos endógenos o *top-down* controlados por circuitos frontoparietales (Corbetta y Shulman, 2002) —y que dependen de la relevancia relativa de unos estímulos frente a otros— podrían guiar la atención en función de los objetivos conductuales del sujeto. Evidencia reciente ha demostrado, además, que el contexto estimular puede modular el proceso de competición neural en el córtex visual humano, de forma que la interacción supresiva entre las representaciones de múltiples estímulos se eliminaría en el córtex extraestriado cuando se presenta en el contexto del *pop-out* o búsqueda de características simples, mientras que no ocurriría lo mismo en contextos heterogéneos (Beck y Kastner, 2005).

Diversos estudios han demostrado que la competición se produce a casi todos los niveles de la jerarquía del procesamiento visual, incluyendo el núcleo geniculado lateral y el núcleo pulvinar (O'Connor, Fukui, Pinsk y Kastner, 2002), el córtex estriado (Gandhi *et al.*, 1999) y el córtex extraestriado (Corbetta, Miezin, Dohmeyer, Shulman y Petersen, 1990; Kastner *et al.*, 1998).

Otra contribución fundamental al conocimiento de los mecanismos cerebrales que subyacen a la búsqueda visual proviene de estudios de TEP, en los que se demostró que la atención modula la actividad de las áreas corticales extraestriadas especializadas en el procesamiento de características visuales como

el color, la forma, o la velocidad del movimiento (Corbetta, Miezin, Dobmeyer, Shulman y Petersen, 1991), dependiendo dicha modulación de la característica que debe ser seleccionada en un momento determinado. Así, se comprobó que cuando la atención se enfocaba en la velocidad del movimiento de un objeto, se observaba un incremento del flujo sanguíneo cerebral en regiones especializadas en el procesamiento del movimiento (análogas a las áreas MT/MST en macacos) (ver también Corbetta *et al.*, 1991; O'Craven, Rosen, Kwong, Treisman y Savoy, 1997). Por otro lado, cuando la atención se dirigía al color del objeto, el incremento se observaba en el córtex occipital lateral y en una región del surco colateral, entre el giro fusiforme y el giro lingual. Finalmente, cuando la atención se dirigía a la forma del objeto se observaba un incremento de activación en el surco colateral izquierdo, giro fusiforme y giro parahipocámpico bilaterales, y surco temporal superior derecho. Dicha modulación atencional también se encontró ante estímulos más complejos como caras, ante los que se observó un incremento específico de activación en el giro fusiforme, que se consideró como un área especializada para el procesamiento de este tipo de estimulación (Kanwisher, McDermott y Chun, 1997; Wojciulik, Kanwisher y Driver, 1998).

Otros estudios de neuroimagen funcional mediante TEP han contribuido en gran medida a la comprensión de cómo se desplaza la atención hacia determinadas localizaciones espaciales durante la búsqueda (Corbetta, Miezin, Shulman y Petersen, 1993), demostrando la implicación del córtex parietal superior y del córtex frontal superior en tales procesos. Esto podría ser particularmente importante en tareas de búsqueda visual que impliquen un desplazamiento serial de la atención de una localización a otra. De forma consistente con esta hipótesis, en estudios posteriores se observó una activación significativa del córtex parietal superior (en la vía dorsal de procesamiento visual) ante tareas en la que los sujetos debían detectar un estímulo definido por una

conjunción de color y movimiento, mientras que se observó una activación de áreas occipitales y temporales cuando el sujeto debía detectar un estímulo definido por una característica simple (Corbetta *et al.*, 1995; Hunton, Corbetta, Shulman, Miezin y Petersen, 1995).

En estudios posteriores, Corbetta y Shulman (1998, 2002) propusieron que las áreas que forman la red neural frontoparietal ejercen un control atencional voluntario o *top-down* e interaccionan con las regiones occipitotemporales del sistema visual ventral para favorecer el procesamiento del estímulo relevante (ver también Shulman *et al.*, 2003).

En lo relativo a la diferenciación entre procesos de búsqueda de características simples *vs.* conjunciones de características, estudios mediante RMf encontraron activación en la unión parietoccipital y en otras áreas del córtex visual extraestriado durante una tarea de búsqueda de características simples, mientras que en una tarea de búsqueda de conjunciones se observó una activación adicional de áreas frontales (entre ellas los campos oculares frontales) (Leonards, Sunaert, Van Hecke y Orban, 2000; Miyauchi *et al.*, 1996; Nobre *et al.*, 2003). También en relación con la búsqueda de conjunciones, Madden y colaboradores (Madden *et al.*, 2002), utilizando TEP, observaron una mayor activación bilateral tanto de la vía dorsal de procesamiento visual (occipitoparietal) como de la vía ventral (occipitotemporal), así como una mayor activación del córtex prefrontal con respecto a la búsqueda de características visuales simples. Los autores sugirieron que el mayor grado de dificultad perceptiva que implica la búsqueda de conjunciones (en términos de un mayor nivel de similitud entre el objetivo y los distractores y un menor nivel de similitud de los distractores entre sí) podría incrementar el número de estímulos en la serie de búsqueda que necesitan ser inspeccionados antes de poder tomar una decisión acerca de la presencia o ausencia del objetivo. Así, estos autores sugirieron la posibilidad de que la mayor

activación de áreas cerebrales represente aspectos específicos de la búsqueda de conjunciones que incluiría el desplazamiento de la atención por la serie (córtex occipitoparietal), la identificación de estímulos individuales (córtex occipitotemporal), y el mantenimiento de las representaciones individuales de los estímulos en la memoria de trabajo para la toma de decisiones y preparación de las respuestas (córtex prefrontal lateral).

En definitiva, los estudios de neuroimagen funcional reconocen que el proceso de búsqueda visual requiere la selección de un estímulo objetivo y el rechazo o supresión de los estímulos distractores, y sugieren que tales procesos serían llevados a cabo por las neuronas de la vía visual que reciben información *top-down* procedente de la red frontoparietal e información *bottom-up* procedente de las áreas visuales.

2.1.3. Estudios mediante Potenciales Evocados

La técnica de registro de la actividad eléctrica cerebral mediante PE se ha mostrado útil como instrumento de evaluación de la función neurocognitiva, ya que permite acceder al estudio, en tiempo real, de los mecanismos cerebrales implicados en los procesos cognitivos de forma directa y no invasiva para los sujetos. Esta técnica, a diferencia de las neurometabólicas, permite estudiar la actividad neuronal intrínseca al procesamiento de la información en el mismo instante en que se produce, con una resolución temporal del orden del milisegundo (Coles y Rugg, 1995; Hillyard y Picton, 1987; Kutas y Federmeier, 1998). En este sentido, ofrece ventajas con respecto a las medidas conductuales, ya que proporciona una medida continua del procesamiento de la información, desde que se presenta la estimulación hasta que el sujeto ejecuta una respuesta (Mangun y Hillyard, 1995). No obstante, una desventaja de la técnica es su

limitada precisión anatómica (Luck y Girelli, 1998), que ha llevado a que en numerosos estudios se combinen las medidas de PE con técnicas de neuroimagen funcional con mayor resolución espacial (Heinze *et al.*, 1994).

Las ondas de PE consisten en una secuencia de picos de voltaje positivo y negativo denominados componentes. En la literatura psicofisiológica se ha considerado que la secuencia de componentes que ocurren tras la presentación de un estímulo determinado, refleja el curso temporal de los procesos neurales generados por la aparición de dicho estímulo. Cada componente puede caracterizarse mediante tres parámetros cuantitativos: amplitud, latencia y distribución sobre el cuero cabelludo, que aportan respectivamente información sobre la magnitud de la activación neural, el inicio y curso temporal de dicha activación y el gradiente de voltaje o patrón de activación cerebral en un momento temporal determinado. Este último parámetro suele utilizarse para caracterizar los patrones neurales de los procesos cognitivos y para inferir las estructuras anatómicas subyacentes a un componente concreto (Kutas y Dale, 1997). Es necesario tener en cuenta, sin embargo, que en muchos casos un componente específico puede resultar de la contribución de dos o más procesos electrofisiológicos.

La aplicación de la técnica de PE al estudio de la atención visual ha posibilitado la evaluación del procesamiento de los estímulos en ausencia de instrucciones de atención o de respuesta, con lo que ha permitido la evaluación del procesamiento de los estímulos en condiciones de atención y de no atención. A este respecto, se ha comprobado que en tareas de selección visual en las que los sujetos debían atender a una de dos localizaciones espaciales, los componentes visuales tempranos P1 y N1 mostraban mayor amplitud ante estímulos presentados en localizaciones atendidas que ante estímulos en localizaciones no atendidas (Mangun y Hillyard, 1995; Mangun, Hillyard y Luck, 1993),

proporcionando evidencia de una modulación atencional a etapas tempranas del procesamiento de la información visual.

A pesar de la cantidad de información proporcionada por la investigación conductual sobre búsqueda visual, todavía existe controversia acerca de cómo ocurre realmente la selección de un objetivo entre una serie de múltiples estímulos distractores. A este respecto, la aplicación de la técnica de PE ha contribuido en gran medida al conocimiento de la secuencia y curso temporal de los mecanismos cerebrales implicados en los procesos de atención selectiva durante la búsqueda.

Los estudios psicofisiológicos que han empleado el paradigma de búsqueda visual han centrado su atención en distintos componentes de los PE: P1-N1 (Luck, 1995; Luck, Fan y Hillyard, 1993), P2 (Heinze, Munte, Gobiet, Niemann y Ruff, 1992), N2 (Wijers *et al.*, 1987), o P3 (Hoffman, Simons y Houck, 1983; Luck y Hillyard, 1990; Wolber y Wascher, 2003).

Especialmente relevante fue el estudio de Luck y Hillyard (1990) en el que informaron de un aumento significativo de la amplitud del componente P3 a medida que se incrementaba el tamaño de la serie de búsqueda (ver, sin embargo, Wolber y Wascher, 2003). Dado que se ha comprobado que la amplitud de P3 aumenta a medida que la probabilidad del estímulo objetivo disminuye (Duncan-Johnson y Donchin, 1977), Luck y Hillyard interpretaron el efecto observado en la amplitud de P3 como un índice de procesamiento serial en la búsqueda de conjunciones (ver, sin embargo, Hoffman *et al.*, 1983). Así, interpretaron que los parámetros de P3 permitirían diferenciar ambos tipos de búsqueda lo que apoyaría la distinción paralelo/serial que defienden los modelos cognitivos clásicos de búsqueda visual.

Sin embargo, en los estudios más recientes, el interés se ha centrado en un componente específico de los PE, N2pc, al que se le ha otorgado un papel

fundamental en la búsqueda visual y en la atención visual selectiva (Eimer, 1996; Girelli y Luck, 1997; Luck y Ford, 1998; Luck, Girelli, McDermott y Ford, 1997; Luck y Hillyard, 1994a, 1994b, 1995; Luck, Woodman y Vogel, 2000; Woodman y Luck, 1999, 2003). Así, se ha considerado que este componente refleja la focalización de la atención en la localización ocupada por un estímulo visual cuando aparece rodeado de distractores presentados de forma simultánea en el campo visual (Luck y Hillyard, 1994a, 1994b).

Los estudios psicofisiológicos más influyentes a este respecto fueron los de Luck y Hillyard (1994a, 1994b), que diseñaron una serie de experimentos para investigar el patrón de búsqueda paralelo. Mediante estos estudios consiguieron caracterizar desde el punto de vista psicofisiológico los procesos que subyacen a la detección de un estímulo definido por una característica visual básica. Los resultados que obtuvieron fueron consistentes con los modelos de búsqueda guiada en los cuales la información preatencional del estímulo es usada para guiar la atención hacia el estímulo relevante.

Los modelos actuales que tratan de explicar los principios que rigen la búsqueda visual postulan, como ya se ha visto, que no existen diferencias cualitativas entre la búsqueda de características básicas y la búsqueda de conjunciones, por lo que se abandona la dicotomía estricta entre paralelo-preatencional y serial-atencional (Leonards, Palix, Michel e Ibanez, 2003). En este contexto, se considera que toda búsqueda puede situarse en un *continuum* de eficacia, rapidez y demanda de procesos de atención, dependiendo de las características y requerimientos específicos de cada tarea. Se defiende, además, desde la psicofisiología, que uno de los factores más determinantes de la eficacia de la búsqueda es el grado de similitud física existente entre los estímulos que componen la serie, tanto entre el estímulo objetivo y los estímulos distractores como entre los distractores entre sí (Wolber y Wascher, 2003).

Asimismo, se reconoce la implicación de procesos de atención en cualquier tipo de búsqueda independientemente de que el estímulo a buscar se defina por una única característica o por una conjunción (Luck y Hillyard, 1995). Así, el componente N2pc, índice de focalización atencional, se ha observado ante ambos tipos de búsqueda en diversos estudios (Girelli y Luck, 1997; Luck, 1994; Luck y Girelli, 1998), si bien su duración fue mayor y su distribución más amplia ante objetivos definidos por conjunciones de características (Luck, Girelli *et al.*, 1997; Luck y Hillyard, 1990).

Los resultados de diversos estudios psicofisiológicos han puesto de manifiesto que en situaciones en las que la localización de aparición del estímulo objetivo es desconocida de antemano, como ocurre en las tareas de búsqueda visual, los mecanismos atencionales basados en características son utilizados para guiar o desplazar la atención espacial hacia los estímulos que contienen las características relevantes.

En este contexto, se ha defendido que cuando el estímulo objetivo contiene una característica distintiva o saliente, dicha característica es detectada de forma rápida sobre los 150 ms tras la presentación del estímulo, siendo la atención espacial desplazada hacia su localización sobre los 200 ms. Este desplazamiento de la atención estaría reflejado por el componente N2pc, máximo sobre áreas occipitotemporales del córtex visual contralateral al hemisferio en el que aparece el estímulo relevante. Por otro lado, se ha defendido que cuando el estímulo objetivo no contiene una característica única y distintiva, la atención se desplazaría hacia uno o varios estímulos no objetivo antes de desplazarse hacia el estímulo objetivo. Bajo tales condiciones la atención operaría de forma serial, focalizándose en un estímulo aproximadamente durante 100 ms antes de desplazarse hacia el siguiente estímulo, y continuando de este modo hasta que el estímulo objetivo es detectado o hasta que el sujeto decide que dicho estímulo no

está presente. Se ha demostrado que el tiempo que tarda en desplazarse la atención de un estímulo al siguiente depende del grado de discriminabilidad entre los estímulos.

En las tareas de búsqueda visual los sujetos conocen de antemano qué característica o características definen al estímulo objetivo pero no en qué localización del campo visual aparecerá. En este sentido, la modulación atencional que ocurre en la latencia de N2 (N2pc) se ha considerado como el reflejo de un proceso que guía la atención espacial hacia la localización del estímulo objetivo. Este curso temporal de la atención observado en tareas de búsqueda visual difiere del observado en situaciones en las que la atención se desplaza hacia una localización espacial determinada antes del comienzo del estímulo mediante instrucciones verbales o señales simbólicas (paradigmas de señalización espacial o de costes-beneficios, Posner, 1980; Posner y Cohen, 1984). Bajo estas situaciones, se ha observado que la transmisión de información sensorial por parte del córtex extraestriado comienza más temprano, sobre los 70-100 ms tras el estímulo (mecanismo reflejado por los componentes P1 y N1).

En general, los estudios que han empleado la técnica de los PE han revelado que en los procesos de búsqueda se da el siguiente patrón, descrito por Luck y Hillyard (1994b): la información visual fluye en un primer momento a través de la corteza visual de forma paralela. La modulación del componente P1, generado en el córtex extraestriado, reflejaría una supresión general de la información irrelevante. Posteriormente, la información relevante pasa a través del lóbulo occipital a áreas temporales y parietales donde se lleva a cabo una decisión preliminar sobre la presencia y la localización del posible estímulo objetivo. El componente N1 se relacionaría con este proceso de discriminación de capacidad limitada aplicado a los estímulos relevantes. Por último, la información sobre la localización se emplearía para enviar una señal a la corteza occipital que

activaría un proceso de filtrado de los distractores y de selección del estímulo objetivo, reflejado por el componente N2pc.

3. ATENCIÓN VISUAL Y ENVEJECIMIENTO

En este apartado nos centraremos en el estado de conocimiento alcanzado hasta la actualidad en lo relativo a los patrones observados en tareas de búsqueda visual en muestras de sujetos de edad avanzada. Sin embargo, dado que la presente tesis se enmarca dentro del ámbito de la Neurociencia Cognitiva se hace necesario poner en relación los aspectos neurales y cognitivos, en lo que respecta a los procesos de atención visual selectiva, a fin de caracterizar los cambios neurocognitivos asociados al envejecimiento en los procesos de búsqueda visual. Para ello comenzaremos con una descripción somera de los cambios neurales y cognitivos más significativos asociados al avance de la edad, para pasar a continuación a centrarnos en los procesos de búsqueda visual en particular.

3.1. Cambios cerebrales en el envejecimiento

El proceso de envejecimiento lleva asociados cambios en la morfología y fisiología cerebrales que se han considerado tradicionalmente como responsables del consiguiente declive en el funcionamiento cognitivo (Junqué y Jurado, 1994; Román y Sánchez-Navarro, 1998).

Desde un punto de vista morfológico, un hallazgo clásico⁵ hace referencia a que un cerebro envejecido se caracteriza por una pérdida de peso y volumen, una pérdida de mielina y una disminución en el volumen de la sustancia blanca y

⁵ Derivado, fundamentalmente, de estudios post-mortem y de los primeros estudios que emplearon análisis volumétrico mediante RM.

de la sustancia gris que implica un ensanchamiento ventricular y de los surcos corticales (Junqué y Jurado, 1994). Sin embargo, estudios más recientes en los que se han empleado técnicas de análisis de las imágenes obtenidas en vivo mediante RM (i.e., imágenes de tensor de difusión, del inglés *diffusion tensor imaging, DTI*; ver apartado 3.3) han demostrado que los cambios morfológicos no son homogéneos y que siguen, en general, un gradiente anteroposterior. Así, el proceso atrófico no es uniforme a lo largo del córtex cerebral sino que afecta en mayor medida a los lóbulos frontales, temporales y parietales, y en menor medida a los lóbulos occipitales. De hecho, la mayor pérdida de volumen ocurre en áreas prefrontales, aunque la atrofia también es evidente en áreas del giro fusiforme, del córtex temporal inferior y del córtex parietal superior (Raz *et al.*, 1997; Raz *et al.*, 2004; para una revisión reciente ver Raz y Rodrigue, 2006). Además, las alteraciones en la sustancia blanca aparecen frecuentemente más marcadas que en la sustancia gris (Davatzikos y Resnick, 2002; Salat *et al.*, 2005).

Teniendo en cuenta estas modificaciones cerebrales, algunos autores han considerado que no es sorprendente que los sujetos de edad avanzada presenten peor ejecución que los jóvenes en una amplia variedad de tareas cognitivas, incluyendo aquellas que implican atención y memoria (Craik y Salthouse, 2000). Sin embargo, en ocasiones se ha observado que un cerebro envejecido desde el punto de vista histológico y funcional puede dar lugar a un funcionamiento cognitivo normal (La Rue, 1992; Raz y Rodrigue, 2006). Este hecho se ha atribuido a posibles factores, entre los que cabría destacar una facultad del sistema nervioso, la plasticidad neuronal, que permite a las neuronas generar nuevas conexiones, manteniendo así la eficiencia de los circuitos neurales degenerados. Por otra parte, es necesario hacer hincapié en un aspecto al que se hace referencia en la mayor parte de los estudios sobre cambios cerebrales asociados al envejecimiento: la marcada variabilidad individual observada en las muestras de

edad avanzada con ausencia de patología. En este sentido, el análisis más detallado de las posibles causas de dicha variabilidad está planteando la posibilidad de que existan tanto factores promotores como protectores de los efectos negativos del proceso de envejecimiento.

3.2. Cambios cognitivos en el envejecimiento

Con el objetivo de dar explicación al empeoramiento gradual en el funcionamiento cognitivo de las personas de edad avanzada han surgido diversas teorías, que se han utilizado para explicar el deterioro atencional observado con el envejecimiento. Así, desde la perspectiva del procesamiento de la información, surge la ‘teoría de la velocidad de procesamiento’ (Salthouse, 1985, 1991, 1996), que postula que el factor fundamental que subyace a los cambios conductuales y cognitivos observados en los ancianos, es un descenso generalizado y gradual en la velocidad de procesamiento mental, o lo que es lo mismo, un enlentecimiento cognitivo. En este sentido, Salthouse (1996, 2000) señala que la velocidad de procesamiento podría estar afectando de forma significativa a los restantes procesos cognitivos —entre ellos los de atención— como consecuencia de una codificación menos efectiva de los estímulos. Esto llevaría a que, durante el envejecimiento, la ejecución de las operaciones finales de una tarea se encuentre limitada como consecuencia de que gran parte del tiempo disponible se ha empleado para la ejecución de operaciones iniciales, quedando las últimas degradadas o empobrecidas (Salthouse, 1996). Se ha comprobado que este efecto no es constante en todas las tareas cognitivas, sino que se incrementa con la complejidad, lo que se ha denominado efecto de complejidad (Kok, 2000; Salthouse, 2000). El sustrato neural del enlentecimiento cognitivo se ha relacionado con cambios neurobiológicos que ocurren en el cerebro envejecido y

que implican una disminución de la cantidad de neuronas y una pérdida importante del revestimiento de las mismas por un proceso de desmielinización, o con una reducción de los receptores dopaminérgicos del cerebro (Kaasinen *et al.*, 2000). Asimismo, se ha considerado que cambios neurodegenerativos relacionados con la edad en la integridad de la sustancia blanca pueden reducir la velocidad de conducción y enlentecer las respuestas en la mayoría de las tareas cognitivas (para una revisión ver Junqué y Jurado, 1994; Raz, 2000). Por otro lado, en un estudio reciente de PE (Yordanova, Kolev, Hohnsbein y Falkenstein, 2004) se ha relacionado el enlentecimiento sensoriomotor asociado a la edad con una disfunción en los procesos motores —caracterizada por una demora en la activación del córtex motor— que subyacen a la generación de la respuesta por parte del sujeto.

Otro grupo de teorías ha atribuido el declive cognitivo observado en los ancianos a la existencia de déficits específicos en los mecanismos de control ejecutivo, como el control inhibitorio. Estas teorías sostienen que la mayoría de las tareas cognitivas requieren, para su adecuada ejecución, una inhibición eficiente de la información irrelevante y asocian el envejecimiento con una alteración progresiva de la capacidad para ignorar o inhibir de forma efectiva dicha información (Hasher y Zacks, 1988; Lustig, Hasher y Tonev, 2001). Así, desde estas teorías, se interpreta que la carencia de un control inhibitorio eficaz sería la responsable de la disminución de la capacidad para focalizar la atención selectiva sobre la estimulación relevante. Tales déficits inhibitorios se han relacionado comúnmente con una disfunción del córtex prefrontal asociada a la edad (Levine, Stuss y Millberg, 1997).

Por otra parte, algunos investigadores han interpretado la dificultad de los sujetos ancianos en las tareas de atención y búsqueda visual atendiendo a factores ópticos que afectan a la visión periférica. En este sentido, se ha observado

una restricción asociada a la edad en el tamaño del campo visual funcional, que se define como el área visual total en la cual la información puede ser procesada de forma eficiente sin movimientos de la cabeza y sin fijaciones oculares. Esto ocurre especialmente ante series de búsqueda densas o con grandes excentricidades (Scialfa, Kline y Lyman, 1987; Scialfa, Thomas y Joffe, 1994) y se ha comprobado que puede recuperarse parcialmente con el entrenamiento o la práctica (Ball, Beard, Roenker, Miller y Griggs, 1988).

En diversos estudios conductuales y de neuroimagen que han explorado los cambios cognitivos que se producen durante el envejecimiento se ha informado de un declive en la atención visual selectiva a medida que avanza la edad (Groth y Allen, 2000; Hartley, 1992; Kok, 2000; Madden, Whiting y Huettel, 2005; Raz, 2000), que se ha interpretado como una dificultad para seleccionar y enfocar la atención sobre los estímulos relevantes del entorno visual. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que los resultados sobre envejecimiento y atención selectiva dependen en gran medida del tipo de tarea que se utilice, de forma que las tareas que implican un mayor nivel de procesamiento y búsqueda en memoria son las que dan lugar a peores ejecuciones, como se verá en el siguiente apartado.

3.3. Búsqueda visual y envejecimiento

El interés por estudiar los efectos del envejecimiento sobre los procesos de atención selectiva surge de los trabajos pioneros de Rabbitt (1965). Este autor utilizó en sus investigaciones una tarea de clasificación de tarjetas y observó que, a medida que se incrementaba la dificultad, los sujetos de edad avanzada tardaban más tiempo en completar dicha tarea. Estos resultados fueron interpretados por el autor como evidencia de una dificultad relacionada con la edad para ignorar la

información irrelevante en contextos complejos. En este sentido, las teorías más antiguas sobre atención selectiva proponen que el envejecimiento no afecta directamente a la capacidad para seleccionar o procesar la información relevante sino que resulta de un deterioro en el filtrado de la información irrelevante, efecto que posteriormente se atribuiría a una alteración de los mecanismos de inhibición central (Dempster, 1992; Hasher y Zacks, 1988).

Sin embargo, años más tarde, Madden (1990a) argumentaría que la tarea de clasificación de tarjetas utilizada por Rabbitt (1965) no es la más adecuada para estudiar la atención selectiva puesto que no implica realmente una discriminación de estímulos relevantes e irrelevantes, por lo que propone la utilización de tareas de búsqueda visual para el estudio de la atención visual selectiva.

Existe considerable evidencia, obtenida mediante el paradigma de búsqueda visual, de que los sujetos de edad avanzada se muestran más lentos y menos eficaces que los sujetos jóvenes durante la realización de tareas que implican búsqueda y discriminación de estímulos visuales, especialmente en condiciones de búsqueda difíciles o complejas (Hommel, Li y Li, 2004; Madden y Whiting, 2004; McDowd y Shaw, 2000; Plude y Hoyer, 1986).

En este sentido, un gran número de estudios conductuales sobre búsqueda visual en poblaciones ancianas informaron de una alteración relacionada con la edad en la ejecución de tareas de búsqueda de conjunciones, que implican una gran demanda de atención, permaneciendo inalterada la ejecución en tareas de búsqueda de estímulos definidos por características visuales básicas (Greenwood, Parasuraman y Alexander, 1997; Plude y Doussard-Roosvelt, 1989; Scialfa y Joffe, 1997; Trick y Enns, 1998).

Es necesario tener en cuenta, sin embargo, que la mayoría de los estudios llegan a esta conclusión a partir de la observación de que el incremento en el tamaño de la serie afecta por igual a la ejecución de jóvenes y ancianos en tareas

de búsqueda de características simples, sin embargo, no explica el motivo por el que los sujetos de edad avanzada presentan un aumento significativo del TR con respecto a los jóvenes.

A este respecto, una revisión de la literatura sobre envejecimiento puso de manifiesto que la dicotomía en los efectos de la edad sobre la búsqueda de características y de conjunciones no es tan clara. Así, la búsqueda de características simples no siempre permanece inalterada con el avance de la edad, ni la búsqueda de conjunciones se encuentra siempre afectada. En este sentido, Scialfa y Joffe (1998) demostraron que los efectos de la edad varían en función de la similitud entre el estímulo objetivo y los distractores, más que del tipo de búsqueda. Estos autores observaron que las pendientes de búsqueda de jóvenes y ancianos se mostraban igualmente afectadas por las manipulaciones de la similitud entre el estímulo objetivo y los distractores. Por otro lado, Humphrey y Kramer (1997) observaron que sujetos jóvenes y ancianos eran capaces de buscar en paralelo bajo condiciones de búsqueda de conjunciones con características lo suficientemente diferenciables (ver también Scialfa, Jenkins, Hamaluk y Skaloud, 2000). Además, se ha observado que la ejecución de los sujetos de edad avanzada en tareas de búsqueda visual mejora con la experiencia, o mediante la presentación de claves o estímulos previos que informan de la potencial localización espacial del objetivo y que ayudan a guiar la atención (Greenwood *et al.*, 1993; Hartley *et al.*, 1990; Madden y Plude, 1993; Plude y Hoyer, 1986).

En diversos estudios se ha observado que con la edad aumenta el tiempo requerido para desplazar la atención entre diferentes localizaciones espaciales dentro de una serie de búsqueda (Madden, 1992; Madden, Conelly y Pierce, 1994). No obstante, se ha comprobado que si está disponible la información específica sobre la dimensión relevante del estímulo, los sujetos de edad avanzada se muestran tan eficientes como los jóvenes a la hora de dirigir la atención de

manera selectiva hacia tal dimensión (Humphrey y Kramer, 1997; Madden y Plude, 1993). Es decir, bajo estas condiciones, tanto los sujetos jóvenes como los de mayor edad son comparables en su capacidad de utilizar una determinada característica del estímulo para guiar la atención hacia el estímulo relevante (Madden, Whiting, Cabeza y Huettel, 2004). Estos últimos autores concluyeron que la guía *top-down* de la atención se encuentra inalterada en los sujetos de edad avanzada durante la búsqueda visual.

Por otra parte, en una tarea de búsqueda visual en la que manipularon la dificultad del desplazamiento atencional y la eficacia del procesamiento variando la saliencia del estímulo objetivo y la dificultad de la tarea, respectivamente, Tales y colaboradores (Tales, Muir, Jones, Bayer y Snowden, 2004) atribuyeron el deterioro observado con la edad en búsqueda visual a la combinación de dos factores; por un lado a una dificultad para desplazar la atención de un estímulo a otro dentro de la serie de búsqueda, y por otro, a un deterioro en el procesamiento de los estímulos en sí mismo.

Existen numerosos estudios en los que se ha informado de que los sujetos de edad avanzada se muestran más vulnerables que los sujetos jóvenes a la captura automática de la atención por parte de estímulos visuales simples presentados sin su conocimiento (Kramer, Hahn, Irwin y Theeuwes, 2000; Kramer, Scialfa, Peterson e Irwin, 2001; Plude y Hoyer, 1986; Pratt y Bellomo, 1999), y presentan una mayor predisposición a la distracción producida por estímulos irrelevantes (Juola, Koshino, McKickell, Kramer y Peterson, 2000; Lincourt *et al.*, 1997). Estos hallazgos han sido generalmente interpretados en términos de una alteración relacionada con la edad en la capacidad para mantener un estado inhibitorio óptimo. Sin embargo, otros estudios han mostrado que esta dificultad para ignorar información irrelevante no está siempre presente sino que depende del grado de discriminabilidad entre la información relevante e irrelevante

(Hoyer y Plude, 1982; Plude y Hoyer, 1986). Además, se ha demostrado que tras un período de entrenamiento adecuado, sujetos jóvenes y de edad avanzada se muestran igualmente eficaces a la hora de ignorar características irrelevantes (Hoyer y Scialfa, 2002; Scialfa *et al.*, 2000).

Un aspecto muy estudiado en búsqueda visual ha sido el efecto del incremento en el número de estímulos presentes en una serie en la ejecución de sujetos de diferentes edades. En general, se ha observado que a medida que se incrementa el número de distractores, las tareas de búsqueda visual resultan más difíciles a los sujetos de edad avanzada (Hommel *et al.*, 2004; Madden y Whiting, 2004), lo que se ha interpretado en términos de una alteración en la capacidad para ignorar o inhibir la información irrelevante o redundante del entorno a medida que avanza la edad. Sin embargo, se ha demostrado que esta dificultad se minimiza visiblemente cuando el estímulo que debe ser detectado difiere de los distractores en una característica simple (Plude y Doussard-Roosevelt, 1989; Scialfa *et al.*, 1987).

Otra cuestión que ha suscitado interés en el entorno de la búsqueda visual ha sido la de determinar si la excentricidad a la que se presentan los estímulos de la serie afecta por igual a sujetos de diferentes edades. A este respecto, los resultados no son concluyentes. Por un lado, algunos autores han informado que los déficits asociados a la edad aumentan ante estímulos presentados a mayor excentricidad sólo en búsquedas de características simples (Scialfa y Joffe, 1998; Scialfa *et al.*, 1994), mientras que otros autores han observado este patrón sólo en la búsqueda de conjunciones de características (Plude y Doussard-Roosevelt, 1989). Finalmente, en otros estudios no se ha encontrado evidencia de efectos diferenciales de la excentricidad asociados a la edad (Hommel *et al.*, 2004; Madden, Pierce y Allen, 1996; Scialfa y Joffe, 1997).

Se ha planteado la posibilidad de que las dificultades que experimentan los sujetos ancianos a la hora de desplazar su atención sean debidas en parte a un enlentecimiento generalizado del procesamiento de la información que se observa en otras funciones superiores (Salthouse, 1996, 2000). Sin embargo, la posibilidad de que se deban específicamente a un déficit atencional ha sido objeto de interés igualmente (Kok y Zeef, 1991; Madden, 2001; Zeef y Kok, 1993).

Recientemente, diversos estudios de neuroimagen funcional han comenzado a identificar cambios en el sistema nervioso central que podrían mediar en los cambios relacionados con la edad en tareas de atención visual selectiva (Anderson y Grady, 2001; Cabeza, 2001; Grady, 1996, 1998; Langley y Madden, 2000; Raz, 2000). A este respecto, Grady y colaboradores (Grady, 2000, 2002; Grady *et al.*, 1992; Grady *et al.*, 1994) observaron, mediante TEP, que la disociación funcional entre las vías visuales de procesamiento ventral y dorsal es menos pronunciada en los sujetos de edad avanzada. Concretamente, encontraron que la activación en el córtex visual sensorial extraestriado era relativamente mayor en sujetos jóvenes, mientras que los sujetos ancianos presentaban una mayor activación en el córtex prefrontal. Esto les llevó a concluir que el incremento de activación en áreas prefrontales podría representar un mecanismo de compensación funcional en respuesta al deterioro que se produce con la edad en la vía ventral de procesamiento visual (Grady *et al.*, 1992; Grady *et al.*, 1994).

En la misma línea, existe evidencia conductual que sugiere que el proceso de envejecimiento se asocia con una menor diferenciación en las habilidades visoespaciales, que se pone de manifiesto por una disminución en la extensión con que estas habilidades son mediadas por distintas vías neurales. A este respecto se ha comprobado que, en sujetos jóvenes, la ejecución de tareas que implican la identificación de las características visuales de los estímulos depende de un

conjunto de habilidades diferentes a las que implican las tareas que requieren el establecimiento de relaciones espaciales entre los estímulos (Chen, Myerson, Hale y Simon, 2000), lo que se corresponde con la distinción entre dos vías visuales especializadas —ventral y dorsal— en la corteza visual. Chen y colaboradores (Chen, Myerson y Hale, 2002) observaron, además, que en ancianos la distinción entre las dos vías es menos evidente, de forma consistente con los resultados de neuroimagen funcional obtenidos por Grady y colaboradores (Grady *et al.*, 1992; Grady *et al.*, 1994).

En un estudio más reciente, Grady y colaboradores (Grady, Springer, Hongwanishkul, McIntosh y Winocur, 2006) llegaron a la conclusión de que con el avance de la edad se reduce la capacidad para desactivar áreas cerebrales innecesarias para la tarea y para activar en el grado suficiente las áreas realmente relevantes para la ejecución de la tarea. Los autores sugirieron que estos factores podrían explicar la mayor vulnerabilidad a la distracción por parte de los estímulos irrelevantes, y podría afectar a diversos dominios cognitivos en general, y a los procesos de atención en particular.

Madden y colaboradores (Madden *et al.*, 2002), empleando TEP durante una tarea de búsqueda visual de conjunciones, observaron una reducción relacionada con la edad en la activación de áreas visuales, tanto en el córtex estriado derecho (AB 17) como a nivel ventral en el giro fusiforme bilateral (AB 19). Sin embargo, encontraron una activación comparable entre sujetos jóvenes y ancianos en áreas prefrontales y parietales superiores. Los autores interpretaron estos hallazgos en términos de un deterioro en los procesos de identificación perceptiva mediados por la vía de procesamiento ventral, sin evidencia de una activación compensatoria de regiones neurales fuera de las vías de procesamiento visual. En este sentido Madden y colaboradores sugieren —en contra de resultados previos de Grady y colaboradores (Grady *et al.*, 1992; Grady *et al.*,

1994)— que el mecanismo compensatorio puede evidenciarse como un patrón diferencial de activación en las áreas relevantes para la tarea, más que por la activación de áreas prefrontales. De todas formas, es necesario tener en cuenta las diferencias en las tareas experimentales utilizadas por estos dos grupos, ya que mientras que Grady y colaboradores (Grady, 2000; Grady *et al.*, 1992; Grady *et al.*, 1994) emplearon tareas de agrupación y discriminación de caras, Madden y colaboradores (Madden *et al.*, 2002) emplearon una tarea de búsqueda visual de letras. Estas diferencias pueden haber dado lugar a la puesta en funcionamiento de diferentes estrategias por parte de los sujetos y posiblemente a diferencias en los patrones de activación.

En un estudio reciente, Cabeza y colaboradores (Cabeza *et al.*, 2004) utilizaron RMf para determinar si los efectos del envejecimiento sobre las funciones cognitivas tienen una causa común o parten de diversas causas. Para ello registraron RMf durante la realización de tres tareas diferentes en sujetos jóvenes y ancianos: memoria de trabajo, atención visual y recuerdo episódico. En las tres tareas los ancianos mostraron una hipoactivación occipital acompañada por una mayor activación prefrontal y parietal que los sujetos jóvenes. La reducción occipital es consistente con la idea de que el deterioro en el procesamiento sensorial es una causa común del envejecimiento cognitivo. El incremento de activación prefrontal se interpretó en términos de una compensación funcional.

La reducción en el nivel de activación occipital con la edad se ha considerado en la literatura como un efecto de la edad independiente de la tarea, ya que se ha observado en numerosos estudios de neuroimagen funcional con diversos paradigmas experimentales, incluyendo el emparejamiento de caras (Grady *et al.*, 1994), la decisión léxica (Madden, Turkington *et al.*, 1996), y la codificación y recuperación de pares de palabras (Cabeza *et al.*, 1997), y se ha atribuido a un procesamiento sensorial ineficiente en la vía ventral

(occipitotemporal). El incremento de activación prefrontal también se observó en diferentes tareas en la mayoría de los estudios y se ha atribuido principalmente a una compensación funcional (Grady *et al.*, 1994; Madden, Turkington *et al.*, 1996). Con respecto al incremento de la actividad parietal en sujetos ancianos, se ha propuesto también una función compensatoria, aunque se reconoce la posibilidad alternativa de que refleje un cambio de la vía ventral (occipitotemporal) a la vía dorsal (occipitoparietal). Esto apoyaría la idea de que la diferenciación ventral-dorsal es menos pronunciada en ancianos, en línea con la evidencia conductual (Chen *et al.*, 2002) y de neuroimagen (Grady *et al.*, 1994) previa.

Tomados en su conjunto, los estudios de neuroimagen funcional han puesto de manifiesto la existencia de un patrón extenso y complejo de cambios cerebrales asociados a la edad en los procesos de atención visual (para una revisión ver Cabeza *et al.*, 2005; Raz, 2000). Por un lado, se ha observado un deterioro —caracterizado por una disminución en la eficacia y una menor diferenciación— en la activación de áreas del córtex visual sensorial relacionadas con la tarea que se ha interpretado como un déficit en el procesamiento *bottom-up* de la información (Madden *et al.*, 2005; Raz, 2000). Por otro lado, en algunos estudios este deterioro ocurre de forma paralela con un incremento de la activación de áreas de la red atencional frontoparietal, que se ha interpretado en términos compensatorios (Cabeza *et al.*, 2004; Grady, 2000).

Como hemos visto, los estudios de neuroimagen funcional sobre envejecimiento cognitivo se han ocupado principalmente de la caracterización y localización de los cambios asociados a la edad en la función cortical a partir de medidas de metabolismo cerebral y flujo sanguíneo obtenidas mediante TEP y RMf. Sin embargo, recientemente, como se ha adelantado en el apartado 3.1, se ha empezado a utilizar DTI para el estudio de diversas patologías

neurodegenerativas, así como para el estudio de los cambios asociados con el envejecimiento normal. El interés por aplicar esta técnica al campo del envejecimiento surge del hecho de que permite el estudio en vivo de los cambios en la integridad de la materia blanca cerebral. En este sentido, dado que las redes corticales que median en la función cognitiva establecen interconexiones a través de vías de materia blanca, se propone la posibilidad de que un cambio en la integridad de dicha materia podría estar en el origen de cambios localizados en la activación cortical (Raz y Rodrigue, 2006).

Una medida de la integridad de la materia blanca que proporciona el tensor de difusión es la *anisotropía fraccional* (AF), que informa de la tasa de difusión de las moléculas de agua a través de los tejidos. La AF tiende a reducirse con el avance de la edad, aún en ausencia de enfermedad neurodegenerativa, sugiriendo un deterioro en la integridad estructural de la materia blanca que podría dificultar la conducción axonal y la transferencia de la información entre redes corticales distribuidas (Moseley, Bammer e Illes, 2002). En este sentido, se ha planteado la posibilidad de que la desconexión entre circuitos corticales relevantes para la realización de una tarea —debida a la reducida integridad de la materia blanca— constituya un factor determinante en el deterioro cognitivo que acompaña al envejecimiento (Greenwood, 2000).

En un estudio reciente, Madden y colaboradores (Madden *et al.*, 2007) combinaron por primera vez la técnica del tensor de difusión (DTI) con RMf para evaluar los cambios en la función cognitiva asociados a la edad durante una tarea de búsqueda visual. Estos autores partieron de la hipótesis de que las diferencias entre jóvenes y ancianos en los procesos de atención *top-down* podrían relacionarse con la activación cortical, y que la integridad de la materia blanca podría ser un factor mediador de la relación entre la activación cortical y la ejecución conductual en la tarea de búsqueda. De acuerdo con sus hipótesis, los

resultados mostraron la activación de áreas frontoparietales en ancianos frente a la activación de áreas occipitotemporales (giro fusiforme) en jóvenes. Además, observaron una reducción significativa asociada a la edad de la AF que afectó principalmente a regiones cerebrales anteriores (ver también Salat *et al.*, 2005) y que puso de manifiesto una reducción de la integridad de la materia blanca en los ancianos. Sin embargo, comprobaron —en contra de sus hipótesis iniciales— que esta reducción de la integridad de la materia blanca no mediaba de manera específica el incremento de activación en zonas frontoparietales.

La técnica de PE ha sido escasamente utilizada para estudiar los efectos del avance de la edad sobre los procesos de atención visual selectiva (Kok, 2000), existiendo una ausencia de estudios que hayan empleado paradigmas de búsqueda visual. Dada la escasez de estudios y la inconsistencia en las configuraciones estímulares utilizadas, se justifica la necesidad de explorar los efectos de la edad sobre los procesos subyacentes a la búsqueda visual mediante tareas cuyos componentes hayan sido adecuadamente caracterizados desde el punto de vista psicofisiológico en poblaciones de sujetos jóvenes. Es importante tener en cuenta, además, que la atención selectiva implica el funcionamiento de un componente inhibitor o supresor de la información irrelevante, pero también requiere el funcionamiento de un componente excitatorio que facilita la selección de la información relevante. Como hemos visto, la dificultad asociada a la edad en las tareas de atención visual se ha atribuido principalmente a alteraciones en el componente inhibitor (Hasher y Zacks, 1988). Sin embargo, no se ha descartado que el declive se deba a un deterioro en la eficacia o velocidad con la que la atención puede ser desplazada hacia determinadas localizaciones espaciales en la serie de búsqueda. En este sentido, la utilización de la técnica de los PE, y en concreto el análisis de un componente específico, N2pc, podrían aportar información relevante a este respecto. Dado que no existe ningún estudio publicado hasta la fecha en el que se hayan explorado las modulaciones de dicho

componente en sujetos ancianos, se justifica la necesidad de explorar en profundidad estas cuestiones.

III. PLANTEAMIENTO DEL ESTUDIO

En la investigación sobre envejecimiento, el estudio de los procesos de atención tiene un especial interés por su común presencia en los cambios observados en los sujetos ancianos. Además, teniendo en cuenta que la atención es un factor mediador en la mayoría de los procesos sensoriales, perceptivos y cognitivos, una alteración en la capacidad para desplazar el foco de atención, bien automáticamente o de forma voluntaria, podría dar lugar a que la información potencialmente importante del entorno no acceda al nivel de procesamiento necesario para influir de modo adecuado en la conducta, o que tarde más tiempo en hacerlo. Esto podría derivar en una inadecuada interpretación del entorno e interacción con el mismo.

Como hemos visto, existe amplia evidencia en la literatura sobre envejecimiento de un deterioro relacionado con la edad en la ejecución conductual de tareas que implican la búsqueda de objetos (Madden y Whiting, 2004; McDowd y Shaw, 2000), que se caracteriza principalmente por un enlentecimiento en los TR y por una disminución en el nivel de ejecución. Sin embargo, la cuestión acerca de si estas diferencias en la eficacia de la búsqueda representan un enlentecimiento específico en el desplazamiento de la atención en sí mismo, o si representan en realidad un deterioro en el procesamiento sensorial o un enlentecimiento generalizado del procesamiento de la información, sigue siendo tema de debate (Salthouse, 1996, 2000). En este sentido, las medidas electrofisiológicas pueden proporcionar información fundamental para determinar con precisión las etapas de procesamiento en las cuales ocurre el enlentecimiento relacionado con la edad.

Las medidas de TR implican procesos que van desde la percepción del estímulo hasta la selección y ejecución de la respuesta apropiada. Dado que un

incremento en los TR de los sujetos de edad avanzada puede deberse a un enlentecimiento específico de cualquiera de las etapas intermedias de dicho proceso, se justifica el empleo de la técnica de PE, y en concreto el análisis de componentes específicos relacionados con diferentes aspectos del procesamiento, para determinar con precisión qué etapas están afectadas por la edad.

Para caracterizar los cambios asociados a la edad en los procesos de atención selectiva en la modalidad visual, analizaremos las características de las respuestas eléctricas registradas desde el cuero cabelludo durante la ejecución de una tarea de búsqueda visual de características básicas simples. Los correlatos psicofisiológicos del procesamiento de tales características durante tareas de búsqueda visual han sido previamente descritos y caracterizados por Luck y Hillyard (1994a) en sujetos jóvenes. Sin embargo, no existen estudios publicados sobre los cambios que se producen en tales correlatos con el avance de la edad.

Concretamente, centraremos nuestros análisis en dos componentes de los PE relacionados con los procesos de atención selectiva, N2pc y P3 (para una caracterización reciente de ambos componentes, ver Patel y Azzam, 2005).

Para explorar los efectos del envejecimiento sobre el desplazamiento de la atención visoespacial nos centraremos en el análisis del componente N2pc, que ha sido ampliamente validado como un índice electrofisiológico del mecanismo de desplazamiento de la atención visoespacial hacia localizaciones lateralizadas en una serie de búsqueda. El registro de este componente ante diferentes tipos de ensayo de búsqueda nos permitirá profundizar en el estudio de los factores *top-down* y *bottom-up* de la selección atencional y su vulnerabilidad al avance de la edad.

Por otro lado, para explorar con detenimiento los efectos de la edad sobre etapas más tardías del procesamiento visual nos centraremos en el análisis del componente P3, relacionado con el tiempo de evaluación del estímulo, con

mecanismos postperceptivos de selección de estímulos relevantes para la tarea y con procesos postdecisionales.

Otro de los propósitos del presente estudio será el de comparar la activación cerebral asociada con la realización de una tarea de búsqueda visual en sujetos jóvenes y de edad avanzada, mediante el uso de tomografía eléctrica estandarizada de baja resolución sLORETA (*standardized Low-Resolution Electromagnetic Tomography*; Pascual-Marqui, 2002). Este procedimiento nos permitirá comparar la activación cerebral intergrupo ante diferentes tipos de ensayos de búsqueda.

En el plano teórico, el conocimiento preciso de los cambios que se producen durante el envejecimiento en los procesos implicados en las tareas de búsqueda visual resulta indispensable para contribuir, a nivel práctico, a la mejora y optimización de la conducta perceptiva y la capacidad atencional de los sujetos de edad avanzada durante los procesos de detección de estímulos en entornos visuales complejos.

IV. OBJETIVOS GENERALES

Teniendo en cuenta el planteamiento anterior, nos proponemos los siguientes objetivos generales:

1) Explorar los efectos del envejecimiento sobre el curso temporal y la amplitud del componente N2pc durante la realización de una tarea de búsqueda visual de características simples.

2) Comprobar si estímulos irrelevantes para la tarea de búsqueda, definidos por una característica saliente como es el color, pueden capturar de manera automática la atención cuando se presentan sin conocimiento previo de los sujetos.

3) Comprobar la posibilidad de que el estímulo irrelevante de color vea mermada su capacidad para atraer la atención a medida que aumenta la práctica.

4) Determinar si los sujetos sanos de edad avanzada presentan mayor predisposición que los sujetos jóvenes a la posible captura de la atención por parte de estos estímulos irrelevantes, en el entorno de la búsqueda.

5) Explorar los efectos del envejecimiento sobre los parámetros de latencia, amplitud y distribución topográfica del componente P3 en el entorno de búsqueda visual.

6) Identificar las regiones cerebrales de máxima activación en la latencia de P3 mediante el uso de sLORETA en sujetos jóvenes y de edad avanzada.

7) Comparar, mediante análisis estadísticos no paramétricos sLORETA, la activación cerebral de los sujetos jóvenes con la activación de los sujetos de edad avanzada ante los diferentes tipos de ensayos de búsqueda en la latencia del componente P3.

V. EFECTOS DE LA EDAD SOBRE EL DEPLAZAMIENTO DE LA ATENCIÓN SELECTIVA REFLEJADO POR EL COMPONENTE N2PC

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Descripción del componente N2pc

Diversos estudios han puesto de manifiesto que la búsqueda de un estímulo objetivo entre una serie de estímulos distractores modula la actividad neural en el córtex visual. Concretamente, en los estudios psicofisiológicos que han empleado el paradigma de búsqueda visual, la focalización de la atención en un estímulo objetivo presentado entre distractores se ha relacionado con un componente negativo de los PE, máximo en electrodos situados sobre áreas corticales visuales, con una fuerte predominancia contralateral (Eimer, 1996; Heinze, Luck, Mangun y Hillyard, 1990; Luck y Hillyard, 1990, 1994a, 1994b; Woodman y Luck, 1999).

Como ya hemos mencionado, Luck y Hillyard (1994a) denominaron a este componente N2pc para denotar su polaridad (negativa), su latencia de aparición en el rango de la familia de N2 (200-300 ms tras el comienzo de un ensayo de búsqueda⁶), y su distribución pericraneal característica (posterior y contralateral al hemisferio de presentación del estímulo que está siendo identificado). Se ha reconocido el papel fundamental de este componente en la búsqueda de estímulos visuales y por tanto en la atención selectiva.

⁶ Se ha comprobado que la latencia de aparición del componente N2pc varía en función de la dificultad que implique la localización del estímulo objetivo (Wascher, 2005; Woodman y Luck, 2003).

El paradigma típico utilizado para obtener el componente N2pc implica la presentación de un estímulo objetivo (entre un número variable de estímulos distractores) en uno u otro hemisfuerzo visual de forma equiprobable, lo que posibilita examinar los PE obtenidos ante el mismo estímulo con diferentes direcciones de la atención. Bajo estas condiciones experimentales, cuando se examinan los PE registrados desde electrodos posteriores del hemisferio izquierdo, se observa una mayor amplitud en la latencia de N2 ante estímulos objetivo presentados en el hemisfuerzo visual derecho (contralateral) que ante estímulos objetivo presentados en el hemisfuerzo visual izquierdo (ipsilateral). Del mismo modo, cuando se examinan los PE registrados desde electrodos posteriores del hemisferio derecho, se observa una mayor amplitud ante estímulos objetivo presentados en el hemisfuerzo visual izquierdo que ante estímulos en el hemisfuerzo derecho. Es la diferencia de voltaje entre los trazados ipsilateral y contralateral la que define al componente N2pc (ver Figura 3).

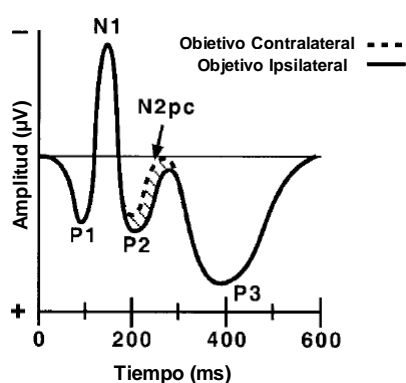


FIGURA 3. Trazado de PE obtenido en un experimento típico de búsqueda visual (Adaptado de Woodman y Luck, 2003). El componente N2pc se define por la diferencia de voltaje entre el trazado ipsilateral y el contralateral. Nótese que los valores negativos están representados hacia arriba.

La cuestión acerca de qué proceso atencional específico refleja el componente N2pc ha sido muy debatida en la literatura. Por un lado, existe evidencia que lo relaciona con un proceso atencional específico de filtrado o supresión de la información distractora, de forma que no interfiera con la identificación del estímulo objetivo (Heinze *et al.*, 1990; Luck *et al.*, 1993; Luck y Hillyard, 1990, 1994a, 1994b). A este respecto, se ha comprobado que N2pc está ausente cuando el estímulo objetivo se presenta aislado, sin distractores (Luck y Hillyard, 1994b), y cuando los distractores no constituyen una fuente real de interferencia⁷ (Luck y Hillyard, 1994b, experimento 4). Además, se ha observado que la amplitud de N2pc es mayor cuando los distractores se presentan en localizaciones próximas al estímulo objetivo que cuando se presentan distantes (Luck, Girelli *et al.*, 1997). Por otro lado, Luck y Hillyard (1994a, 1994b) demostraron que el componente N2pc no se obtiene únicamente ante estímulos objetivo, sino que puede observarse también en respuesta a estímulos distractores irrelevantes, siempre que éstos sean tan parecidos al estímulo objetivo que sea necesario un proceso atencional para distinguirlos entre sí. Por el contrario, demostraron que no se observa N2pc, o se reduce significativamente su amplitud, ante estímulos irrelevantes fáciles de diferenciar del estímulo objetivo, por lo que los autores sugieren la posibilidad de que estos estímulos sean descartados o rechazados basándose en información preatencional.

No obstante, no toda la evidencia psicofisiológica apoya la hipótesis de filtrado. Alternativamente, N2pc se ha considerado como un índice psicofisiológico específico de la detección o del procesamiento preferencial selectivo del estímulo relevante para la tarea, que probablemente ocurre en función de la atención visoespacial (Eimer, 1996; Van Velzen y Eimer, 2003;

⁷ En estos casos se registraba un componente N2 posterior bilateral (N2pb), relacionado con el análisis estimular, más tardío que N2pc y con una distribución occipitotemporal.

Verleger y Jaskowski, 2007). Por ejemplo, Eimer (1996) registró un componente N2pc robusto cuando se presentaban sólo tres distractores ampliamente distantes del estímulo objetivo, y también ante estímulos objetivo que competían con un único distractor en el campo visual opuesto (ver también, Shedden y Nordgaard, 2001; Wascher y Wauschkuhn, 1996). Estos resultados contradicen los supuestos de la hipótesis de supresión o filtrado, según la cual una reducción en el número de distractores en general (Luck y Hillyard, 1994b) o una reducción en el número de distractores cercanos al objetivo (Luck, Girelli *et al.*, 1997) deberían llevar a una disminución significativa de la amplitud de N2pc debido a la escasa competencia que se produciría en tales situaciones.

Además de estas interpretaciones de N2pc como el reflejo de la supresión de los estímulos distractores o de la selección atencional del estímulo objetivo, recientemente se ha interpretado como un correlato psicofisiológico directo de la detección explícita o consciente de cambios en la modalidad visual (Eimer y Mazza, 2005), puesto que se observó ante cambios correctamente detectados por los sujetos, mientras que estuvo ausente ante cambios no detectados existiendo, además, una relación entre la latencia de N2pc y la velocidad de detección del cambio. Sin embargo, en estudios recientes se ha defendido que el proceso de selección indicado por N2pc es un prerequisite necesario, pero insuficiente, de la detección visual consciente (Jaskowski, Skalska y Verleger, 2003; Verleger y Jaskowski, 2007).

A pesar del debate, actualmente se considera al componente N2pc como el reflejo de la focalización de la atención visual sobre el estímulo objetivo. A partir de los resultados obtenidos en diversos estudios, se considera que N2pc refleja el incremento de la actividad de las neuronas de la vía visual extraestriada en respuesta al estímulo relevante a partir de la retroalimentación *top-down* enviada desde áreas corticales superiores implicadas en procesos de control

atencional como el córtex parietal posterior (Jaskowski, Van der Lubbe, Schlotterbeck y Verleger, 2002; Schübo, Schröger y Meineke, 2004; Woldorff *et al.*, 2002; Woodman y Luck, 1999).

Este componente se ha observado ante estímulos objetivo definidos por diferentes características visuales como el color, la orientación, el tamaño, o el movimiento (Girelli y Luck, 1997; Hirai e Hiraki, 2006; Luck y Hillyard, 1990, 1994a, 1994b), mostrando una polaridad y un curso temporal muy similares⁸ independientemente del tipo de estimulación empleada (Girelli y Luck, 1997). Este hallazgo se ha interpretado como evidencia de que la selección de un estímulo objetivo entre una serie de distractores activa el mismo subsistema atencional independientemente de la característica que defina al estímulo que debe ser detectado. Además, se ha observado también ante estímulos definidos por características más abstractas como las palabras. A este respecto, Eimer (1996, experimento 3) empleó una tarea en la que los estímulos visuales eran palabras y en la que se requería un análisis semántico de las mismas para diferenciar el estímulo objetivo del distractor. La obtención del componente N2pc bajo estas condiciones llevó al autor a sugerir que incluso las características semánticas de un estímulo pueden guiar la atención hacia los estímulos relevantes.

Por otra parte, este componente se ha observado tanto ante estímulos objetivo definidos por características visuales simples (Girelli y Luck, 1997; Luck y Hillyard, 1995) como ante estímulos objetivo definidos por conjunciones de características (Luck *et al.*, 1993; Luck, Girelli *et al.*, 1997; Luck y Hillyard, 1995), poniendo de manifiesto que en ambos tipos de búsqueda son necesarios los procesos atencionales para la detección del estímulo relevante. Además, se ha

⁸ Si bien la amplitud de N2pc fue similar independientemente de la característica que definía al objetivo, se observó un pequeño retraso en la latencia de N2pc (≈ 30 ms) ante los objetivos definidos por un cambio de movimiento, con respecto a los objetivos definidos por el color o la orientación, posiblemente debido a que el color y la orientación estarían presentes desde un principio en los estímulos, mientras que el movimiento precisa un tiempo (y un espacio) para producirse (Girelli y Luck, 1997).

comprobado que la amplitud de N2pc se encuentra modulada por el grado de recursos atencionales asignados a la búsqueda (Luck y Ford, 1998; Luck, Girelli *et al.*, 1997; Luck y Hillyard 1995; Woodman y Luck, 2003), de forma que su amplitud es mayor ante tareas en las que el sujeto debe determinar la presencia o ausencia de un estímulo objetivo definido por una conjunción de múltiples características, que ante tareas de búsqueda de características simples (Luck y Ford, 1998; Luck, Girelli *et al.*, 1997; Luck y Hillyard, 1995; ver sin embargo Wolber y Wascher, 2003). Este hallazgo sugiere que la búsqueda de conjunciones requiere una mayor movilización de recursos atencionales que la búsqueda de características simples.

Luck y colaboradores (Luck, Girelli *et al.*, 1997) observaron, además, diferencias en la amplitud de N2pc en función del campo visual de presentación de los estímulos (inferior/superior), de forma que ante estímulos presentados en el campo visual inferior registraron un componente N2pc de mayor magnitud que ante estímulos en el campo visual superior. Basándose en evidencias que sugieren que el componente N2pc registrado en humanos refleja el mismo tipo de modulación atencional observada en registros unicelulares del área V4 en monos (Chelazzi *et al.*, 1993), Luck y colaboradores explicaron las diferencias de amplitud de N2pc entre el campo visual inferior y superior atendiendo a la analogía en la geometría y organización topografía del área V4 de humanos y monos. Los autores argumentaron que si dicha analogía es válida, la representación del campo visual inferior debería estar localizada en el córtex visual occipital dorsolateral, directamente bajo los electrodos occipitotemporales, por lo que la activación del campo visual inferior debería dar lugar a una respuesta eléctrica de gran amplitud en dichos electrodos. Por el contrario, la representación del campo visual superior en V4 debería estar localizada en la superficie ventral del lóbulo occipital, que está mucho más distante del cuero

cabelludo, por lo que daría lugar a una respuesta eléctrica de menor amplitud. Además, señalan que las localizaciones de los hemisferios derecho e izquierdo en la porción ventral del área V4 están relativamente cercanas y orientadas de tal modo que los dipolos eléctricos en estas áreas serían casi paralelos entre sí, factores que contribuyen a que disminuya la diferencia de amplitud entre los trazados contralateral e ipsilateral (que define al componente N2pc) obtenidos desde el cuero cabelludo. Sin embargo, los autores no descartan la posibilidad de que las diferencias de amplitud de N2pc reflejen una asimetría funcional en el desplazamiento de la atención hacia el campo visual inferior y superior, señalada en otros estudios (He, Cavanagh e Intriligator, 1996).

Teniendo en cuenta que la amplitud y la latencia del componente N2pc varía independientemente del componente N2 bilateral (Shedden y Nordgaard, 2001), algunos autores han considerado inadecuada la denominación de N2pc y adoptan el término negatividad posterior contralateral (NPC), que no supone una relación con N2, para referirse al mismo componente (Jaskowski *et al.*, 2002; Van der Lubbe y Verleger, 2002). Al igual que N2pc, la NPC se ha considerado un reflejo específico de la discriminación o procesamiento selectivo de la estimulación relevante, siendo su amplitud un índice de la extensión con que tiene lugar esta discriminación y proporcionando su latencia información temporal sobre dicho proceso.

A pesar de que los parámetros del componente N2pc varían en cierta medida con las características de los estímulos que lo generan o con la dificultad de la tarea (Eimer, 1996; Girelli y Luck, 1997; Luck, Girelli *et al.*, 1997), son escasos los estudios que han investigado el efecto del tamaño de la serie de búsqueda sobre el componente N2pc (Schubö *et al.*, 2004; Wolber y Wascher, 2003).

Específicamente, Schubö y colaboradores (Schubö *et al.*, 2004), en una tarea de segmentación de texturas, observaron que el componente N2pc estaba presente cuando la serie de búsqueda estaba compuesta por un número intermedio de estímulos (entre 25 y 49), mientras que estaba ausente cuando el tamaño de la serie era pequeño (entre 2 y 10 estímulos) o muy amplio (121 estímulos). A partir de estos resultados, los autores sugirieron que el componente N2pc podría reflejar un mecanismo de procesamiento local —frente al mecanismo de procesamiento global reflejado por N2pb— según el cual los estímulos serían procesados individualmente más que de forma global. Además, dado que N2pc se ha considerado como un correlato psicofisiológico del desplazamiento atencional, los autores concluyeron que su ausencia ante series de búsqueda muy pequeñas o muy grandes indica que el estímulo se detecta de forma preatencional debido, posiblemente, a un proceso de integración espacial y de agrupamiento entre los distractores.

Por otra parte, Wolber y Wascher (2003) observaron que durante la búsqueda de un estímulo definido por una conjunción de color y forma el incremento en el tamaño de la serie daba lugar a un aumento significativo de la latencia del componente N2pc, que atribuyeron al incremento en las demandas de procesamiento.

1.1.1. N2pc como índice psicofisiológico de desplazamiento atencional

Dado el marcado carácter contralateral del componente N2pc, se ha considerado que puede proporcionar una medida precisa del curso temporal del desplazamiento de la atención a través de una serie de búsqueda. En este sentido, N2pc se ha utilizado como un marcador psicofisiológico que permite conocer qué hemisferio visual está siendo atendido, milisegundo a milisegundo, y cómo se

desplaza la atención a través del espacio durante la búsqueda visual (en ausencia de movimientos oculares). Especialmente relevantes a este respecto fueron los estudios de Woodman y Luck (1999, 2003), quienes proporcionaron la primera evidencia psicofisiológica de que en situaciones de búsqueda que requieren la discriminación de estímulos definidos por una conjunción, el cerebro humano procesa los objetos visuales de manera serial, prestando atención a cada objeto por separado y desplazando la atención de un objeto a otro rápidamente hasta que el estímulo objetivo es detectado.

Debido a que en una tarea de búsqueda visual estándar no es posible determinar el orden en que son atendidos los estímulos, Woodman y Luck (1999) utilizaron un paradigma modificado en el que predisponían a los sujetos a realizar la búsqueda en un orden determinado mediante instrucciones específicas. Concretamente, indicaban a los sujetos que el objetivo estaría definido por un color determinado en el 75% de los ensayos en los que apareciese (C_{75}) y por otro color en el 25% restante (C_{25}) (p.e., para predisponer a un sujeto a atender primero a un estímulo rojo y después a un estímulo verde, el objetivo sería de color rojo en el 75% de los ensayos y verde en el 25% restante). Cuando los estímulos C_{75} y C_{25} aparecían en hemicampos opuestos, los autores observaron que inicialmente N2pc aparecía sobre el hemisferio contralateral a C_{75} entre 200-300 ms y posteriormente se desplazaba al hemisferio contralateral a C_{25} entre 300-450 ms. Así, demostraron que la atención se dirigía en primer lugar hacia el estímulo cuyo color definía al objetivo con mayor probabilidad y, si éste no era el objetivo, la atención se dirigía de forma rápida hacia otro estímulo. En este experimento, los autores observaron además que los sujetos desplazaban de forma espontánea su atención en primer lugar hacia los estímulos más cercanos al punto de fijación y, si éstos no eran el objetivo, posteriormente atendían a los más alejados, lo que les llevó a sugerir que la atención se desplaza de forma rápida y serial entre estímulos incluso cuando no se utilizan métodos artificiales para determinar el orden de la búsqueda. Este último punto fue replicado en un

segundo estudio (Woodman y Luck, 2003) en el que los autores observaron que la atención se desplazaba inicialmente hacia el estímulo cercano sobre 200 ms tras el comienzo de la serie de búsqueda y posteriormente se desplazaba hacia el estímulo más lejano, aproximadamente 100-150 ms más tarde.

En definitiva, los experimentos de Woodman y Luck (1999, 2003) demostraron que el componente N2pc se desplaza de un hemisferio a otro cuando posibles estímulos objetivo se presentan en hemicampos visuales opuestos, lo que apoya un desplazamiento serial de la atención.

El componente N2pc se considera, actualmente, como una medida psicofisiológica prometedora para el estudio de los procesos de desplazamiento de la atención en el espacio visual en poblaciones clínicas. De hecho, se ha empleado con éxito en trabajos recientes para explorar posibles cambios en la velocidad del desplazamiento de la atención visual en pacientes esquizofrénicos (Luck *et al.*, 2006) o en pacientes cirróticos (Schiff *et al.*, 2006).

1.1.2. N2pc como evidencia psicofisiológica de captura automática de la atención

En estudios psicofisiológicos recientes de búsqueda visual, se ha utilizado el componente N2pc como medio para investigar la capacidad de estímulos irrelevantes definidos por características salientes para capturar de forma automática la atención (Eimer y Kiss, 2006; Girelli y Luck, 1997; Hickey *et al.*, 2006). En tales estudios, la presencia de N2pc ante las series que contenían un estímulo irrelevante se interpretó como evidencia psicofisiológica de una captura atencional.

Así, Girelli y Luck (1997) observaron el componente N2pc ante estímulos que se movían en la dirección opuesta a la del resto de los estímulos de la serie cuando la característica de movimiento era irrelevante para la tarea de búsqueda, incluso cuando la atención de los sujetos estaba focalizada en una tarea

de discriminación de letras enmascaradas presentada en la fovea. Sin embargo, no observaron dicho componente ante estímulos irrelevantes definidos por el color o la orientación, lo que les llevó a sugerir que la vía de procesamiento visual magnocelular –altamente sensible al movimiento- podría desempeñar un papel especial en la orientación automática de la atención.

Por otro lado, Eimer y Kiss (2006) emplearon como estímulos fotografías de rostros humanos y observaron un claro componente N2pc ante ensayos de búsqueda que contenían una cara con expresión de miedo entre varias caras con expresión neutra incluso cuando estos estímulos eran completamente irrelevantes para la tarea y la atención se centraba en una tarea presentada en el punto de fijación. Los autores confirmaron así la presencia de una captura automática de la atención por parte de estimulación con valencia emocional negativa hacia su localización de aparición.

Por su parte, Hickey y colaboradores (Hickey *et al.*, 2006), en una tarea en la que presentaban en el mismo ensayo de búsqueda un estímulo objetivo definido por la forma y un estímulo irrelevante definido por el color, observaron que los sujetos desplazaban su atención hacia el estímulo objetivo sólo después de un desplazamiento inicial de la atención hacia el estímulo irrelevante de mayor saliencia (lo que se ponía de manifiesto por la presencia de un componente N2pc inicial ante el distractor, seguido por un N2pc posterior ante el estímulo objetivo). Además, observaron que en situación de presentación simultánea del objetivo y el distractor, el componente N2pc veía reducida su amplitud, frente a la condición en la que se presentaba sólo el estímulo objetivo entre los distractores.

En la misma línea, mediante paradigmas de parpadeo atencional (*attentional blink*⁹), se comprobó que la amplitud del componente N2pc ante estímulos

⁹ El efecto de parpadeo atencional se produce cuando debe atenderse a dos estímulos que aparecen dentro de una secuencia rápida de estímulos que se superponen, y hace referencia al déficit producido en la detección del segundo estímulo cuando éste aparece antes de que hayan transcurrido 300-400 ms tras la presentación del primero.

irrelevantes se ve atenuada ante la presencia de un estímulo objetivo simultáneo, posiblemente por la puesta en marcha de procesos concurrentes de identificación de dicho objetivo y de selección de respuesta, que reducirían la capacidad del estímulo irrelevante saliente para capturar la atención de modo automático (Jolicoeur, Sessa, Dell'Acqua y Robitaille, 2006).

En definitiva, estos estudios han demostrado la utilidad del componente N2pc para el estudio de la captura atencional, puesto que permite detectar el desplazamiento de la atención hacia un estímulo irrelevante en ausencia de intención.

1.2. Generadores neurales de N2pc

Diversos estudios psicofisiológicos han tratado de localizar las bases neurales de los procesos atencionales implicados en la búsqueda visual, y en concreto del componente N2pc. Así, en estudios de PE las fuentes neuroanatómicas de este componente han sido localizadas mediante mapas de densidad de corriente en áreas extraestriadas del córtex occipital ventro-lateral (Girelli y Luck, 1997; Luck y Hillyard, 1994a, 1994b) (ver Figura 4).

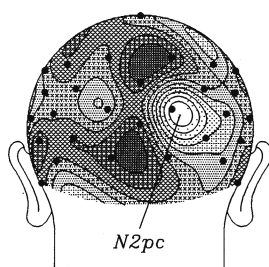


FIGURA 4. Ejemplo de mapa de densidad de corriente de N2pc obtenido a partir de la sustracción entre el trazado contralateral e ipsilateral entre 200-250 ms (Adaptado de Luck y Hillyard, 1994b).

Debido a que la latencia de N2pc es relativamente tardía, se ha descartado que refleje una respuesta primaria a la estimulación visual y se ha interpretado como el resultado de un bucle de retroalimentación que conduce la información desde el córtex occipital hacia las vías visuales de procesamiento y de regreso hacia el córtex occipital. Así, se ha considerado que N2pc refleja la actividad selectiva del córtex visual extraestriado que estaría bajo el control de retroalimentación procedente de áreas implicadas en procesos de control atencional de alto nivel (como el córtex parietal posterior) (Woodman y Luck, 1999). Este patrón de retroalimentación ha sido recientemente confirmado mediante un estudio de magnetoencefalografía (MEG) en el que se ha explorado la actividad neural durante una tarea de búsqueda visual desde el punto de vista espacial y temporal. En dicho estudio se comprobó que durante una tarea de búsqueda la información fluye desde el córtex visual occipital hacia el surco intraparietal y el surco temporal superior posterior, donde es modulada por procesos automáticos, para regresar a continuación al córtex occipital (Hayakawa, Miyauchi, Fujimaki, Kato y Yagi, 2003).

Desde el campo de la Neurofisiología y mediante el registro directo de la actividad eléctrica de unidades neuronales en áreas del córtex visual extraestriado y temporal inferior de primates no humanos (macacos), se ha observado un efecto atencional que ha sido recientemente relacionado con el componente N2pc de los PE registrado en humanos (Chelazzi *et al.*, 1998; Chelazzi *et al.*, 2001; Luck, Chelazzi *et al.*, 1997). En este sentido, se ha observado que el componente N2pc humano y la actividad obtenida en registros unicelulares en macacos durante la realización de tareas de selección atencional, presentan un curso temporal similar (ambos efectos aparecen aproximadamente 175 ms tras la presentación del estímulo), y experimentan variaciones de amplitud moduladas por los mismos factores (Chelazzi *et al.*, 1998; Chelazzi *et al.*, 2001; Luck, Chelazzi *et al.*, 1997).

Así, se han observado mayores amplitudes en ambos registros ante tareas de discriminación difícil frente a tareas de detección simple, ante estímulos distractores que aparecen cercanos al estímulo objetivo, y ante tareas que requieren la localización del estímulo relevante. Teniendo en cuenta estos resultados, se ha sugerido que ambos procesos podrían reflejar el mismo mecanismo de selección del estímulo objetivo y de filtrado de la información distractora en tareas de búsqueda visual.

De forma consistente con esta propuesta, estudios recientes que han combinado registros de actividad EEG con MEG (Hopf, Boelmans, Schoenfeld, Heinze y Luck, 2002; Hopf, Boelmans, Schoenfeld, Luck y Heinze, 2004; Hopf *et al.*, 2000) y con RMf (Hopf *et al.*, 2006) han localizado el sustrato neural del homólogo magnético del componente N2pc (conocido como mN2pc) en áreas visuales del lóbulo parietal y en áreas extraestriadas del córtex occipital y temporal inferior, y más específicamente, en el homólogo humano del córtex temporal inferior y área V4 del macaco (Hopf *et al.*, 2006). En estos estudios, los resultados de PE mostraron una mayor amplitud de N2pc en regiones temporales posteriores, mientras que los resultados de MEG revelaron la existencia de dos subcomponentes de N2pc con características temporales y espaciales diferentes: un primer subcomponente más temprano (180-200 ms), con origen en áreas parietales posteriores, y un segundo subcomponente ligeramente más tardío (220-240 ms), con origen en áreas occipitotemporales (áreas visuales occipital anterior y temporal inferior posterior) (Hopf *et al.*, 2000). Estos resultados proporcionaron la primera evidencia de que el componente N2pc refleja la actividad de un circuito que incluye áreas parietales y occipitotemporales. Dado que en la literatura se ha reconocido la implicación de las áreas cerebrales parietales en el control y captura de la atención (Corbetta *et al.*, 1995; De Fockert, Rees, Firth y Lavie, 2004), y de las áreas temporales y occipitales en los

procesos de selección atencional (Corbetta *et al.*, 1991), los autores han sugerido que el subcomponente temprano de N2pc podría estar implicado en el inicio del desplazamiento de la atención hacia la localización de un estímulo relevante durante la tarea de búsqueda, mientras que el subcomponente más tardío podría estar más relacionado con los procesos de filtrado de la información irrelevante y con el procesamiento selectivo del estímulo atendido. Además, el subcomponente más tardío se produce en una región equivalente en humanos al área V4 (Chelazzi *et al.*, 2001) y a la corteza inferotemporal en primates (Chelazzi *et al.*, 1993; Luck, Chelazzi *et al.*, 1997). Para dar explicación al hecho de que el componente N2pc de los PE registrado desde el cuero cabelludo se encuentre dominado por actividad en regiones temporales posteriores y no parietales, Hopf y colaboradores (Hopf *et al.*, 2000) hacen referencia a la particular orientación del subcomponente parietal y a su superposición parcial con el subcomponente temporal.

Recientemente, un estudio combinado de estimulación magnética transcraneal (EMT) y PE (Fuggetta, Pavone, Walsch, Kiss y Eimer, 2006) ha obtenido evidencias que demuestran que la alteración, inducida mediante EMT de pulso simple, del mecanismo de control atencional regido por el córtex parietal posterior derecho no sólo deteriora la ejecución de una tarea de búsqueda visual de conjunciones (color y orientación), sino que retrasa la aparición del componente temprano de N2pc (reflejo de la focalización de la atención en el estímulo objetivo) sobre el hemisferio derecho. Dado que, como ya se ha mencionado, N2pc refleja la actividad selectiva del córtex visual ventral extraestriado que estaría bajo el control de retroalimentación procedente de áreas implicadas en procesos de control atencional de alto nivel (como el córtex parietal posterior) (Woodman y Luck, 1999), estos resultados sugieren un retraso en el procesamiento espacial selectivo en el córtex visual extraestriado

originado por la alteración de los mecanismos de control atencional en el córtex parietal posterior. Además, este estudio ofreció evidencias de conexiones cortico-corticales que permitirían el control *top-down* atencional del procesamiento sensorial.

Tomados en su conjunto, los resultados de los diversos estudios revisados sugieren un origen neural del componente N2pc en áreas ventrales occipitotemporales (en concreto en el córtex occipital anterior e inferotemporal posterior) con retroalimentación procedente de áreas de control atencional de alto nivel como el córtex parietal posterior.

2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPÓTESIS

El propósito general fue el de evaluar los efectos del envejecimiento sobre los procesos de desplazamiento de la atención durante la realización de una tarea de búsqueda visual de características simples. El diseño experimental utilizado se basó en el empleado por Luck y Hillyard (1994a) para explorar los correlatos psicofisiológicos del procesamiento visual de características básicas en sujetos jóvenes. A continuación se detallan los objetivos específicos y las hipótesis derivadas de los mismos.

1) Explorar los efectos del envejecimiento sobre el curso temporal y la amplitud del componente N2pc. A este respecto, no tenemos constancia de que, hasta la fecha, se hayan publicado estudios que exploren tales efectos. Dado que, en la literatura previa, la latencia de N2pc se ha considerado como una medida precisa del tiempo requerido para desplazar la atención hacia la localización de un posible estímulo objetivo en una serie de búsqueda, consideramos que registrar este parámetro en sujetos jóvenes y de edad avanzada constituye un método adecuado para explorar los efectos del envejecimiento sobre la velocidad con que

la atención visoespacial puede ser desplazada hacia un estímulo determinado. Además, se ha comprobado que la latencia de N2pc constituye una medida más precisa y proporciona información adicional con respecto al TR, por lo que consideramos que puede resultar una medida especialmente sensible a los efectos de la edad. Si el proceso de envejecimiento implica un enlentecimiento del desplazamiento atencional en sí mismo, la latencia de N2pc debería aparecer claramente retrasada en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes.

Por otro lado, la amplitud del componente N2pc se ha considerado en la literatura como una medida de focalización atencional durante la búsqueda visual, que refleja la cantidad de recursos atencionales asignados a un estímulo determinado. Así, si el envejecimiento implica un déficit en la focalización de la atención, debería observarse una disminución significativa de la amplitud de N2pc en los sujetos de mayor edad con respecto a los jóvenes.

2) Comprobar si estímulos irrelevantes para la tarea de búsqueda, definidos por una característica saliente como es el color, pueden capturar de manera automática la atención cuando se presentan sin conocimiento de los sujetos, y por tanto en ausencia de una intención previa para atender a dicha característica. Para ello, empleamos un paradigma de búsqueda visual específico (*additional singleton paradigm*) en el cual un estímulo irrelevante de color (*singleton*) se presentaba en ensayos separados sin informar a los sujetos, mientras buscaban un estímulo relevante definido por otra característica también saliente (orientación).

Tanto el estímulo objetivo como el estímulo irrelevante estaban definidos por características básicas pertenecientes a distintas dimensiones estímulares: la orientación y el color; se presentaban en un contexto estimular homogéneo y se mantenían invariables durante todos los ensayos. Así, los sujetos debían buscar durante toda la tarea el mismo estímulo objetivo (barra horizontal azul). Dado

que la característica de color no determinaba en ningún momento al objetivo, se garantizaba su completa irrelevancia para la tarea de búsqueda. En esta situación, podemos asumir que un desplazamiento de la atención hacia el estímulo irrelevante estaría totalmente determinado por un proceso automático o *bottom-up*. En este contexto, consideramos la aparición del componente N2pc como un medio para determinar si la atención fue capturada por el estímulo irrelevante. Partiendo de la base de estudios previos ya descritos, podemos asumir que si la atención es atraída de forma automática hacia la localización de aparición del estímulo de color, entonces debería observarse un incremento de la negatividad sobre el córtex visual contralateral, y los tiempos de búsqueda deberían aumentar en los ensayos con presencia de un estímulo irrelevante de color.

Además, la distinción entre estímulos relevantes e irrelevantes nos permite determinar el grado de implicación e interacción entre mecanismos *top-down* y *bottom-up* de la atención en la ejecución de la tarea de búsqueda.

3) Comprobar la posibilidad de que el estímulo irrelevante de color vea mermada su capacidad para atraer la atención a medida que aumenta la práctica. Si esto es así, es posible que el componente N2pc esté presente únicamente al comienzo de la tarea experimental, observándose una reducción de su amplitud o su desaparición total a medida que se repite el estímulo. En este sentido, si N2pc se observa sólo durante los bloques iniciales podría concluirse que el estímulo irrelevante de color pierde su capacidad para capturar de forma automática la atención con el aumento de la práctica.

4) Determinar si los sujetos sanos de edad avanzada presentan mayor predisposición que los sujetos jóvenes a la posible captura de la atención por parte de estos estímulos irrelevantes, en el entorno de la búsqueda. Una mayor interferencia de la estimulación irrelevante en los sujetos de mayor edad apoyaría

las teorías que defienden la existencia de un déficit de control inhibitorio asociado a la edad en estos contextos experimentales.

3. MÉTODO

3.1. Muestra

Se seleccionó una muestra de 39 sujetos voluntarios sanos y diestros que fueron divididos en dos grupos en función de la edad. Así, participaron en el estudio 17 sujetos jóvenes (7 varones y 10 mujeres), estudiantes de Psicología, de edades comprendidas entre los 18 y 24 años (media = $19,59 \pm 1,91$) y 22 sujetos de edad avanzada (11 varones y 11 mujeres) de edades comprendidas entre los 60 y 84 años (media = $68,55 \pm 6,05$). Los sujetos de este último grupo procedían de los estudios de Cuarto Ciclo Universitario, de la Residencia-Hogar de Ancianos “Porta do Camiño” y del Club de Jubilados de la Obra Social de Caixa Galicia de la ciudad de Santiago de Compostela.

Los criterios de selección adoptados fueron los siguientes: ausencia de alteraciones neurológicas o psiquiátricas, ausencia de consumo de sustancias psicoactivas, visión normal o corregida con un nivel de agudeza visual igual o superior a 20/30 y visión normal del color. Además, en el caso de los sujetos de edad avanzada, los criterios de selección incluyeron la ausencia de cataratas o glaucoma y la obtención de una puntuación igual o superior a 28 en el “Mini-Examen Cognoscitivo” (MEC-35¹⁰; Lobo, Ezquerra, Burgada, Sala y Seva, 1979) (media = $31,73 \pm 2,51$). El cumplimiento de estos criterios se verificó mediante la administración de una breve entrevista estructurada (Anexo II) que incluía una

¹⁰ Versión adaptada y estandarizada del Test Mini-Mental-State (MMS; Folstein, Folstein y McHugh, 1975) a la población española. El MEC-35 incluye dos nuevos ítems con respecto al test original (repetición de dígitos; 0-3 puntos, y semejanzas; 0-2 puntos) con lo que aumenta la puntuación total máxima de 30 a 35 puntos.

versión traducida al castellano del “Inventario de Lateralidad de Edinburgo” (Oldfield, 1971). La agudeza visual se determinó mediante una lámina de *Snellen* (*Rosenbaum pocket vision screener, Grass Instruments*) situada a 35,56 cm de los ojos del sujeto.

Los sujetos del grupo de edad avanzada aseguraron mantener un estilo de vida autónomo y activo. Todos los sujetos firmaron un consentimiento escrito y fueron compensados económicamente por su participación en el estudio.

3.2. Equipos y material

Los registros electroencefalográficos (EEG) se realizaron en el Laboratorio de Psicofisiología de la Facultad de Psicología de la Universidad de Santiago de Compostela, en una habitación aislada eléctrica y acústicamente. La señal EEG se registró mediante la colocación de un gorro elástico (*Electrocap International, Inc.*) con 30 electrodos activos preinsertados en localizaciones estándar del Sistema Internacional 10-20 Extendido (FP1, FP2, FPz, Fz, Cz, Pz, POz, Oz, F7, F8, F3, F4, C3, C4, T3, T4, PO3, PO4, FCz, CPz, CP3, CP4, T5, T6, P3, P4, FC3, FC4, O1 y O2). Estos electrodos cefálicos siguieron un montaje monopolar con referencia en un electrodo de copa en localización nasal y la toma de tierra conectada a un electrodo situado en naci3n. Las impedancias de todos los canales de registro se mantuvieron por debajo de 10 k Ω .

Para el registro y control de la actividad electrooculogrfica (EOG) se utilizaron dos pares de electrodos de esta3o tipo copa en montaje bipolar: un par colocado en los cantos externos de ambos ojos (EOG horizontal), y otro par en localizaciones supraorbital e infraorbital al ojo izquierdo (EOG vertical).

Para la adquisici3n, amplificaci3n, filtrado y promediado de las se3ales EEG y EOG se utiliz3 un equipo *NeuroScan* (*Acquire*, versi3n 4.1; *Edit*, versiones

4.1 y 4.2) conectado a un amplificador *SynAmps*. El electroencefalograma se adquirió en formato de EEG continuo con una tasa de digitalización de 500 Hz, una amplificación de 10 K, un filtro de paso de banda de 0,05-100 Hz, y un filtro específico de red de 50 Hz.

Para la creación, sincronización y presentación de los estímulos visuales que constituyeron los ensayos de búsqueda se utilizó el programa informático *Presentation* (Versión 0.76, *Neurobehavioral Systems, USA*, www.neuro-bs.com). Los estímulos fueron presentados en un monitor de 20" con una resolución de pantalla de 1024 x 768 píxeles. Se utilizó como dispositivo de respuesta un ratón estándar, conectado al ordenador encargado de gestionar el programa de presentación estimular.

Para el tratamiento estadístico de los datos conductuales y psicofisiológicos se empleó el paquete estadístico SPSS (versión 11.0) para *Windows*.

3.3. Estímulos y procedimiento

En primer lugar, se procedió a la administración de la entrevista estructurada y del MEC-35, y a la medición del nivel de agudeza visual. A continuación los sujetos firmaban el consentimiento para participar en el estudio.

Se presentó un paradigma de búsqueda visual en el que los sujetos debían encontrar un estímulo objetivo determinado entre un conjunto de estímulos distractores, y en el que se incluía además la presentación de un estímulo saliente pero irrelevante sin conocimiento previo de los sujetos.

La tarea se presentó en la pantalla de estimulación colocada a 100 cm de distancia frente al sujeto. Una pequeña cruz de color blanco estuvo presente continuamente en el centro de la pantalla sobre un fondo negro. Se instruyó a los

sujetos para que mantuviesen la mirada fija sobre dicha cruz mientras ejecutaban la tarea de búsqueda visual. Dicha tarea consistía en detectar un estímulo objetivo definido por una característica visual básica como es la orientación (barra vertical) presentado entre siete estímulos distractores (barras horizontales). Tanto los estímulos distractores como el objetivo se presentaron en color azul (RGB 0, 0, 255). La orientación constituye una característica visual básica que ha sido ampliamente estudiada en búsqueda visual. En este sentido, se ha demostrado que los sujetos pueden discriminar entre líneas que difieren en 1° o 2° de orientación, aunque se requiere una diferencia de orientación de al menos 15° para que se produzca una búsqueda eficiente y rápida. En nuestro estudio, la diferencia de orientación entre las barras era de 90° (vertical/horizontal) con lo que aseguramos que la búsqueda fuese eficiente y descartamos que las posibles diferencias de ejecución entre los grupos de edad se debieran a diferencias en el umbral de detección de los cambios de orientación.

La tarea implicaba la presentación de tres tipos de ensayo de búsqueda (ver Figura 5): ensayos homogéneos, ensayos con presencia de un estímulo objetivo definido por la orientación y ensayos con presencia de un estímulo irrelevante saliente definido por el color (y ausencia de estímulo objetivo). Los ensayos homogéneos (probabilidad $p = 0,6$) estaban compuestos por ocho barras horizontales de color azul idénticas. Los ensayos con presencia de un estímulo objetivo ($p = 0,2$) estaban compuestos por siete barras horizontales y una barra vertical, todas ellas de color azul. Los ensayos con presencia de un estímulo irrelevante saliente ($p = 0,2$) estaban compuestos por siete barras horizontales de color azul y una barra, también horizontal, pero de color rojo (RGB 255, 0, 0).

En la Figura 5 se muestra una representación esquemática de los tres tipos de ensayo de búsqueda presentados a los sujetos. Como se observa en la figura, todos los estímulos distractores fueron homogéneos entre sí (barras

horizontales azules), y tanto el estímulo objetivo (barra vertical azul) como el estímulo irrelevante saliente (barra horizontal roja) diferían de los distractores en una única característica simple, la orientación y el color respectivamente. El tamaño de la serie fue siempre de ocho barras; presentándose cuatro en cada hemisferio visual.

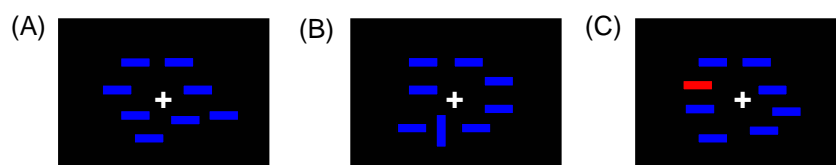


FIGURA 5. Ejemplo de los tres tipos de ensayo utilizados. (A) Ensayo homogéneo, (B) Ensayo con presencia de un estímulo objetivo definido por la orientación, (C) Ensayo con presencia de un estímulo irrelevante definido por el color.

Los tres tipos de ensayo se presentaron en un orden aleatorio y los estímulos salientes (tanto el estímulo objetivo como el estímulo irrelevante) se presentaron con la misma probabilidad en los dos hemisferios visuales (derecho e izquierdo).

Las barras, con un tamaño en retina de $0,3^\circ \times 0,9^\circ$ de ángulo visual, se presentaron en localizaciones aleatorias alrededor de la cruz central de fijación dentro de un rectángulo imaginario de $9,2^\circ \times 6,9^\circ$ de ángulo visual, con lo que la localización del estímulo objetivo fue completamente impredecible en cada ensayo.

Cada participante se sometió a seis bloques de ensayos, permitiéndose un descanso entre bloques. Cada bloque constaba de al menos 10 ensayos con estímulo objetivo y 10 ensayos con estímulo irrelevante, presentados en cada hemisferio visual, y un mínimo de 80 ensayos homogéneos, hasta un máximo de 250 ensayos en total. Cada ensayo se presentó durante 750 ms y fue seguido por

un intervalo entre ensayos de duración variable entre 900-1100 ms durante el cual sólo estaba presente la cruz de fijación.

La tarea de los sujetos consistió en presionar un botón con el dedo pulgar de una mano ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo y otro botón con el dedo pulgar de la otra mano ante ensayos con ausencia del mismo (decisión si/no). Por tanto, los ensayos con presencia de un estímulo irrelevante entre los distractores requerían la misma respuesta por parte de los sujetos que los ensayos homogéneos, ya que en ambos tipos de ensayo el estímulo objetivo estaba ausente. La asignación de los botones de respuesta se contrabalanceó entre los sujetos. Se instruyó a los sujetos para que respondiesen con seguridad y rapidez. Se les pidió, además, que se mantuviesen lo más quietos posible y se utilizaron almohadillas para evitar movimientos bruscos de la cabeza que pudieran contaminar los registros de actividad EEG.

El registro electrofisiológico se llevó a cabo en condiciones ambientales homogéneas para todos los sujetos, en una única sesión de una hora y media de duración aproximada.

3.4. Análisis de datos

3.4.1. Análisis conductual

Las variables conductuales estudiadas fueron el TR medio ante respuestas correctas, y la tasa de aciertos (porcentaje de respuestas correctas cuyo tiempo de reacción no superase los 1100 ms) en la tarea de búsqueda. Los valores de TR medio se compararon entre grupos mediante un análisis de varianza (ANOVA) de medidas repetidas con la Edad (2 niveles: jóvenes, edad avanzada) como factor intersujetos, y el Tipo de Ensayo (3 niveles: ensayo homogéneo, ensayo con presencia de un estímulo objetivo, ensayo con presencia de un estímulo

irrelevante) como factor intrasujeto. La tasa de aciertos fue también sometida a un ANOVA de una vía con la Edad (jóvenes, edad avanzada) como factor intersujetos.

3.4.2. Análisis de los Potenciales Evocados: Identificación del componente N2pc

En primer lugar se descartaron del registro EEG continuo aquellos ensayos que presentaron movimientos oculares horizontales o respuestas conductuales incorrectas. A continuación, se inspeccionaron y eliminaron del EEG los artefactos oculares verticales y los parpadeos mediante el algoritmo matemático desarrollado por Semlitsch, Anderer, Schuster y Presslich (1986), incluido en el módulo de edición del equipo *NeuroScan*.

La segmentación del EEG continuo se realizó en épocas de 600 ms correspondientes a 100 ms previos al estímulo (línea base) y 500 ms posteriores al mismo, para cada sujeto por separado. El paso siguiente consistió en la eliminación de tendencias en la actividad EEG y de aquellos ensayos cuya actividad excediera los $\pm 100 \mu\text{V}$.

Los PE se registraron con relación al inicio de cada ensayo de búsqueda y se promediaron en función del tipo de ensayo presentado. Se realizaron, por tanto, promedios de la señal obtenida ante los ensayos con estímulo objetivo y ante los ensayos con estímulo irrelevante presentados en el hemisferio visual derecho e izquierdo por separado, así como ante los ensayos homogéneos, obteniéndose cinco promedios para cada sujeto. Este procedimiento permitió la exploración de las modulaciones de los PE en función del tipo de ensayo. Tras el promediado, se aplicó un filtro digital de paso de banda de 0,1-30 Hz, y se ajustó la línea de base.

El análisis se centró en el componente N2pc de los PE, específicamente relacionado con los procesos de desplazamiento de la atención selectiva hacia estímulos visuales. Como se ha descrito anteriormente, este componente se define por la diferencia de amplitud entre los trazados ipsilateral y contralateral en la latencia correspondiente al componente N2 posterior, por lo que N2pc no se midió ante los ensayos homogéneos, en los que no se presentan estímulos salientes lateralizados. La inspección visual de los trazados de grandes medias mostró que este componente fue más robusto en electrodos posteriores independientemente del grupo de edad, confirmando hallazgos previos. De este modo, si bien el registro de EEG se realizó con los 30 electrodos, se seleccionaron para su análisis estadístico los trazados obtenidos en las localizaciones posteriores del pericráneo P3/P4, PO3/PO4, O1/O2 y T5/T6 en cada sujeto.

El rango de latencia en el que fue medida la amplitud de N2 se ajustó teniendo en cuenta el intervalo temporal de aparición de dicho componente en los promedios de cada grupo. Puesto que las grandes medias evidenciaron una mayor duración del componente en los sujetos de edad avanzada, los promedios individuales fueron cuidadosamente inspeccionados para descartar que este efecto se debiera a la mayor variabilidad interindividual en los sujetos de mayor edad. Debido a que la inspección visual puso de manifiesto un efecto individual similar al observado en los promedios de grupo, la amplitud de N2 fue medida como el voltaje medio en el intervalo temporal comprendido entre 200 y 275 ms en el grupo de sujetos jóvenes, y entre 210 y 375 ms en el grupo de edad avanzada, en ambos casos con respecto a la línea de base.

Estos datos fueron sometidos a un ANOVA inicial mixto de medidas repetidas con la Edad (2 niveles: jóvenes, edad avanzada) como factor intersujetos, y el Tipo de Ensayo (2 niveles: ensayo con presencia de un estímulo

objetivo, ensayo con presencia de un estímulo irrelevante), la Localización del Electrodo (4 niveles: parietal, parietooccipital, occipital, temporal), el Hemisferio Cerebral (2 niveles: derecho, izquierdo), y la Lateralidad (2 niveles: ipsilateral o contralateral a la localización del electrodo) como factores intrasujeto. Además, se ejecutaron ANOVA separados para cada tipo de ensayo, con la Edad como factor intersujetos y la Localización del Electrodo, el Hemisferio, y la Lateralidad como factores intrasujeto.

Con el fin de aislar al componente N2pc de otros componentes bilaterales que ocurren en el mismo rango de latencia y que no se relacionan con el desplazamiento atencional, se obtuvieron ondas de diferencia en ambos grupos de sujetos. El procedimiento consistió en sustraer los promedios de PE obtenidos ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo ipsilateral (con respecto a la localización del electrodo) de los promedios de PE obtenidos ante ensayos con un estímulo objetivo contralateral (para una detallada justificación de este procedimiento ver Girelli y Luck, 1997; Luck y Hillyard, 1994a; Verleger y Jaskowski, 2006, 2007; Wolber y Wascher, 2003). Específicamente, para los electrodos colocados sobre el hemisferio derecho, los PE obtenidos ante estímulos objetivo presentados en el hemicampo visual derecho fueron sustraídos de los PE obtenidos ante estímulos objetivo presentados en el hemicampo izquierdo, y para los electrodos colocados sobre el hemisferio izquierdo, los PE obtenidos ante estímulos objetivo presentados en el hemicampo izquierdo fueron sustraídos de los PE obtenidos ante estímulos objetivo presentados en el hemicampo derecho¹¹.

¹¹ Mediante este procedimiento de sustracción se anulan, además, las influencias de componentes sensoriales tempranos (que muestran típicamente distribuciones bilaterales ante series de estímulos bilaterales), y de componentes cognitivos tardíos (que muestran distribuciones bilaterales tanto ante estimulación unilateral como bilateral).

En los trazados de sustracción resultantes, se midieron la latencia del pico máximo y la amplitud media de N2pc en los mismos intervalos temporales descritos anteriormente (jóvenes: 200-275 ms; edad avanzada: 210-375 ms). Con el objetivo de determinar los efectos de la edad sobre la amplitud media y la latencia del componente N2pc, estos valores fueron sometidos a ANOVA mixtos de medidas repetidas con la Edad (jóvenes, edad avanzada) como factor intersujetos y la Localización del Electrodo (parietal, parietooccipital, occipital, temporal) como factor intrasujeto.

Para examinar las posibles diferencias en la distribución de voltaje de N2pc entre los grupos, se calcularon mapas de voltaje mediante la utilidad EEGLAB para MATLAB (versión 4.512, Delorme y Makeig, 2004) en cada grupo de sujetos por separado. Este programa computa mapas topográficos en una visión circular bidimensional mediante un método de cointerpolación. Dichos mapas fueron calculados a partir de las ondas de sustracción en la latencia en la que el componente N2pc alcanzó su pico máximo según los ANOVA previos.

Finalmente, para explorar los efectos de la práctica sobre la posible captura atencional provocada por los estímulos irrelevantes de color, los seis bloques experimentales que constituyeron la tarea fueron agrupados en tres bloques consecutivos: un bloque inicial (A) compuesto por los bloques 1-2, un bloque intermedio (B) compuesto por los bloques 3-4, y un bloque final (C) compuesto por los bloques 5-6. A continuación, se crearon promedios de PE ante los ensayos con presencia de estímulo irrelevante de color en cada uno de los tres bloques consecutivos por separado. Los valores de amplitud media en la latencia correspondiente al componente N2 posterior fueron medidos y sometidos a ANOVA mixtos de medidas repetidas con la Edad (2 niveles: jóvenes, edad avanzada) como factor intersujetos, y la Localización del Electrodo (4 niveles: parietal, parietooccipital, occipital, temporal), el Hemisferio Cerebral (2 niveles:

derecho, izquierdo), la Lateralidad (2 niveles: ipsilateral o contralateral), y el Bloque (3 niveles: bloque A, bloque B, bloque C) como factores intrasujeto.

En todos los análisis estadísticos llevados a cabo en el presente estudio, los grados de libertad se corrigieron mediante la estimada de Greenhouse-Geisser cuando los datos violaban el supuesto de esfericidad. Para la realización de comparaciones múltiples se emplearon pruebas a posteriori mediante el contraste de Bonferroni. Se aceptó un nivel crítico de $p \leq 0,05$ como estadísticamente significativo.

4. RESULTADOS

4.1. Resultados conductuales

La Tabla 1 recoge los valores medios de TR en función del tipo de ensayo de búsqueda y del grupo de edad.

TABLA 1. Valores medios de TR (ms) y desviaciones típicas (entre paréntesis) en función del tipo de ensayo en ambos grupos de edad.

Tipo de Ensayo	TR	
	Jóvenes	Edad Avanzada
Estímulo Objetivo	507,65 (51,36)	628,92 (88,39)
Estímulo Irrelevante	463,10 (57,76)	590,83 (95,80)
Homogéneo	448,19 (55,99)	581,72 (95,90)

Los ANOVA llevados a cabo sobre los datos de TR pusieron de manifiesto un efecto significativo del factor Edad ($F(1, 37) = 26,70, p < 0,0001$), que reveló valores de TR significativamente mayores en los sujetos de edad avanzada que en los sujetos jóvenes (jóvenes: $472,98 \pm 52,91$ ms; edad avanzada: $600,48 \pm 99$ ms). En la Figura 6 se presenta un diagrama de cajas que permite el análisis comparativo-descriptivo de estas diferencias.

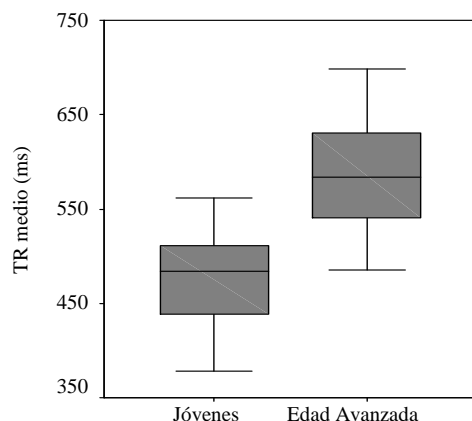


FIGURA 6. Diagrama de cajas de la distribución de los valores de TR en ambos grupos de edad. Se pueden observar diferencias intergrupo en cuanto a la situación de la mediana y a la dispersión. En los sujetos de edad avanzada los valores de TR son superiores a los de los jóvenes y presentan mayor dispersión. La mediana descentrada en el caso de los jóvenes indica una asimetría en la distribución de los valores de TR.

Se observó, además, un efecto significativo del factor Tipo de Ensayo sobre el TR medio ($F(2, 74) = 46,81, p < 0,0001, \epsilon = 0,55$), que mostró TR mayores para la detección del estímulo objetivo, intermedios para el rechazo del estímulo irrelevante de color, y menores para el rechazo de los ensayos homogéneos independientemente del grupo de edad (ver Tabla 1). Las comparaciones *post-hoc* con el nivel crítico corregido mediante el procedimiento de Bonferroni confirmaron que las diferencias de TR entre los tres tipos de ensayo fueron significativas entre sí (todas las $p < 0,0001$).

En cuanto a la tasa de aciertos, los análisis estadísticos mostraron un efecto significativo del factor Edad ($F(1, 37) = 4,92, p < 0,03$), revelando que los sujetos de edad avanzada ejecutaron la tarea de búsqueda con menor precisión que los sujetos jóvenes (jóvenes: $98 \pm 1,81$ %; edad avanzada: $91,22 \pm 12,46$ %).

4.2. Resultados de Potenciales Evocados

En el ANOVA general inicial, en el que fueron incluidos los dos tipos de ensayo (ensayos con estímulo objetivo definido por la orientación, y ensayos con estímulo irrelevante definido por el color), se observó una interacción significativa entre los factores Localización y Tipo de Ensayo ($F(3, 111) = 10,55$, $p < 0,0001$), que indicó que la distribución de voltaje sobre el pericráneo difirió de manera significativa en función del tipo de ensayo presentado, lo que sugiere la puesta en funcionamiento de diferentes mecanismos atencionales. Además, se observó un efecto principal significativo del factor Lateralidad ($F(1, 37) = 85,72$, $p < 0,0001$), acompañado por una interacción significativa entre los factores Lateralidad y Tipo de Ensayo ($F(1, 37) = 98,21$, $p < 0,0001$), que indicó diferencias en la presencia del componente N2pc entre los dos tipos de ensayo (ver Figura 7 y Tabla 2).

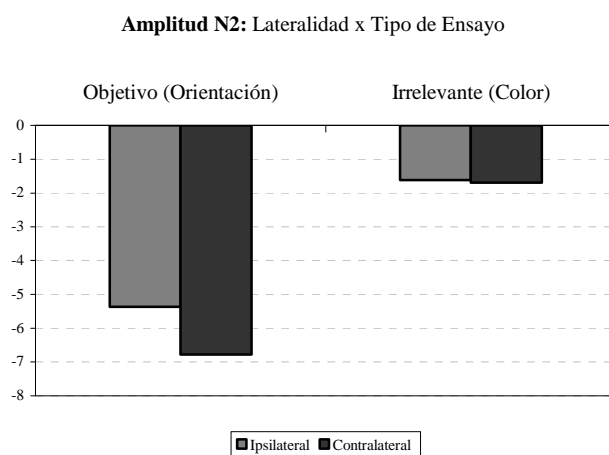


FIGURA 7. Interacción Lateralidad x Tipo de Ensayo. En la figura se representan los valores de amplitud media de N2 (μV).

En la Tabla 2 se presentan los valores de amplitud media de N2 ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo y ante ensayos con presencia de un estímulo irrelevante ipsilateral o contralateral con respecto a la localización del electrodo, en ambos grupos de edad.

TABLA 2. Valores de amplitud media de N2 (μ V) y desviaciones típicas (entre paréntesis) obtenidos en ambos grupos de edad en función del tipo de estímulo, la localización del electrodo y la lateralidad.

Tipo de Ensayo	Localización	Ipsilateral	Contralateral
Jóvenes			
Objetivo	P3/P4	-2,65 (1,14)	-4,21 (1,24)
	PO3/PO4	-2,68 (1,25)	-4,98 (1,32)
	O1/O2	-3,90 (1,24)	-5,35 (1,27)
	T5/T6	-3,39 (0,98)	-5,29 (1,05)
Irrelevante	P3/P4	0,84 (0,97)	0,72 (0,97)
	PO3/PO4	1,40 (1,05)	1,26 (1,06)
	O1/O2	0,49 (1,02)	0,44 (1,02)
	T5/T6	0,17 (0,85)	0,14 (0,86)
Edad Avanzada			
Objetivo	P3/P4	-6,59 (1,01)	-7,58 (1,09)
	PO3/PO4	-7,88 (1,10)	-9,11 (1,16)
	O1/O2	-8,75 (1,09)	-9,48 (1,12)
	T5/T6	-7,09 (0,86)	-8,23 (0,92)
Irrelevante	P3/P4	-3,08 (0,85)	-3,09 (0,85)
	PO3/PO4	-4,17 (0,92)	-4,14 (0,93)
	O1/O2	-5,05 (0,90)	-5,03 (0,90)
	T5/T6	-3,53 (0,74)	-3,54 (0,76)

Como se pone de manifiesto en la Tabla 2, la amplitud de N2 fue mayor ante estímulos objetivo contralaterales que ante estímulos objetivo ipsilaterales en ambos grupos de edad y en todas las localizaciones analizadas, mientras que no se observaron diferencias significativas de lateralidad ante los estímulos irrelevantes definidos por el color en ninguno de los dos grupos.

Con el objetivo de explorar en profundidad estas diferencias se realizaron ANOVA específicos adicionales para cada tipo de ensayo por separado.

4.2.1. PE obtenidos ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo

En la Figura 8 se representan los grandes promedios de PE obtenidos en el grupo de sujetos jóvenes ante los ensayos con estímulo objetivo contralateral e ipsilateral, y ante los ensayos homogéneos, en localizaciones parietales, parietoccipitales, occipitales y temporales posteriores del pericráneo.

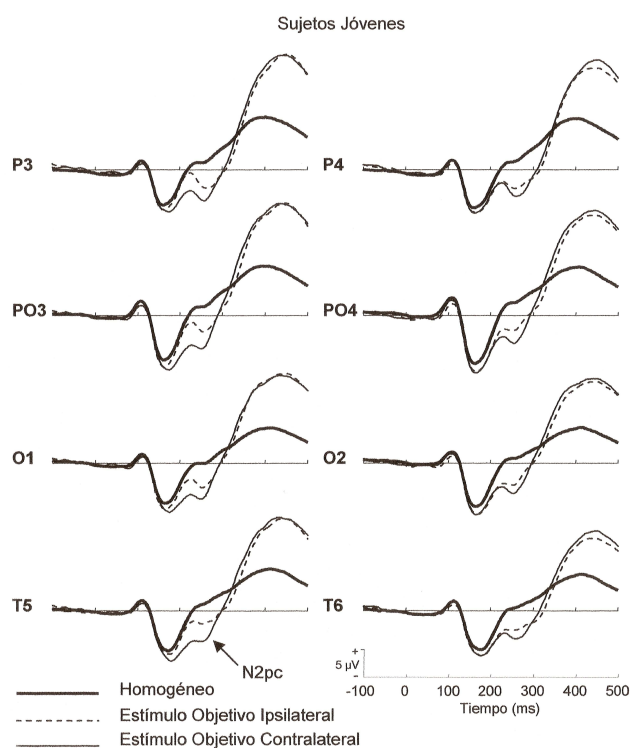


FIGURA 8. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo presentado en el hemisferio visual contralateral o ipsilateral a la posición del electrodo, en los sujetos jóvenes. También se presentan los trazados obtenidos ante ensayos homogéneos.

Por su parte, la Figura 9 muestra los grandes promedios de PE correspondientes a los mismos tipos de ensayo obtenidos en el grupo de edad avanzada en las mismas localizaciones del pericráneo.

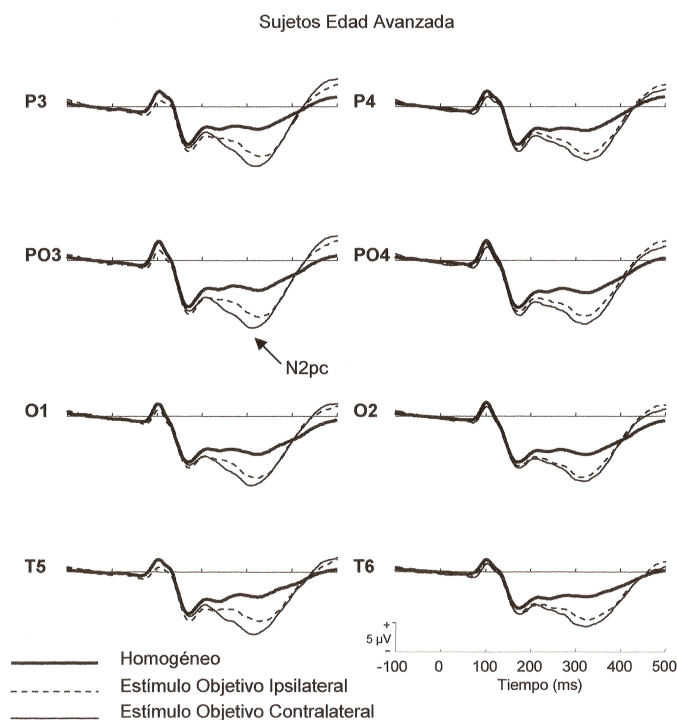


FIGURA 9. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con un estímulo objetivo presentado en el hemisferio visual contralateral o ipsilateral a la posición del electrodo, en los sujetos de edad avanzada. También se presentan los trazados obtenidos ante ensayos homogéneos.

A grandes rasgos, los promedios de PE obtenidos ante el estímulo objetivo mostraron una morfología similar en los sujetos jóvenes y de edad avanzada, incluyendo los componentes P1, N1, P2, N2 y P3 previamente observados ante estímulos objetivo en tareas de búsqueda visual (Eals y Taylor, 1996; Luck y Hillyard, 1994a, 1994b). Como muestran ambas figuras, tanto en

los sujetos jóvenes como en los sujetos de edad avanzada se observó un claro aumento de la negatividad en el rango de latencia correspondiente a N2 ante estímulos objetivo contralaterales al electrodo de registro, con respecto a estímulos objetivo ipsilaterales. Esta diferencia entre voltajes contralateral e ipsilateral es la que define al componente N2pc (Girelli y Luck, 1997). De forma consistente con los promedios obtenidos, el ANOVA llevado a cabo para los ensayos con estímulo objetivo reflejó la presencia del componente N2pc, al revelar efectos significativos de los factores Lateralidad ($F(1, 37) = 108,64, p < 0,0001$) y Localización ($F(3, 111) = 8,72, p < 0,0001, \epsilon = 0,71$).

Más aún, la inspección visual de las figuras 8 y 9 sugiere que, tanto en el grupo de sujetos jóvenes como en el grupo de edad avanzada, la diferencia de amplitud entre el trazado ipsilateral y el contralateral fue menor en electrodos situados sobre el hemisferio cerebral derecho (aparente asimetría hemisférica). Sin embargo, la ausencia de un efecto significativo del factor Hemisferio ($F(1, 37) = 0,49, p = 0,49$) y de la interacción entre los factores Hemisferio y Lateralidad ($F(1, 37) = 1,76, p = 0,19$) puso de manifiesto que la diferencia de voltaje entre el trazado ipsilateral y el contralateral no difirió de manera significativa entre ambos hemisferios cerebrales, con lo que se confirma la presencia de N2pc en todos los electrodos analizados.

Como se mencionó en la sección de métodos, con el fin de aislar al componente N2pc de otros componentes bilaterales, se calcularon ondas de diferencia mediante la sustracción de los promedios de PE obtenidos ante ensayos con un estímulo objetivo ipsilateral de aquellos obtenidos ante ensayos con un estímulo objetivo contralateral. Las ondas de diferencia obtenidas se representan

en la Figura 10, en la cual se ilustra el curso temporal y la magnitud del componente N2pc en función del grupo de edad¹².

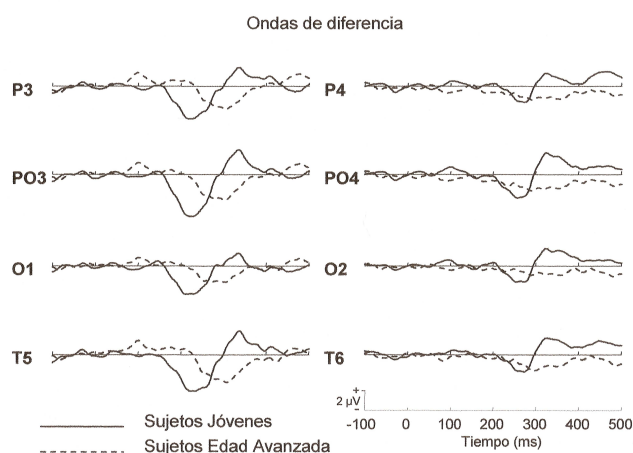


FIGURA 10. Trazados de grandes medias de los PE correspondientes a las ondas de sustracción. Se observa un componente N2pc robusto en sujetos jóvenes, que se retrasa en latencia y disminuye de amplitud en los sujetos de edad avanzada.

El ANOVA llevado a cabo sobre las ondas de diferencia reveló un incremento significativo de la latencia del componente N2pc en los sujetos de edad avanzada en comparación con los sujetos jóvenes ($F(1, 37) = 91,63, p < 0,0001$; jóvenes: $240,95 \pm 18,28$ ms; edad avanzada: $308,34 \pm 24,13$ ms), sugiriendo que los sujetos de edad avanzada desplazaron su atención hacia los estímulos objetivo más lentamente que los jóvenes.

El ANOVA mostró, además, que la amplitud media del componente N2pc se redujo de manera significativa en los sujetos de edad avanzada con relación a los sujetos jóvenes ($F(1, 37) = 8,30, p < 0,007$; jóvenes $-1,56 \pm 0,92$ μV ; edad avanzada $-0,87 \pm 0,57$ μV) (ver Figura 11), sugiriendo que los sujetos

¹² Es importante tener en cuenta que el curso temporal reflejado en la figura está basado en promedios de grupo, con lo que podría no reflejar el curso temporal del procesamiento que tiene lugar en ensayos individuales. Es posible que el comienzo y la duración del desplazamiento atencional hacia el objetivo varíe ligeramente de un ensayo a otro en cada sujeto y grupo de edad.

de mayor edad movilizaron menos recursos atencionales hacia el estímulo relevante. Se observó, asimismo, un efecto principal significativo del factor Localización sobre la amplitud media de N2pc ($F(3, 111) = 15,08, p < 0,0001, \epsilon = 0,74$) independientemente de la edad. Comparaciones múltiples revelaron que la amplitud de N2pc se mostró significativamente mayor en electrodos parietoccipitales que en electrodos parietales ($p < 0,0001$) y occipitales ($p < 0,0001$), sin diferencias significativas de amplitud entre electrodos parietoccipitales y temporales ($p = 0,11$), independientemente de la edad.

La ausencia de una interacción significativa entre los factores Edad y Localización ($F(3, 111) = 2,12, p = 0,12$) puso de manifiesto que la distribución de voltaje de N2pc sobre el pericráneo no difirió de manera significativa entre los sujetos jóvenes y los sujetos de edad avanzada en los electrodos analizados (ver Figura 11).

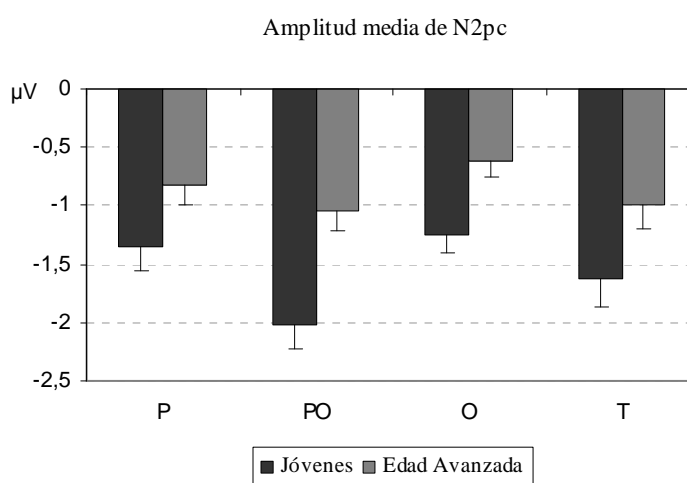


FIGURA 11. Amplitud media de N2pc (μV) en ambos grupos de edad, en localizaciones parietales (P), parietooccipitales (PO), occipitales (O) y temporales (T). La amplitud de N2pc se redujo de manera significativa en los sujetos de edad avanzada en todas las localizaciones cerebrales. Sin embargo, puede observarse una marcada similitud en la distribución de amplitudes entre las diferentes localizaciones en ambos grupos de edad.

La Figura 12 muestra los mapas topográficos de distribución de voltaje del componente N2pc obtenidos a partir de las ondas de sustracción. En dichos mapas se observó una distribución posterior del componente N2pc, con amplitudes máximas sobre el córtex visual, independientemente del grupo de edad. Es necesario tener en cuenta que el componente N2pc —al igual que en estudios previos y debido al procedimiento de sustracción— aparece con voltaje positivo sobre el hemisferio izquierdo y con voltaje negativo sobre el hemisferio derecho (Girelli y Luck, 1997; Hopf *et al.*, 2000; Luck y Hillyard, 1994a). Además, de forma consistente con los resultados de los análisis estadísticos, puede observarse una importante reducción de la amplitud de N2pc en los sujetos de edad avanzada.

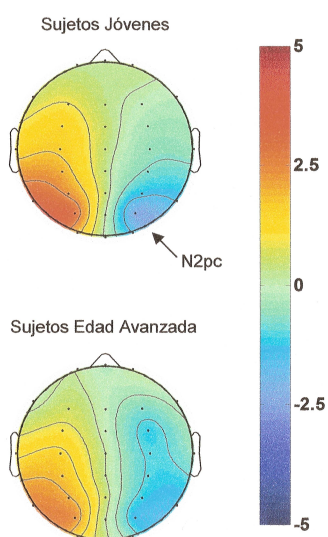


FIGURA 12. Mapas topográficos de la actividad eléctrica calculados a partir de las grandes medias de las ondas de sustracción en la latencia de máxima amplitud de N2pc en cada grupo de edad. La escala de color muestra la amplitud de N2pc (μV). Se observa una reducción de la amplitud de N2pc en los sujetos de edad avanzada.

4.2.2. PE obtenidos ante ensayos con presencia de un estímulo irrelevante

En las Figuras 13 y 14 se muestran los promedios de PE obtenidos ante los ensayos con presencia de un estímulo saliente irrelevante (barra horizontal de color rojo) en localizaciones parietales, parietoccipitales, occipitales y temporales posteriores en los dos grupos de edad, respectivamente.

La inspección visual de los promedios reveló la ausencia del componente N2pc en ambos grupos. A este respecto, el ANOVA mostró que la diferencia de amplitud media entre los trazados obtenidos ante ensayos con presencia de un estímulo irrelevante ipsilateral frente a contralateral no fue significativa en el rango de latencia del componente N2 (Lateralidad: $F(1, 37) = 1,51, p = 0,23$), revelando que los estímulos salientes de color no provocaron el componente N2pc, sino un componente N2 posterior bilateral.

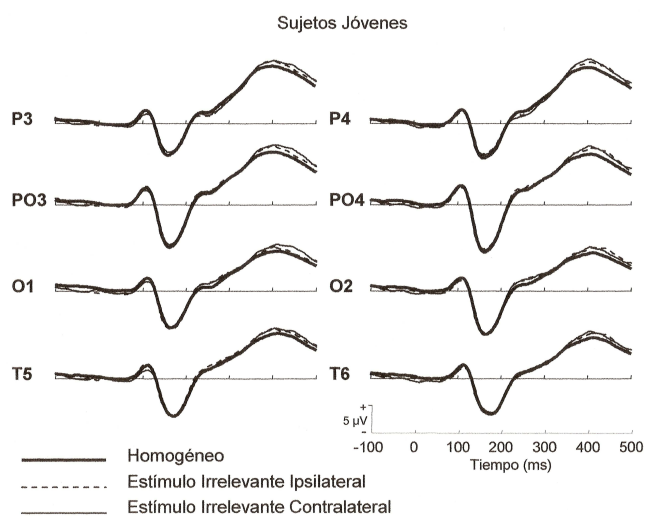


FIGURA 13. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con un estímulo irrelevante presentado en el hemisferio visual contralateral o ipsilateral a la posición del electrodo, en sujetos jóvenes. También se incluyen los trazados obtenidos ante ensayos homogéneos.

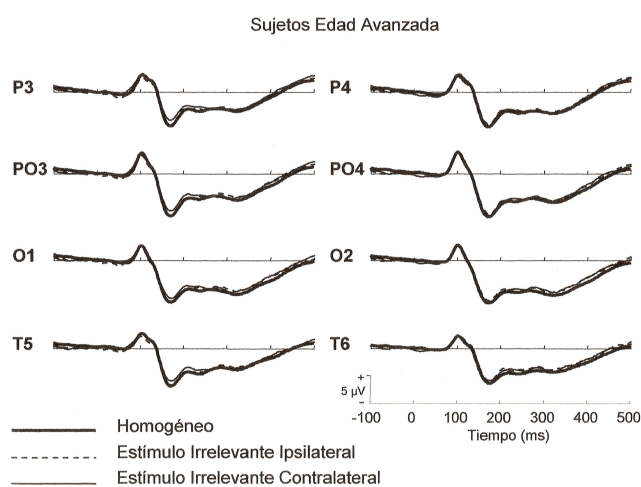


FIGURA 14. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con un estímulo irrelevante presentado en el hemicampo visual contralateral o ipsilateral a la posición del electrodo, en sujetos de edad avanzada. También se incluyen los trazados obtenidos ante ensayos homogéneos.

Este resultado sugiere que el estímulo de color irrelevante para la tarea de búsqueda no produjo una captura automática de la atención hacia su localización de aparición en ninguno de los dos grupos.

4.2.3. Comparación de los PE obtenidos ante los tres tipos de ensayo de búsqueda

Los resultados comentados hasta el momento parecen sugerir que los estímulos irrelevantes no produjeron una captura automática de la atención hacia su localización en ninguno de los dos grupos de edad. Con el fin de explorar con detenimiento esta cuestión, comparamos los promedios de PE obtenidos ante ensayos homogéneos con los promedios obtenidos ante ensayos con estímulo

objetivo y con los promedios obtenidos ante ensayos con estímulo irrelevante. Para ello ejecutamos un nuevo ANOVA en el que fueron incluidos los tres tipos de ensayo. Los ensayos con estímulos salientes (tanto objetivo como irrelevante) localizados en el hemisferio visual derecho e izquierdo fueron promediados juntos en este nuevo análisis para permitir la comparación con los ensayos homogéneos. Los promedios de PE obtenidos en los sujetos jóvenes y en los sujetos de edad avanzada ante los tres tipos de ensayo en localizaciones posteriores se representan en las Figuras 15 y 16, respectivamente.

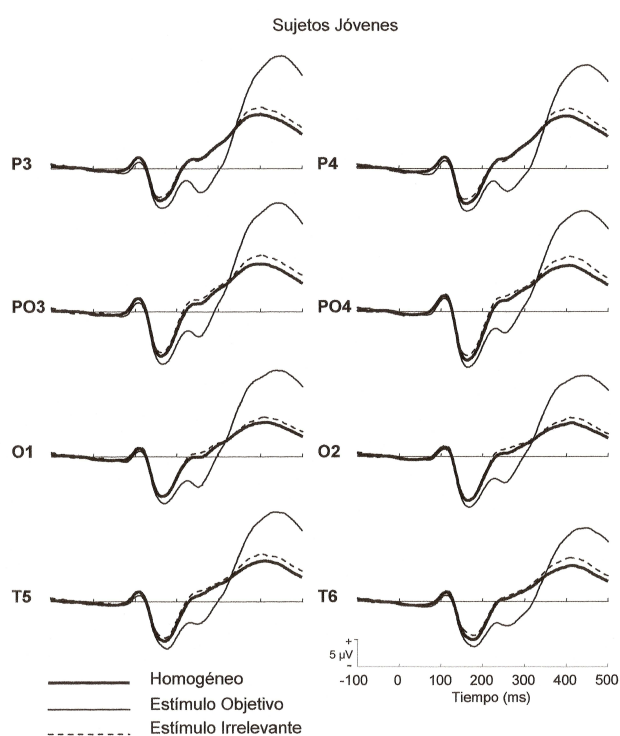


FIGURA 15. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con estímulo objetivo, ante ensayos con estímulo irrelevante, y ante ensayos homogéneos en sujetos jóvenes.

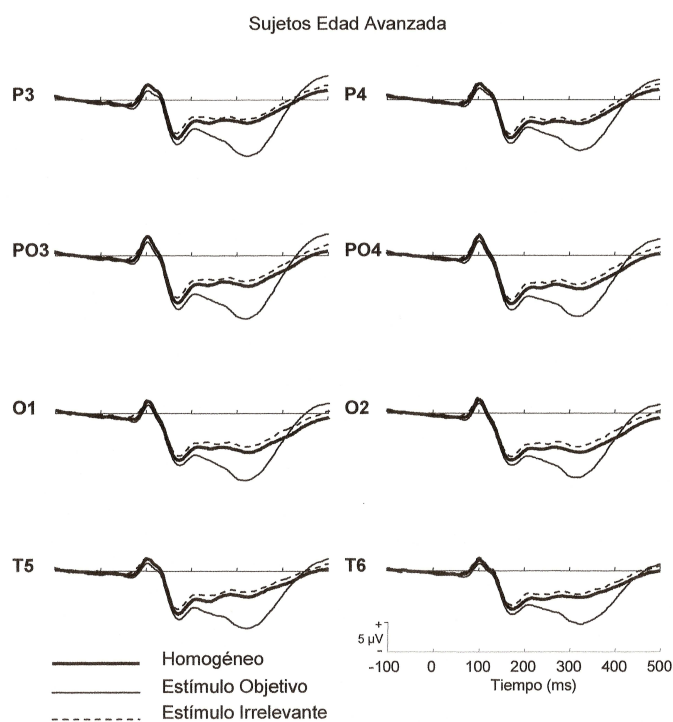


FIGURA 16. Trazados de PE obtenidos ante ensayos con estímulo objetivo, ante ensayos con estímulo irrelevante, y ante ensayos homogéneos en sujetos de edad avanzada.

La mayor diferencia entre los trazados obtenidos ante los tres tipos de ensayo se observó en el rango de latencia del componente N2, en el cual el voltaje medio fue más negativo ante los ensayos con objetivo que ante los otros dos tipos de ensayo en ambos grupos de edad. Este resultado sugiere que los ensayos con estímulo objetivo recibieron un procesamiento adicional con respecto a los ensayos en los que dicho estímulo estaba ausente independientemente de la edad. Un incremento similar en la amplitud del componente N2 posterior ante estímulos objetivo frente a estímulos irrelevantes y ensayos homogéneos, ha sido previamente observado en estudios de búsqueda visual (Luck y Hillyard, 1994a, 1994b) en

sujetos jóvenes. En dichos estudios, este efecto fue denominado N2pb (bilateral) para diferenciarlo del componente N2pc.

Es importante resaltar que los componentes previos a N2 no se vieron diferencialmente afectados por el tipo de ensayo, lo que descarta la posibilidad de que el estímulo objetivo haya sido detectado sin la implicación de procesos atencionales, en cuyo caso los trazados de PE obtenidos ante ensayos con objetivo deberían diferenciarse de los trazados ante ensayos con estímulo irrelevante y homogéneos a etapas tempranas del procesamiento reflejadas por los componentes P1 y N1. Además, no se observaron componentes relacionados con procesos atencionales ante los ensayos homogéneos ni ante los ensayos con presencia de un estímulo irrelevante. A este respecto, el ANOVA mostró un efecto significativo del Tipo de Ensayo sobre la amplitud de N2 ($F(2, 74) = 159,53, p = 0,0001, \epsilon = 0,52$). Las comparaciones múltiples confirmaron que la amplitud media del componente N2 fue significativamente mayor ante ensayos con objetivo que ante los otros dos tipos de ensayo (irrelevante: $p < 0,0001$; homogéneo: $p < 0,0001$), sin diferencias significativas en la amplitud media de N2 entre ensayos homogéneos y ensayos con estímulo irrelevante ($p = 0,26$). Estos resultados indicaron que los ensayos con un estímulo irrelevante y los ensayos homogéneos no fueron procesados diferencialmente en ninguno de los dos grupos, lo que nos lleva a concluir de nuevo que los estímulos irrelevantes de color no produjeron una captura de la atención.

La ausencia de un componente N2 claramente identificable ante la presencia de un estímulo irrelevante, de modo similar a lo que ocurre ante ensayos homogéneos, sugiere que estos estímulos fueron rechazados de modo temprano y que no fueron procesados al mismo nivel que los ensayos con estímulo objetivo.

Como se describió en la sección de métodos, con el objetivo de determinar la posibilidad de que el componente N2pc ante los estímulos salientes irrelevantes se observe sólo durante los bloques iniciales de la tarea, se calcularon promedios de PE ante los ensayos con un estímulo irrelevante en tres bloques consecutivos. En el ANOVA en el que se incluyeron los tres bloques (bloque A, bloque B, bloque C), el efecto principal del factor Bloque no alcanzó la significación estadística ($F(2, 74) = 0,77, p = 0,46$). Además, la interacción entre Lateralidad y Bloque tampoco fue significativa ($F(2, 74) = 0,39, p = 0,67$), revelando que la diferencia de amplitud entre los trazados ipsilateral y contralateral no fue significativa en el rango de latencia de N2 en ninguno de los bloques. De este modo, es posible concluir que el componente N2pc estuvo ausente ante los ensayos con un estímulo irrelevante de color a lo largo de toda la tarea experimental.

5. DISCUSIÓN

En el presente estudio se registraron los PE de sujetos jóvenes y de edad avanzada durante la ejecución de una tarea de búsqueda visual en la que debían detectar la presencia de un estímulo objetivo saliente que difería de los distractores por su orientación. Con el objetivo de evaluar los efectos de la edad sobre el posible desplazamiento de la atención hacia la localización de aparición de un estímulo saliente irrelevante para la tarea de búsqueda, se presentó además un estímulo distractor definido por una característica simple diferente (el color) sin conocimiento previo de los sujetos. En la medida en que la característica que definía a este estímulo era irrelevante para la tarea de búsqueda, un desplazamiento de la atención hacia su localización en el campo visual, indicado

por la aparición del componente N2pc, estaría reflejando un procesamiento automático que tendría lugar sin la intención del sujeto.

Desde el punto de vista conductual, se observó un aumento en el TR medio y una disminución en la tasa de aciertos con la edad. Estos resultados son consistentes con estudios conductuales previos en los que se ha demostrado que los sujetos de edad avanzada muestran una ejecución más lenta y menos precisa que los sujetos jóvenes en tareas que implican la búsqueda de objetos en la escena visual (Hommel *et al.*, 2004; Madden, 1992; Madden *et al.*, 1994; Madden y Whiting, 2004; McDowd y Shaw, 2000; Plude y Hoyer, 1986; Tales *et al.*, 2004).

Estudios conductuales previos han demostrado, además, que ciertas características visuales salientes de los estímulos tienen la capacidad de capturar la atención de los sujetos hacia su localización, interfiriendo o enlenteciendo el procesamiento del estímulo relevante (Horstmann, 2002; Pashler, 1988; Theeuwes, 1991, 1992, 1994). Sin embargo, en el presente estudio, la presentación de ensayos con un estímulo irrelevante definido por una característica saliente como es el color no produjo un incremento en el TR, con respecto a los ensayos con estímulo objetivo, por lo que descartamos la presencia de efectos de interferencia desde el punto de vista conductual. Este hallazgo concuerda con resultados previos que informaron de la ausencia de una captura atencional ante un estímulo irrelevante definido por el color incluso cuando se presentaba por primera vez y de forma inesperada para los sujetos (Gibson y Jiang, 1998). Estos resultados nos llevan a concluir que el nivel de saliencia de un estímulo no es suficiente, por sí solo, para producir una captura involuntaria de la atención (al menos cuando depende de una característica simple).

Además, tanto los sujetos jóvenes como los sujetos de edad avanzada se mostraron igualmente capaces de ignorar los estímulos irrelevantes, sugiriendo

que el mecanismo *top-down* de inhibición de dichos estímulos se mantiene inalterado con el avance de la edad. Es decir, los datos apuntan a que, bajo las presentes condiciones experimentales, la capacidad de los sujetos de edad avanzada para suprimir una respuesta atencional automática hacia el estímulo de color es similar a la de los sujetos jóvenes. En esta línea, estudios previos han informado de una ejecución inafectada por la distracción en sujetos ancianos (Ho y Scialfa, 2002; Hommel *et al.*, 2004; Scialfa *et al.*, 2000; Whiting *et al.*, 2005). En este sentido, nuestros resultados contradicen los supuestos básicos de las teorías del déficit de control inhibitorio en este contexto, que atribuyen el declive asociado a la edad en la ejecución de tareas de búsqueda visual a una dificultad para inhibir de forma efectiva el procesamiento de la información distractora e irrelevante (Hasher y Zacks, 1988; Lustig *et al.*, 2001).

Desde el punto de vista psicofisiológico, ante los ensayos de búsqueda que contenían un estímulo objetivo se observó un claro componente N2pc en ambos grupos de edad. Dado que este componente se ha considerado como un correlato psicofisiológico preciso de la focalización de la atención sobre el estímulo que lo genera cuando aparece rodeado de distractores (Eimer, 1996; Luck y Ford, 1998; Luck, Girelli *et al.*, 1997; Luck y Hillyard, 1994a, 1994b, 1995; Woodman y Luck, 1999, 2003), el hecho de que se observe ante objetivos definidos por una característica visual básica y saliente, como es la orientación, sugiere que tales estímulos requieren un desplazamiento de la atención hacia su localización para poder ser procesados y finalmente detectados por los sujetos. Este hallazgo está en línea con los resultados presentados en estudios previos con sujetos jóvenes, en los que también se comprobó que la búsqueda de un estímulo definido por la orientación implicaba una focalización de la atención reflejada por el componente N2pc (Girelli y Luck, 1997; Leonards *et al.*, 2003; Luck y Hillyard, 1994a, 1994b, 1995). Este tipo de resultados contradicen los supuestos

básicos de las teorías clásicas sobre búsqueda visual, según los cuales la búsqueda de un estímulo objetivo definido por una única característica saliente que lo diferencia de los distractores, debería tener lugar sin la implicación de procesos atencionales.

La inspección visual de los trazados de PE obtenidos en ambos grupos de edad ante los ensayos con estímulo objetivo mostró una aparente asimetría hemisférica en la magnitud del componente N2pc, que parece menor en los electrodos situados sobre el hemisferio derecho. A este respecto es necesario tener en cuenta que, aunque la atención es una función bilateralizada, se ha reconocido el papel predominante del hemisferio derecho en la regulación de la atención selectiva (Corbetta *et al.*, 1993; Mesulam, 1981, 1999). Específicamente, se ha demostrado que el hemisferio izquierdo ejerce un control unilateral (contralateral) de la atención, de forma que modula en mayor medida la atención perceptiva al hemicampo visual derecho, mientras que el hemisferio derecho ejerce un control bilateral (ipsilateral y contralateral) modulando la atención de ambos hemicampos visuales en igual medida. Esto podría explicar que la diferencia entre los trazados ipsilateral y contralateral (y por tanto el componente N2pc) sea ligeramente menor en los electrodos situados sobre el hemisferio derecho en ambos grupos de edad.

Además, de forma consistente con estudios previos, el componente N2pc observado en ambos grupos de edad en el presente estudio se caracterizó por un incremento de la negatividad en electrodos posteriores contralaterales al hemicampo visual atendido en el rango de latencia correspondiente a N2, con valores de amplitud máximos sobre áreas parietooccipitales (Luck, Girelli *et al.*, 1997; Luck y Hillyard, 1994a; Woodman y Luck, 2003).

Una vez constatada la presencia del componente N2pc ante los ensayos con objetivo en ambos grupos de edad, uno de los propósitos principales de este

estudio era el de explorar los efectos del envejecimiento sobre su latencia y amplitud. En cuanto a la latencia, se observó un incremento significativo en los sujetos de edad avanzada en comparación con los jóvenes. Teniendo en cuenta que este parámetro se ha considerado en la literatura previa como una medida precisa del tiempo requerido para desplazar la atención hacia un posible estímulo objetivo en un entorno de búsqueda visual (Luck *et al.*, 2000; Woodman y Luck, 1999, 2003), este hallazgo sugiere que los sujetos de mayor edad emplean más tiempo que los sujetos jóvenes para localizar dicho estímulo objetivo. En este sentido, la latencia de N2pc puede considerarse como una medida más precisa del procesamiento que ocurre durante la búsqueda visual que el TR. Concretamente, Wolber y Wascher (2003) demostraron que un cambio en la demanda atencional durante una tarea de búsqueda visual puede ser tan sutil que no afecte al TR, pero sí se vería reflejado por un cambio en la latencia de N2pc. Así, observaron que un incremento en el tamaño de la serie durante la búsqueda de un estímulo definido por la conjunción de forma y color daba lugar a un incremento significativo de la latencia de N2pc, manteniéndose inalterado el TR.

Uno de los resultados más relevantes de este estudio fue, por tanto, la observación de un curso temporal diferencial en función de la edad del efecto N2pc ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo. Dicho resultado parece indicar que el proceso de envejecimiento implica un enlentecimiento significativo del desplazamiento de la atención visoespacial hacia los estímulos relevantes. Este hallazgo complementa nuestros resultados conductuales, así como los de otros estudios previos que revelaron un enlentecimiento asociado a la edad en la velocidad de respuesta (Hommel *et al.*, 2004; Madden *et al.*, 1994; Madden y Whiting, 2004), en el sentido de que aporta evidencia de que el incremento observado en el TR puede deberse en parte a un enlentecimiento del proceso de selección atencional en sí mismo.

Por otro lado, se observó una reducción significativa de la amplitud media de N2pc en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes. Teniendo en cuenta que este parámetro se ha considerado como una medida de focalización atencional que refleja la cantidad de recursos atencionales asignados a un estímulo (Luck, Girelli *et al.*, 1997), este hallazgo parece indicar una reducción de la proporción de recursos atencionales dedicados por los sujetos de edad avanzada al procesamiento de los estímulos objetivo.

Así, nuestros hallazgos proporcionan la primera evidencia de que el proceso de envejecimiento retrasa y atenúa de forma específica la focalización de la atención selectiva en la localización de un estímulo objetivo durante una tarea de detección de características básicas en el contexto de la búsqueda visual (Lorenzo-López, Amenedo y Cadaveira, *en prensa*).

Un patrón similar de cambios asociados a la edad ha sido previamente observado afectando a otros componentes negativos de los PE —también relacionados con procesos atencionales— durante tareas de selección de características visuales no espaciales. Específicamente, un componente negativo prominente denominado *negatividad de selección* (NS), que ocurre en el rango de latencia del componente N2 en electrodos posteriores, se ha mostrado igualmente sensible al proceso de envejecimiento, mostrando una reducción de su amplitud y un incremento de su latencia en sujetos ancianos (Czigler, 1996; Kenemans, Smulders y Kok, 1995). Estos hallazgos sugieren que el envejecimiento afecta al proceso de selección de la estimulación relevante, y han sido interpretados como evidencia de una dificultad asociada a la edad para mantener la atención focalizada en características no espaciales de los estímulos visuales.

Otro de los objetivos de este estudio fue el de determinar si estímulos irrelevantes para la tarea de búsqueda (definidos por una característica saliente como es el color) producen una captura automática de la atención reflejada por la

aparición del componente N2pc. Este interés radica en la existencia de estudios previos que demostraron que determinadas características visuales simples y salientes, entre ellas el color, pueden capturar la atención de forma automática incluso cuando son irrelevantes (Eimer y Kiss, 2006; Girelli y Luck, 1997; Hickey *et al.*, 2006; Luck y Hillyard, 1994a). En tales estudios, la presencia de N2pc ante los estímulos irrelevantes se ha interpretado como evidencia psicofisiológica de captura atencional. Además, nos interesaba determinar si los sujetos de edad avanzada se muestran más vulnerables a dicha captura atencional.

Como hemos mencionado hasta el momento, se observó un claro componente N2pc ante los ensayos con un estímulo objetivo definido por la orientación en ambos grupos de edad. Sin embargo, este componente no se observó en ninguno de los dos grupos ante los ensayos que contenían un estímulo irrelevante definido por el color entre los distractores. Por el contrario, estos ensayos provocaron un componente N2 posterior bilateral, relacionado con el análisis perceptivo global de los estímulos más que con un procesamiento postperceptivo (Luck y Hillyard, 1994a; Ritter, Simson y Vaughan, 1983). Este resultado sugiere que —al menos bajo el contexto experimental utilizado— los estímulos irrelevantes no implican la actuación de procesos de focalización atencional para poder ser rechazados como no objetivos, sino que son eficazmente descartados de la selección a partir de un análisis puramente perceptivo (Girelli y Luck, 1997; Luck y Hillyard, 1994a, 1994b). En este sentido, si la atención hubiera sido atraída de forma automática hacia la localización de aparición del estímulo de color, deberíamos haber observado un incremento de la negatividad sobre el córtex contralateral, que estuvo ausente.

Además, nuestros datos revelaron que los promedios de PE obtenidos ante los ensayos que contenían un estímulo irrelevante de color entre los distractores no difirieron significativamente de los promedios obtenidos ante los

ensayos homogéneos, en lo que respecta al intervalo temporal correspondiente al componente N2 posterior, en ninguno de los dos grupos de edad. En este sentido, en la literatura psicofisiológica se ha asumido de forma general que una equivalencia en la morfología de los PE obtenidos entre dos condiciones experimentales proporciona evidencia de un nivel de procesamiento similar en ambas condiciones, mientras que una diferencia cualitativa entre los patrones de PE obtenidos entre dos condiciones, indicaría el funcionamiento de modos distintos de procesamiento en cada una de dichas condiciones (Hillyard y Kutas, 1983). Siguiendo este razonamiento, nuestros resultados parecen indicar que el nivel de procesamiento ante ensayos con un estímulo irrelevante fue similar al observado ante ensayos homogéneos, en los que no se espera un desplazamiento atencional, con lo que de nuevo, nuestros datos indican que el estímulo de color irrelevante para la tarea de detección no capturó la atención de los sujetos hacia su localización, independientemente de la edad. Un resultado similar fue obtenido por Girelli y Luck (1997) en una muestra de sujetos jóvenes sanos, quienes tampoco observaron el componente N2pc ante un estímulo definido por el color cuando dicha característica era irrelevante para la tarea de búsqueda. Con el presente estudio, ampliamos este hallazgo documentando un resultado similar en una muestra de sujetos de edad avanzada. Concretamente, Girelli y Luck (1997) emplearon una tarea de búsqueda visual en la que presentaron estímulos definidos por el color, la forma o la dirección del movimiento, y observaron que sólo los estímulos irrelevantes definidos por la dirección del movimiento (estímulos que se movían en la dirección opuesta a los demás estímulos de la serie) provocaban el componente N2pc, incluso cuando la atención de los sujetos estaba fuertemente focalizada en una tarea difícil de discriminación de letras presentada en el centro del campo visual. A partir de estos resultados, los autores sugirieron que únicamente los estímulos definidos por el movimiento, y no los

estímulos definidos por el color o la orientación, producen una captura automática de la atención cuando son irrelevantes para la tarea de búsqueda.

Por otro lado, nuestros resultados son inconsistentes con los modelos que han defendido que la presencia de un estímulo saliente irrelevante captura la atención hacia su localización de una manera ineludible (Theeuwes, 1991, 1992, 1994), independientemente de factores *top-down* (Theeuwes, 2004). En esta línea, nuestros resultados son inconsistentes con los de Hickey y colaboradores (Hickey *et al.*, 2006), quienes registraron N2pc ante estímulos de color irrelevantes para la tarea cuando los sujetos debían buscar un estímulo definido por su forma (un círculo presentado entre rombos, o un rombo presentado entre círculos dependiendo del bloque experimental). En nuestra opinión, las diferencias en los resultados pueden radicar en las características de las tareas empleadas. Así, mientras que en nuestro estudio se requería la detección de la presencia o ausencia de un estímulo objetivo definido por su orientación, en el estudio de Hickey y colaboradores los sujetos debían realizar una tarea de discriminación de la orientación de una línea (vertical/horizontal) contenida en el interior del estímulo objetivo definido por su forma y en dar una respuesta diferente en cada caso. El hecho de que todos los estímulos presentes en la serie (tanto el objetivo, como el distractor saliente y el resto de los distractores) contuviesen esta línea en su interior puede haber propiciado una mayor captura del estímulo de color. Es necesario tener en cuenta, además, que el color (rojo o verde) empleado para capturar la atención en unos ensayos, formaba parte de las características del objetivo en otros ensayos, con lo que la presencia del componente N2pc puede no reflejar un desplazamiento puramente automático de la atención en este estudio.

En estudios previos se ha comprobado que los estímulos irrelevantes producen una captura de la atención de forma más marcada cuando comparten

alguna de las características distintivas del estímulo que es relevante para la tarea (Arnott *et al.*, 2001). En esta línea, en estudios de búsqueda visual se observó el componente N2pc ante estímulos irrelevantes que compartían características con el estímulo objetivo, mientras que se mantuvo ausente ante estímulos irrelevantes fácilmente diferenciables (Luck y Hillyard, 1994b). Estos autores interpretaron que en el primer caso se requiere la implicación de un proceso atencional para diferenciar los estímulos debido a su alto grado de similitud, mientras que en el segundo caso los estímulos irrelevantes podrían ser rechazados de modo temprano, automático, sin la intervención de procesos atencionales debido a que el grado de similitud con el estímulo a buscar es bajo.

Siguiendo este razonamiento, y teniendo en cuenta que en nuestro estudio el estímulo irrelevante (barra horizontal de color rojo) fue fácilmente diferenciable del estímulo objetivo que debía ser detectado (barra vertical de color azul), es posible que la atención espacial focalizada sea innecesaria para rechazarlo. En este sentido, podríamos concluir que no se observó el componente N2pc ante los estímulos irrelevantes de color porque éstos pudieron ser rechazados de forma preatencional. Es decir, dichos estímulos no necesitarían ser evaluados ni comparados con el estímulo objetivo por ser claramente diferenciables del mismo. En este sentido, la ausencia de un desplazamiento atencional hacia la localización de un estímulo irrelevante de color, reflejada por la ausencia del componente N2pc en ambos grupos de edad, sugiere que el análisis preliminar responsable del rechazo preatencional de características irrelevantes no se encuentra afectado por el envejecimiento, al menos en tareas de detección de características simples como la empleada en el presente estudio.

Es necesario tener en cuenta, además, que la identidad del estímulo objetivo que debe ser detectado y la del estímulo irrelevante saliente se mantuvo constante a lo largo de todos los bloques experimentales en el presente estudio.

Dado que se ha propuesto en estudios previos que la captura atencional podría habituarse de forma rápida con la presentación repetitiva de un estímulo irrelevante para la tarea (Gibson y Jiang, 1998; Horstmann, 2002; Warner *et al.*, 1990), se podría argumentar la posibilidad de que el estímulo irrelevante de color vea mermada su efectividad para atraer la atención a medida que aumenta la práctica, siendo el componente N2pc observado sólo al comienzo de la tarea experimental. Sin embargo, nuestros resultados han descartado esta posibilidad, evidenciando la ausencia de dicho componente ante el estímulo de color desde los primeros ensayos, sugiriendo que la característica de color no indujo una captura de la atención independientemente de la práctica.

Por otro lado, debido a que la característica visual de color no definía nunca al objetivo, es probable que los sujetos hayan ignorado de forma efectiva los estímulos irrelevantes de color mediante la adopción de un estado atencional específico que los prepare para buscar en la dimensión adecuada (en este caso la orientación). Este punto de vista es consistente con la propuesta que defiende que la captura atencional por una característica visual simple no es un proceso puramente automático, sino que puede ser modulado o incluso suprimido por el estado atencional de los sujetos (Arnott *et al.*, 2001; Bacon y Egeth, 1994; Connor, Egeth y Yantis, 2004; Folk y Remington, 1998; Folk *et al.*, 1992; Peterson y Kramer, 2001; Theeuwes y Burger, 1998). Por tanto, es posible que factores *top-down* hayan contribuido a que tanto los sujetos jóvenes como los de edad avanzada ignorasen el efecto distractor de los estímulos irrelevantes de color. En esta línea, estudios conductuales previos han demostrado que sujetos jóvenes y ancianos son capaces de beneficiarse de una guía atencional *top-down* para reducir el efecto distractor de estímulos irrelevantes (Colcombe *et al.*, 2003; Madden *et al.*, 2004; Whiting, Madden, Pierce y Allen, 2005). De hecho, en el contexto de la búsqueda de características simples, Whiting y colaboradores

(Whiting *et al.*, 2005) observaron que en condiciones en las que el atributo visual que define al estímulo objetivo se mantiene constante a lo largo de todos los ensayos, se produce una facilitación o guía *top-down* de la atención que da lugar a una reducción significativa del TR con respecto a la condición en la que la característica que define al estímulo objetivo es variable (en la que se observan costes en el TR). Estos autores demostraron, además, que el beneficio en el TR observado en condiciones de estímulo objetivo constante, era similar en sujetos jóvenes y en sujetos de edad avanzada. Este hallazgo les llevó a sugerir que factores *top-down* puestos en marcha en condiciones de estímulo constante permiten a los sujetos jóvenes y ancianos evitar de forma eficiente los posibles efectos distractores de la información irrelevante.

6. CONCLUSIONES

Las principales conclusiones derivadas de los resultados relativos a los efectos de la edad sobre el desplazamiento de la atención selectiva en un contexto de búsqueda visual son las siguientes:

1) Desde el punto de vista conductual se observa un incremento del TR y una reducción de la tasa de aciertos en los sujetos de edad avanzada con respecto a los jóvenes, que sugiere la existencia de un deterioro en los procesos de búsqueda visual con el avance de la edad.

2) En ambos grupos de edad, los ensayos de búsqueda con presencia de un estímulo objetivo dan lugar a un patrón de actividad cerebral en el que se observa un fuerte efecto de contralateralización en electrodos posteriores en el rango de latencia de N2, confirmando la presencia de un componente N2 posterior y contralateral (N2pc) similar al descrito en la literatura previa ante tareas de búsqueda visual de características. Estos resultados sugieren que

en ambos grupos de sujetos la identificación y detección correcta del estímulo relevante implica el desplazamiento de la atención hacia la localización espacial en la que aparece dicho estímulo.

3) Los ensayos con presencia de un estímulo irrelevante saliente definido por el color no producen una captura automática de la atención en ninguno de los dos grupos, lo que sugiere que tales estímulos pueden ser descartados sin la implicación de recursos atencionales.

4) La presencia del componente N2pc ante el estímulo objetivo y su ausencia ante el estímulo irrelevante saliente es consistente con los modelos que asumen que la percepción está afectada en gran medida por procesos *top-down*, de modo que el hecho de buscar un estímulo definido por una característica visual específica posibilita la adopción de un determinado estado atencional que permite descartar de la selección, de forma rápida y preatencional, aquellos estímulos que no comparten la característica relevante.

5) Se proporciona la primera evidencia de que el proceso de envejecimiento retrasa y atenúa la magnitud del mecanismo de desplazamiento de la atención selectiva reflejado por el componente N2pc. Estos hallazgos contribuyen a clarificar los déficits asociados a la edad en la selección de la información visual, sugiriendo que las dificultades que experimentan los sujetos de edad avanzada en tareas de búsqueda visual podrían estar parcialmente explicadas por un enlentecimiento específico de la velocidad de desplazamiento atencional y por una reducción en la cantidad de recursos atencionales movilizados hacia el estímulo relevante. En este sentido, podría concluirse que la peor ejecución conductual típicamente observada en tareas de búsqueda visual en sujetos ancianos representa una combinación de factores relacionados con el curso temporal del desplazamiento de la atención (latencia

de N2pc) y de factores relacionados con la cantidad de recursos atencionales movilizados para detectar el estímulo objetivo (amplitud de N2pc).

6) El mecanismo *top-down* de inhibición de la estimulación irrelevante está preservado en sujetos de edad avanzada, al menos durante una tarea de detección de características visuales simples en la que tanto la identidad del estímulo objetivo que debe ser detectado como la del estímulo irrelevante que debe ser rechazado permanecen constantes a lo largo de toda la tarea experimental. A partir de este hallazgo podríamos descartar que el envejecimiento se asocie con un declive general de la función inhibitoria, aunque es posible que se produzcan declives específicos en ciertos procesos inhibitorios que no se pongan de manifiesto bajo las presentes condiciones experimentales.

VI. EFECTOS DE LA EDAD SOBRE EL COMPONENTE P3 DURANTE LA REALIZACIÓN DE UNA TAREA DE BÚSQUEDA VISUAL

1. INTRODUCCIÓN

En el apartado V se han explorado los efectos de la edad sobre el mecanismo de desplazamiento de la atención selectiva reflejado por el componente N2pc. En este apartado se abordará el estudio de los efectos de la edad sobre un componente más tardío de los PE, P300 (o, de forma abreviada, P3), relacionado con procesos de evaluación y clasificación estimular, mediante la combinación del registro de PE con el empleo de sLORETA, lo que nos permitirá obtener una visión más completa de los cambios que se producen con la edad en los mecanismos neurales que subyacen a los procesos de búsqueda visual.

1.1. Descripción del componente P3

El componente P3 es una prominente onda positiva cuyo pico máximo aparece alrededor de los 250-600 ms, dependiendo del tipo de tarea que se utilice para su generación, y cuya distribución máxima se sitúa en áreas parietales y centrales de línea media. Este componente ha sido registrado típicamente mediante el paradigma *oddball*, que implica el reconocimiento de un estímulo objetivo relevante y poco frecuente presentado de forma aleatoria entre una serie compuesta por otro estímulo más frecuente denominado estándar. Sin embargo, P3 también se ha observado ante otros tipos de tareas de discriminación que implican un estado de atención por parte del sujeto, tanto en la modalidad

auditiva como en la visual y somatosensorial (para una revisión reciente ver Hruby y Marsalek, 2003), siendo mayor su latencia y su amplitud en la modalidad visual que en la auditiva (Katayama y Polich, 1999; Pfefferbaum, Ford, Wenegrat, Roth y Kopell, 1984). Desde su descubrimiento por Sutton y colaboradores (Sutton, Braren, Zubin y John, 1965), ha sido uno de los componentes de los PE más estudiados en la literatura científica, debido a su relación con mecanismos de procesamiento de la información como la atención o la memoria (Polich, 1996, 2003).

Esta onda, de carácter endógeno, parece estar compuesta por dos subcomponentes denominados P3a y P3b (para una revisión ver Polich, 2003). El primero de ellos aparece en localizaciones frontocentrales cuando en la secuencia de estímulos se intercalan de forma aleatoria otros de carácter inesperado y novedoso, irrelevantes para la tarea (Squires, Squires y Hillyard, 1975), por lo que P3a se ha considerado como un componente endógeno relacionado con los procesos de orientación de la atención (ver Escera, Alho, Winkler y Näätänen, 1998; Periañez y Barceló, 2004, para una perspectiva ampliada sobre el significado funcional de P3a). Por su parte, el componente P3b se corresponde con la onda P3 parietocentral que aparece ante estímulos relevantes para la tarea o ante estímulos que implican la toma de decisiones. En este trabajo nos centramos en el componente P3b, al que nos referiremos como P3.

El componente P3 se ha relacionado con el procesamiento cognitivo de los estímulos relevantes debido a que su latencia y amplitud varían cuando se manipulan condiciones de la tarea como la incertidumbre, las expectativas, la probabilidad de aparición del estímulo o su probabilidad subjetiva. El significado funcional concreto que se le ha atribuido abarca multitud de procesos cognitivos. Entre las hipótesis explicativas más extendidas de este componente destacan las

formuladas por Donchin (1981) y por Verleger (1988). La hipótesis de la 'actualización del contexto' (Donchin, 1981; Donchin y Coles, 1988) defiende que el componente P3 refleja la activación de un mecanismo córtico-límbico de procesamiento que se encarga de actualizar o revisar las representaciones que de los estímulos se forman en la memoria de trabajo. Por su parte, la teoría del 'cierre de contexto' (Verleger, 1988) propone que el componente P3 representa el cierre o finalización de una etapa de procesamiento voluntario en el córtex de asociación temporoparietal.

La latencia de P3 se ha considerado como una medida sensible de la velocidad del procesamiento cognitivo asociado con la evaluación y clasificación del estímulo atendido, generalmente independiente de los procesos de selección de respuesta y de medidas conductuales de TR (Coles, Smid, Scheffers y Otten, 1995; Kutas, McCarthy y Donchin, 1977; McCarthy y Donchin, 1981; Verleger, 1997).

Por su parte, la amplitud de P3 se ha considerado como un índice de la cantidad de recursos atencionales involucrados en una determinada tarea, siendo proporcional a la cantidad de atención que el sujeto asigna al estímulo relevante (Fabiani, Karis y Donchin, 1990; Kok, 1997; Polich, 1996; Polich y Kok, 1995). Se ha demostrado, además, la existencia de una relación inversa entre la amplitud de P3 y la probabilidad de presentación del estímulo que lo genera, de modo que es el estímulo infrecuente el que da lugar a un componente P3 de mayor amplitud puesto que requiere una mayor movilización de recursos atencionales y de memoria para su correcta clasificación (Donchin y Coles, 1988). Además, la amplitud de P3 se encuentra determinada por la relevancia del estímulo para la tarea, de modo que a igual probabilidad de aparición, la amplitud será mayor ante los estímulos a los que se debe responder.

En la literatura psicofisiológica previa, ha sido ampliamente demostrada la utilidad del componente P3 en el estudio de los cambios neurocognitivos asociados a la edad. En este sentido, los resultados de diversos estudios de PE mediante paradigmas tanto visuales como auditivos han demostrado la existencia de importantes cambios relacionados con el avance de la edad en la latencia, amplitud y distribución topográfica de P3. Específicamente, existe consenso acerca de un incremento significativo y progresivo de la latencia de este componente con la edad (Amenedo y Díaz, 1998; Iragui, Kutas, Mitchiner y Hillyard, 1993; Kutas, Iragui y Hillyard, 1994; Pfefferbaum y Ford, 1988; Pfefferbaum *et al.*, 1984; Polich, 1997; Van der Lubbe y Verleger, 2002; Verleger, Neukater, Kompf y Vieregge, 1991). Se ha demostrado, además, que la relación de la latencia de P3 con la edad depende de factores estimulares, de las condiciones de la tarea y de las características de la muestra empleada en los diversos estudios (para una revisión ver Polich, 1996).

Por lo que respecta a los cambios que se producen en la amplitud de P3 con el avance de la edad, los resultados son menos consistentes, especialmente en tareas visuales. Así, aunque en general se ha observado una disminución de su amplitud en sujetos ancianos, la relación de la amplitud de P3 con la edad depende en gran medida de la localización de los electrodos sobre el pericráneo. A este respecto, algunos estudios han informado de una amplitud de P3 inalterada en sujetos de edad avanzada (Pfefferbaum *et al.*, 1984), mientras que otros estudios han mostrado una disminución de amplitud sólo en determinadas localizaciones (Pfefferbaum y Ford, 1988; Polich, 1997).

Otro hallazgo común ha sido la existencia de una alteración en la distribución pericraneal del componente P3, que se muestra más homogénea y equipotencial en los sujetos ancianos (Amenedo y Díaz, 1998; Fabiani y

Friedman, 1995; Fabiani, Friedman y Cheng, 1998; Fjell y Walhovd, 2001; Ford y Pfefferbaum, 1991; Friedman, Kazmerski y Fabiani, 1997; Friedman, Simpson y Hamberger, 1993; Pfefferbaum *et al.*, 1984; Verleger *et al.*, 1991). Este cambio de distribución se ha explicado como un desplazamiento del foco de P3 hacia zonas anteriores o frontales del cuero cabelludo en los sujetos ancianos, lo que sugiere que en la latencia de P3 se encuentra activa una red diferente de estructuras cerebrales en jóvenes y ancianos. Tales alteraciones topográficas han sido interpretadas como el reflejo de problemas atencionales en los sujetos de edad avanzada, que continúan utilizando áreas frontales para el procesamiento de estímulos que ya deberían haber sido correctamente clasificados (Amenedo y Díaz, 1998; Fabiani y Friedman, 1995; para una revisión reciente ver Friedman, 2003). En este sentido, el mantenimiento de una respuesta de orientación ante estímulos que no resultan novedosos (que se pone de manifiesto por la persistencia del componente P3 en localizaciones frontales), se ha considerado como un fenómeno relacionado con el denominado de *dediferenciación* (incremento de activación frontal en sujetos ancianos) observado en estudios de neuroimagen funcional, y al que nos referiremos en mayor detalle más adelante.

En definitiva, en lo que se refiere a los efectos del envejecimiento sobre el componente P3, existe evidencia previa de una prolongación en su latencia, una reducción en su amplitud y una distribución pericraneal más homogénea en los sujetos de edad avanzada. Aunque la causa exacta de estos cambios y la función que mejor se ajusta a la relación de P3 con la edad constituyen todavía temas de controversia, en general se han interpretado como evidencia psicofisiológica de déficits asociados a la edad en el nivel de arousal, en los procesos de atención, de memoria operativa o en la velocidad de procesamiento estimular (Polich y Kok, 1995).

1.2. Generadores neurales de P3

Debido a su importante papel en los estudios sobre función neurocognitiva tanto en sujetos sanos como en poblaciones clínicas (Polich y Herbst, 2000), la localización de los generadores neurales de P3 ha suscitado considerable interés.

Desde la literatura psicofisiológica se ha sugerido que el componente P3 registrado desde el cuero cabelludo resulta de la activación conjunta de múltiples generadores neurales, que incluyen regiones corticales (unión temporoparietal), regiones talámicas y estructuras límbicas del lóbulo temporal medial (amígdala, hipocampo y giro parahipocámpico) (Johnson, 1993; Polich y Kok, 1995). Sin embargo, dado que el problema inverso dificulta en gran medida la localización de generadores basándose únicamente en la actividad EEG, han surgido diversos estudios de neuroimagen que han abordado el tema.

Así, en tareas tipo *oddball* y mediante RMf, se ha relacionado el componente P3 visual con una activación bilateral máxima del giro supramarginal y del córtex cingulado anterior, y con la activación en menor medida de regiones talámicas, del córtex insular, del córtex occipitotemporal inferior y del córtex prefrontal dorsolateral (Ardekani *et al.*, 2002; Clark, Fannon, Lai, Benson y Bauer, 2000). Además, también se ha relacionado con la activación de áreas parietales, con contribución de áreas visuales superiores y áreas supramodales de asociación (Bledowski *et al.*, 2004).

2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPÓTESIS

El principal objetivo fue el de extender los resultados obtenidos en el apartado V mediante el análisis de un componente más tardío de los PE, P3, también relacionado con procesos de atención selectiva, pero en etapas más tardías del

procesamiento en las que se lleva a cabo la evaluación de la estimulación relevante y su correcta clasificación como tal. Los objetivos específicos y las hipótesis planteadas se exponen a continuación.

1) Explorar los efectos del envejecimiento sobre los parámetros de latencia, amplitud y distribución topográfica del componente P3 en un entorno de búsqueda visual. Atendiendo a la literatura científica previa, se espera que este componente presente mayor latencia, menor amplitud, y una distribución más homogénea y equipotencial sobre el pericráneo en los sujetos de edad avanzada.

2) Identificar las regiones cerebrales de máxima activación en la latencia de P3 durante la realización de la tarea de búsqueda visual mediante el uso de sLORETA en sujetos jóvenes y de edad avanzada.

En este punto, una cuestión importante es la que se refiere a la determinación de los posibles orígenes neurales de la actividad EEG que se registra desde el cuero cabelludo mediante electrodos de superficie. A este respecto, las áreas cerebrales inmediatamente inferiores o próximas a un determinado electrodo no necesariamente son las responsables de dicha actividad, ya que el cerebro se comporta como un conductor de volumen, lo que implica que la actividad registrada desde una zona del cuero cabelludo pueda provenir de un área cerebral distante (problema inverso) (Rugg y Coles, 1995). Además, hay que tener en cuenta que la identificación de fuentes eléctricas cerebrales se encuentra limitada por la imposibilidad matemática de calcular una solución única para una fuente de localización de los PE registrados desde el cuero cabelludo (Brett, Johnsrude y Owen, 2002). En este sentido, el programa sLORETA proporciona una buena aproximación a la solución a dicho problema.

3) Comparar, mediante análisis estadísticos no paramétricos con sLORETA, la activación cerebral de los sujetos jóvenes con la activación de sujetos de edad avanzada ante los diferentes tipos de ensayos de búsqueda en la

latencia del componente P3. Teniendo en cuenta los cambios de distribución de voltaje frecuentemente observados en la latencia de P3 en poblaciones ancianas, de observarse este patrón en el presente estudio, cabría esperar la existencia de cambios en los patrones de activación de los sujetos de edad avanzada asociados a la generación de P3 durante la búsqueda visual.

3. MÉTODO

La muestra, el procedimiento general y la tarea experimental fueron descritos en el apartado V.

3.1. Análisis de los Potenciales Evocados: Identificación del componente P3

En este caso, la segmentación del EEG continuo (una vez corregidos los artefactos oculares) se realizó en épocas de 1000 ms, que incluían 100 ms previos a la estimulación (línea base), para cada sujeto por separado. A continuación se eliminaron las tendencias en la actividad EEG y aquellos ensayos cuya actividad excediera los $\pm 100 \mu\text{V}$.

Teniendo en cuenta que en diversos experimentos de búsqueda visual y atención selectiva el componente P3 se ha mostrado insensible a la posición del estímulo en el campo visual, los ensayos con estímulos presentados en el hemisferio visual derecho e izquierdo se promediaron juntos, dando lugar a tres promedios por sujeto: un promedio ante ensayos con estímulo objetivo, un promedio ante ensayos con estímulo irrelevante, y un promedio ante ensayos homogéneos. Se aplicó un filtro digital de 0,1-30 Hz y se corrigió la línea base en todos los canales activos.

La identificación del componente P3 se realizó mediante el marcado automático del pico de máxima amplitud en una ventana de latencia de 300-600 ms que se adaptó teniendo en cuenta las grandes medias de cada grupo de edad. La latencia de P3 se definió como el tiempo en ms transcurrido desde la aparición del ensayo de búsqueda hasta el pico de máximo voltaje en el electrodo Pz. Los valores de amplitud obtenidos se sometieron a un ANOVA de diseño mixto con la Edad (2 niveles: jóvenes, edad avanzada) como factor intersujetos, y el Tipo de Ensayo (3 niveles: ensayo homogéneo, ensayo con estímulo objetivo, ensayo con estímulo irrelevante), la Localización (3 niveles: anterior, central, posterior), y el Electrodo (anterior: F3, Fz, F4, FC3, FCz, FC4; central: C3, Cz, C4, CP3, CPz, CP4; posterior: P3, Pz, P4, PO3, POz, PO4) como factores intrasujeto. Los valores de latencia de P3 se sometieron a otro ANOVA con la Edad como factor intersujetos y el Tipo de Ensayo como factor intrasujeto.

Además, se calcularon mapas de voltaje mediante EEGLAB con el fin de examinar las posibles diferencias en la distribución de voltaje de P3 entre los grupos.

3.2. Análisis de las regiones de activación asociadas a P3

Para localizar las regiones de activación cerebral asociadas al procesamiento de los diferentes tipos de ensayo de búsqueda se empleó tomografía electromagnética estandarizada de baja resolución (sLORETA; Pascual-Marqui, 2002) en la latencia en la que P3 alcanzó su máxima amplitud en cada grupo de edad por separado.

La versión previa de este programa (LORETA; *low-resolution brain electromagnetic tomography*; Pascual-Marqui, 1999; Pascual-Marqui, Michel y Lehmann, 1994) se ha empleado con éxito para localizar los generadores neurales del componente P3 auditivo en sujetos jóvenes y en ancianos, mostrando

sensibilidad a los efectos del avance de la edad (Anderer, Saletu, Semlitsch y Pascual-Marqui, 2003).

El programa sLORETA parte del supuesto de que el córtex cerebral puede ser modelado como un conjunto de elementos de volumen denominados vóxeles, y representado en el Atlas de Talairach¹³ (Talairach y Tournoux, 1988), comúnmente utilizado en resonancia magnética. La solución matemática al problema inverso que ofrece sLORETA corresponde a la distribución tridimensional de la actividad eléctrica neuronal que presenta máxima sincronización en términos de orientación entre grupos neuronales vecinos (representados por vóxeles adyacentes). Así, computa, a partir de las diferencias de potencial eléctrico en el pericráneo, imágenes tridimensionales de la distribución de las áreas cerebrales eléctricamente activas en valores de densidad de corriente para cada voxel, con una baja resolución espacial y con un error de localización cero (Greenblatt, Ossadtchi y Pflieger, 2005; Sekihara, Sahani y Nagarajan, 2005).

sLORETA proporciona soluciones en tres ejes de coordenadas MNI (*Montreal Neurological Institute*¹⁴). El valor del eje 'x' representa la distancia en milímetros a la derecha (+) o a la izquierda (-) con respecto a la línea media. El valor de 'y' informa de la distancia anterior (+) o posterior (-) a la comisura anterior. Por último, 'z' representa la distancia superior (+) o inferior (-) al plano horizontal a través de las comisuras anterior y posterior.

¹³ El atlas anatómico (Talairach y Tournoux, 1988) fue concebido para proporcionar un sistema de coordenadas estandarizado para la localización de estructuras cerebrales en un espacio estereotáxico en el cerebro humano. Cada página del atlas describe un corte del cerebro humano relacionado con un sistema de coordenadas basado en una malla en tres dimensiones (x, y, z).

¹⁴ Investigadores del Instituto Neurológico de Montreal crearon una serie de plantillas cerebrales estandarizadas basadas en el promedio de un gran número de imágenes por resonancia magnética funcional (RMf) obtenida en sujetos normales. Aunque las plantillas MNI están basadas en atlas Talairach no comparten exactamente la misma forma y tamaño, sobre todo en lo que respecta al lóbulo temporal.

Para obtener grandes medias con sLORETA se adoptó el siguiente procedimiento. En un primer paso se calcularon soluciones sLORETA para cada sujeto y para cada tipo de ensayo de búsqueda por separado, a partir de los promedios individuales de EEG extraídos del NeuroScan y convertidos a formato ASCII. En un segundo paso, se promediaron los valores de densidad de corriente de todos los sujetos de cada grupo de edad por separado, dando lugar a grandes medias sLORETA para cada grupo y tipo de ensayo. En las tomografías resultantes se observaron los máximos locales de la distribución tridimensional de densidad de corriente en la latencia de P3 indicada por los análisis estadísticos en cada grupo de edad.

Por último, con la finalidad de evaluar las diferencias de activación cerebral entre los sujetos jóvenes y los sujetos de edad avanzada se realizaron análisis estadísticos no paramétricos en sLORETA (*Statistical non-Parametric Mapping*; SnPM) mediante pruebas t para muestras independientes ante cada uno de los ensayos de búsqueda en la latencia del componente P3.

4. RESULTADOS

4.1. Potenciales Evocados

En la Figura 17 se representan los grandes promedios de PE de los sujetos jóvenes ante los tres tipos de ensayo en localizaciones anteriores, centrales y posteriores del pericráneo. En la Figura 18 se presentan los promedios correspondientes a los sujetos de edad avanzada en las mismas localizaciones.

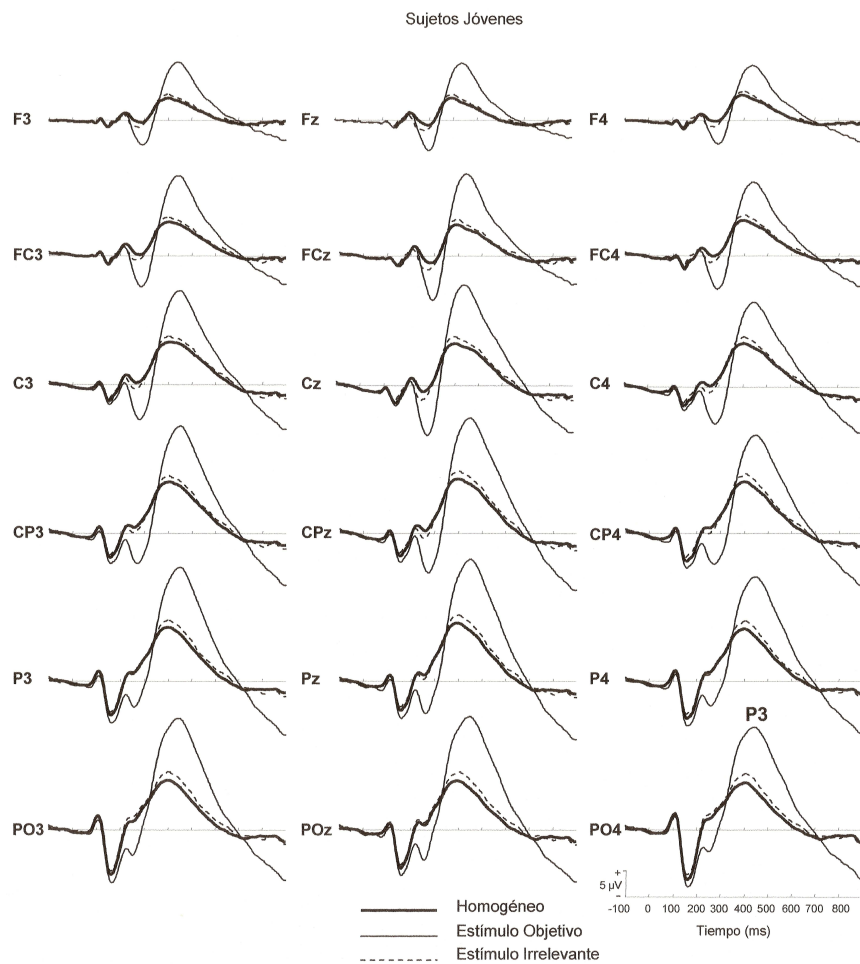


FIGURA 17. Trazados de PE obtenidos en sujetos jóvenes ante los tres tipos de ensayo.

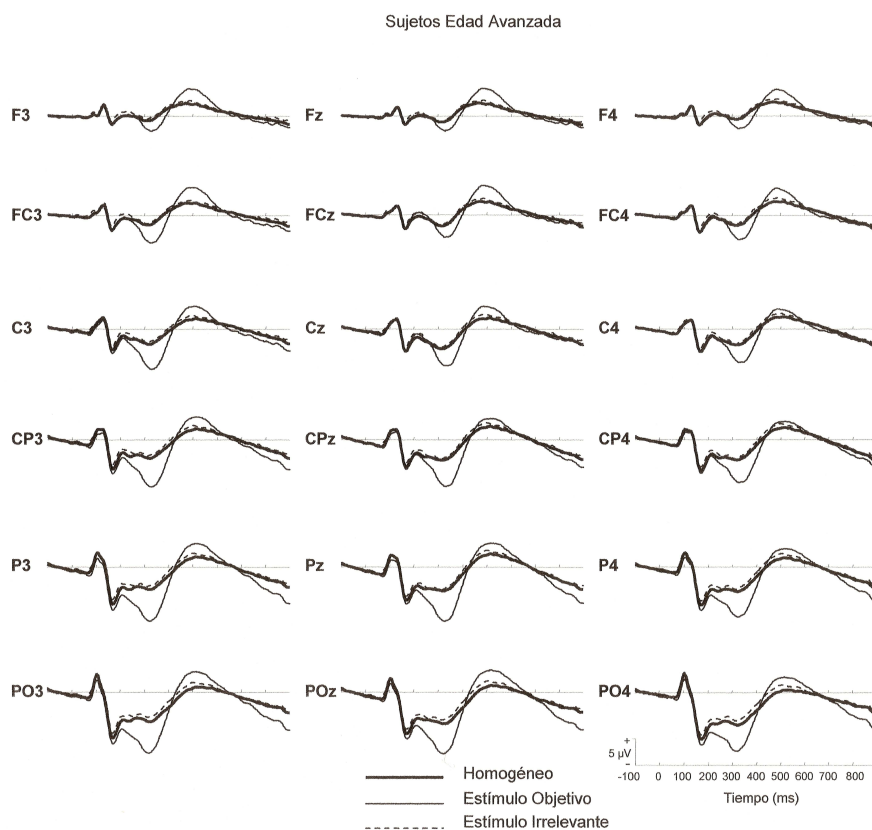


FIGURA 18. Trazados de PE obtenidos en sujetos de edad avanzada ante los tres tipos de ensayo.

Como se puede observar en estas figuras, ambos grupos de edad mostraron un componente P3 claramente identificable ante ensayos con estímulo objetivo, si bien se observó una marcada reducción de amplitud en los sujetos de mayor edad. Además, mientras que en los sujetos jóvenes la distribución de la

amplitud de P3 fue máxima en localizaciones posteriores, en los sujetos de edad avanzada dicha distribución fue menos variable a lo largo del pericráneo.

4.1.1. Latencia de P3

Los resultados del ANOVA pusieron de manifiesto un efecto significativo del factor Edad sobre la latencia de P3 (Tabla 3), que reveló un incremento significativo con la edad ($F(1, 37) = 61,92, p < 0,0001$; jóvenes: $420,61 \pm 28,65$ ms; edad avanzada: $509,08 \pm 38,86$ ms). Se observó, además, un efecto significativo de la interacción entre los factores Edad y Tipo de Ensayo ($F(2, 74) = 6,36, p < 0,003$) que puso de manifiesto la existencia de diferencias significativas entre los grupos en cuanto a la latencia de P3 obtenida ante los tres tipos de ensayo. Las comparaciones *post-hoc* revelaron que en los sujetos jóvenes la latencia de P3 fue significativamente mayor ante ensayos con objetivo que ante ensayos con estímulo irrelevante ($p < 0,007$) y que ante ensayos homogéneos ($p < 0,002$), sin diferencias significativas entre estos dos últimos tipos de ensayo ($p = 1$). En los sujetos de edad avanzada no se observaron, sin embargo, diferencias significativas en la latencia de P3 entre ninguno de los tres tipos de ensayo (objetivo *vs.* irrelevante, $p = 1$; objetivo *vs.* homogéneo, $p = 1$; irrelevante *vs.* homogéneo, $p = 0,11$).

TABLA 3. Latencia media de P3 (ms) y desviaciones típicas (entre paréntesis) en función del tipo de ensayo en ambos grupos de edad.

Tipo de Ensayo	Latencia P3	
	Jóvenes	Edad Avanzada
Estímulo Objetivo	444,06 (34,44)	508,91 (39,21)
Estímulo Irrelevante	410,47 (33,86)	501,86 (50,31)
Homogéneo	407,29 (30,12)	516,45 (50,11)

4.1.2. Amplitud y distribución de P3

El factor Edad tuvo efectos significativos sobre la amplitud del componente P3, observándose una reducción significativa en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes ($F(1, 37) = 83,69, p < 0,0001$; jóvenes: $11,78 \pm 3,17 \mu\text{V}$; edad avanzada: $3,74 \pm 2,31 \mu\text{V}$). Este efecto se vio modulado por el factor Localización (interacción significativa Edad x Localización: $F(2, 74) = 58,63, p < 0,0001$), lo que indicó que la distribución de voltaje del componente P3 sobre el pericráneo difirió de manera significativa entre los dos grupos de edad (ver Tabla 4). Las comparaciones *post-hoc* confirmaron que en los sujetos jóvenes la amplitud del componente P3 fue máxima en áreas posteriores, intermedia en áreas centrales y menor en áreas anteriores (anterior vs. central, $p < 0,0001$; anterior vs. posterior, $p < 0,0001$; central vs. posterior, $p < 0,008$), mientras que la diferencia de amplitud entre áreas anteriores, centrales y posteriores del pericráneo no alcanzó la significación estadística en los sujetos ancianos (todas las $p = 1$), revelando una distribución de P3 más equipotencial (ver Figura 19). Estos datos se vieron reforzados por los obtenidos en los mapas de voltaje, que mostraron una menor variabilidad de la amplitud de P3 entre áreas anteriores, centrales y posteriores del pericráneo en el grupo de edad avanzada (ver Figura 20).

TABLA 4. Valores medios de amplitud de P3 (μV) y desviaciones típicas (entre paréntesis) en localizaciones anteriores, centrales y posteriores ante los tres tipos de ensayo, en sujetos jóvenes y de edad avanzada.

	Localización	Objetivo	Irrelevante	Homogéneo
Jóvenes	Anterior	12,56 (4,41)	6,14 (3,05)	5,37 (3,09)
	Central	19,23 (5,01)	10,64 (3,55)	9,19 (3,78)
	Posterior	21,36 (5,15)	11,80 (3,07)	9,70 (3,36)
Edad Avanzada	Anterior	5,45 (2,96)	3,44 (2,38)	2,57 (2,36)
	Central	4,98 (3,50)	3,66 (3,13)	2,80 (2,75)
	Posterior	5,15 (4,40)	3,32 (3,16)	2,35 (2,80)

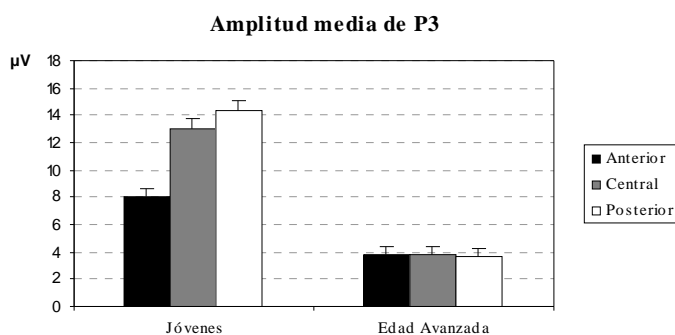


FIGURA 19. Amplitud media de P3 en ambos grupos de edad, en localizaciones anteriores, centrales y posteriores del pericráneo.

El ANOVA reveló, además, una interacción significativa entre los factores Edad y Tipo de Ensayo ($F(2, 74) = 30,99, p < 0,0001$) que puso de manifiesto que la amplitud de P3 ante los diferentes tipos de ensayo difirió entre grupos. Las comparaciones *post-hoc* revelaron que en los sujetos jóvenes la amplitud de P3 fue máxima ante ensayos con objetivo, intermedia ante ensayos con estímulo irrelevante y menor ante ensayos homogéneos (todas las $p < 0,0001$). En los sujetos de edad avanzada la amplitud fue mayor ante ensayos con objetivo que ante ensayos con estímulo irrelevante ($p < 0,01$) y ante ensayos homogéneos ($p < 0,006$), sin diferencias significativas de amplitud entre ensayos con estímulo irrelevante y ensayos homogéneos ($p = 0,09$).

En la Figura 20 se muestran los mapas de distribución topográfica del componente P3 ante cada tipo de ensayo y en cada grupo de edad por separado. Al igual que los trazados de PE, los mapas de voltaje mostraron un claro foco posterior de P3 en los sujetos jóvenes, y una distribución más homogénea y equipotencial sobre el pericráneo en los sujetos de edad avanzada. Además, se observó una mayor amplitud de P3 ante los ensayos con estímulo objetivo en ambos grupos de edad.

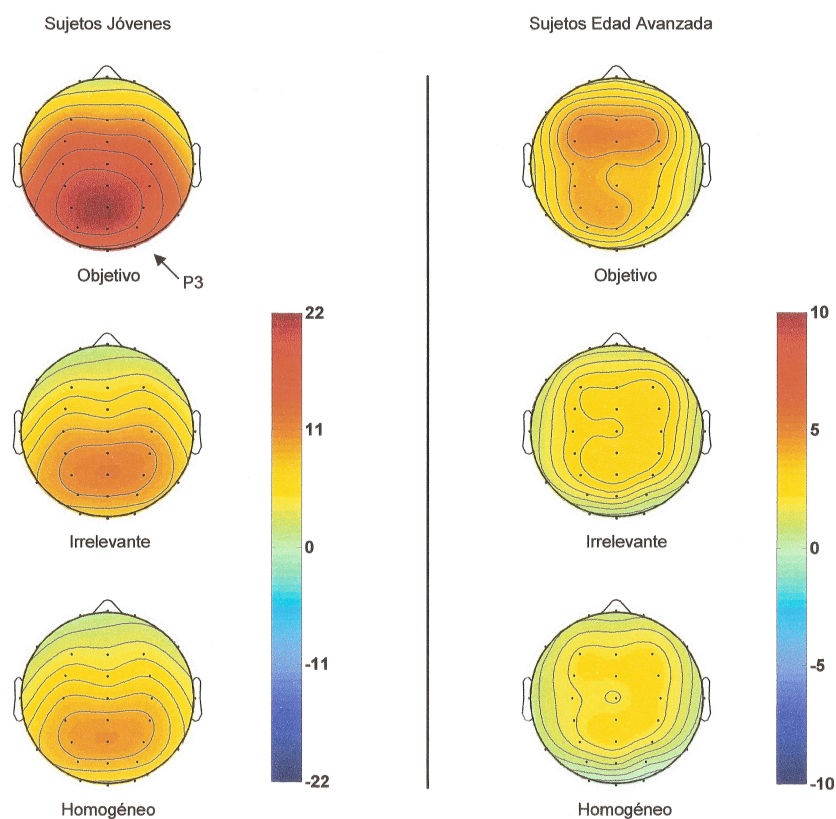


FIGURA 20. Mapas topográficos de la actividad eléctrica calculados a partir de las grandes medias en la latencia de máxima amplitud del componente P3 ante los tres tipos de ensayo en los dos grupos de edad. La escala de color representa los valores de amplitud en μV y difiere entre grupos para permitir la visualización de los efectos en el grupo de mayor edad.

A modo de resumen, en lo relativo a los datos de latencia, amplitud y distribución topográfica de P3, los sujetos de edad avanzada presentaron un incremento significativo de la latencia y un descenso significativo de la amplitud, respecto a los sujetos jóvenes. Además, se observaron importantes diferencias en la distribución pericraneal de este componente entre ambos grupos de edad, que se registró con valores más equipotenciales ante los tres tipos de ensayo en los sujetos de mayor edad.

4.2. Regiones de activación asociadas a P3

4.2.1. Patrón de activación cerebral en sujetos jóvenes y de edad avanzada ante cada tipo de ensayo

En la Tabla 5 se muestra la descripción anatómica de las áreas de máxima activación (máximos locales) junto con sus coordenadas, ante cada tipo de ensayo en los sujetos jóvenes en la latencia de P3. La representación gráfica de dichas áreas puede observarse en la Figura 21, en cortes Talairach, ante cada uno de los tres tipos de ensayo de búsqueda por separado.

TABLA 5. Áreas cerebrales de máxima activación en la latencia de P3 en cada tipo de ensayo en el grupo de sujetos jóvenes.

Tipo Ensayo	Descripción anatómica (AB)	Coordenadas MNI (mm)		
		x	y	z
Objetivo	Cingulado Anterior (AB 25)	0	0	-5
	Cingulado Posterior (AB 30)	0	-45	20
	Giro Frontal Medial (AB 9)	0	40	30
	Giro Frontal Medial (AB 10)	5	65	5
	Giro Frontal Superior (AB 10)	-5	60	-5
	Giro Subcalloso (AB 25)	0	10	-15
	Lóbulo Paracentral (AB 31)	0	-20	45
	Giro Temporal Superior (AB 21)	-55	-15	-5
	Giro Parahipocámpico (AB 37)	-25	-45	-10
	Giro Parahipocámpico (AB 35)	-25	-45	-10
	Lóbulo Parietal Superior (AB 7)	30	-55	50
	Precuneus (AB 7)	0	-65	30
	Precuneus (AB 31)	0	-50	30
	Giro Occipital Medial (AB 18)	-30	-95	5
	Cuneus (AB 19)	-10	-80	35
	Cuneus (AB 23)	-15	-75	10
Irrelevante	Cuneus (AB 19)	10	-90	35
Homogéneo	Precuneus (AB 19)	10	-85	40

Como puede observarse (Tabla 5 y Figura 21), tanto ante los ensayos homogéneos como ante los ensayos con estímulo irrelevante, se encontró una activación máxima en zonas occipitales bilaterales correspondientes al área 19 de Brodmann (córtex visual extraestriado). Sin embargo, ante los ensayos con estímulo objetivo se halló un foco de máxima activación en el córtex cingulado anterior, junto con la activación en menor medida de áreas ampliamente distribuidas entre las que se incluyeron regiones frontales (giro frontal medial, giro frontal superior, giro subcalloso y lóbulo paracentral), regiones temporales (giro cingulado posterior, giro temporal superior y giro parahipocámpico), regiones parietales (lóbulo parietal superior y precuneus), y regiones occipitales (giro occipital medial y cuneus).

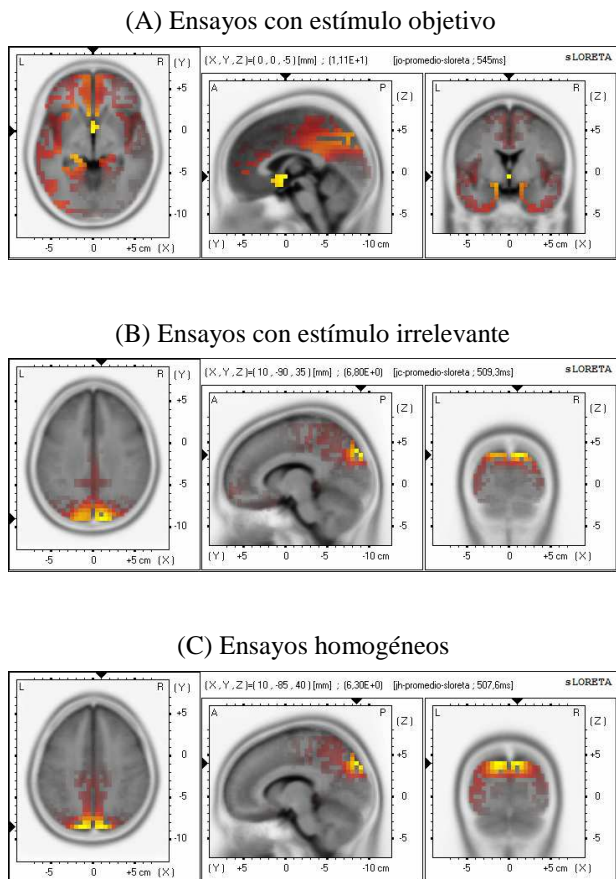


FIGURA 21. Imágenes de actividad eléctrica neuronal obtenidas con sLORETA para el componente P3 en los sujetos jóvenes. Los focos principales de activación se representan en tres cortes ortogonales (axial, sagital y coronal), en los que las regiones cerebrales de máxima activación están indicadas por los triángulos negros situados en los ejes de coordenadas. L= izquierdo, R= derecho, A= anterior, P= posterior.

En cuanto a los sujetos de edad avanzada, en la Tabla 6 se muestra la descripción anatómica de las áreas de máxima activación en la latencia de P3 junto con sus coordenadas ante cada tipo de ensayo, y en la Figura 22 se muestran las imágenes en cortes Talairach.

TABLA 6. Áreas cerebrales de máxima activación en la latencia de P3 en cada tipo de ensayo en el grupo de sujetos de edad avanzada.

Tipo Ensayo	Descripción anatómica (AB)	Coordenadas MNI (mm)		
		x	y	z
Objetivo	Giro Orbital (AB 11)	4	50	-19
	Giro Frontal Superior (AB 11)	10	65	-10
Irrelevante	Giro Orbital (AB 11)	5	51	-19
	Giro Frontal Superior (AB 11)	5	65	-10
Homogéneo	Giro Orbital (AB 11)	5	45	-21
	Giro Frontal Superior (AB 11)	5	65	-10

Como puede observarse (Tabla 6 y Figura 22), el área de máxima activación neural en este grupo de edad fue el área 11 de Brodmann (giro orbital y giro frontal superior), que se mantuvo activa durante toda la tarea de búsqueda, independientemente del tipo de ensayo.

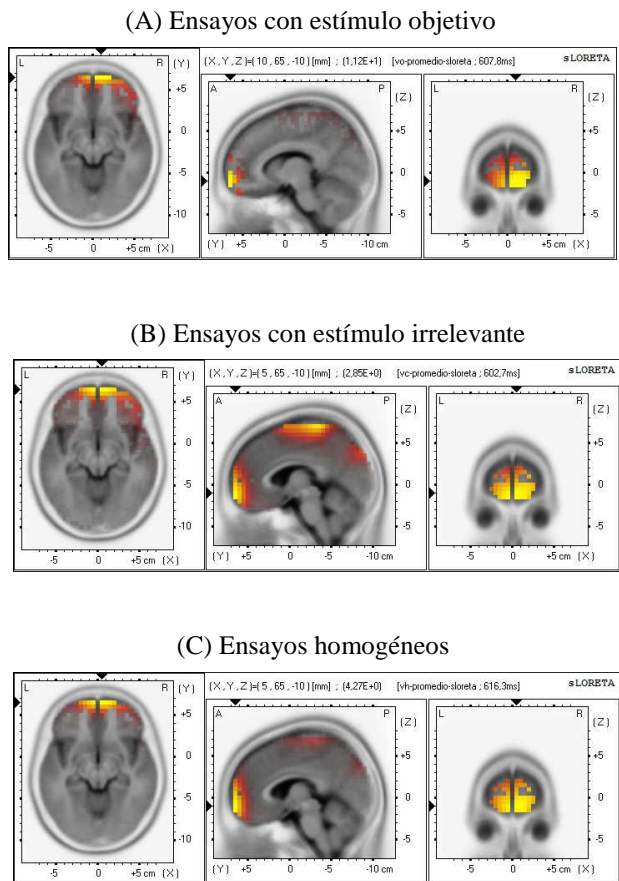


FIGURA 22. Imágenes de actividad eléctrica neuronal obtenidas con sLORETA para el componente P3 en los sujetos de edad avanzada. Los focos principales de activación se representan en tres cortes ortogonales (axial, sagital y coronal), en los que las regiones cerebrales de máxima activación están indicadas por los triángulos negros situados en los ejes de coordenadas. L= izquierdo, R= derecho, A= anterior, P= posterior.

A modo de resumen, las tomografías sLORETA obtenidas en la latencia máxima de P3 pusieron de manifiesto que los patrones de activación neural provocados por los diferentes tipos de ensayo fueron menos distintivos en los sujetos de edad avanzada que en los sujetos jóvenes. En este sentido, los resultados mostraron evidencia de una clara diferenciación neural en los sujetos jóvenes, revelando un mayor grado de especificidad en su patrón de activación en función del tipo de estimulación. Asimismo, los datos sugieren la existencia de una menor especialización neural o una menor diferenciación funcional en los sujetos de edad avanzada.

4.2.2. Diferencias en los patrones de activación cerebral entre sujetos jóvenes y de edad avanzada

Con la finalidad de comparar las regiones de activación de los sujetos jóvenes con las de los sujetos de edad avanzada ante cada uno de los tipos de ensayo de búsqueda, se realizaron análisis estadísticos no paramétricos sLORETA basados en pruebas *t* para muestras independientes en la latencia de aparición del componente P3. A continuación se describen los resultados obtenidos ante cada uno de los tres tipos de ensayo de búsqueda por separado.

Ensayos con estímulo objetivo

En la Figura 23 se representan las tomografías sLORETA resultantes del análisis estadístico no paramétrico¹⁵ realizado ante ensayos que contenían un estímulo objetivo. Dicho análisis arrojó un valor significativo ($p < 0,0008$) para el test de

¹⁵ Es importante tener en cuenta que las tomografías sLORETA que proporciona el análisis no paramétrico representan mapas de significación estadística (*statistical non-parametric maps; SnPM*) en los que las zonas coloreadas se corresponden con diferentes valores de *t*, y no con diferentes grados de activación cerebral.

una vía (*one-tailed* $A < B$, siendo $A =$ sujetos de edad avanzada y $B =$ sujetos jóvenes), por lo que se aceptó la hipótesis según la cual los sujetos de edad avanzada presentan menor activación que los sujetos jóvenes en aquellas áreas cerebrales con valores de t superiores al valor crítico. Dicho valor crítico fue $t = -1,36$ para un nivel de significación de 0,05, y $t = -1,60$ para un nivel de significación de 0,01 (grados de libertad = 37). En los mapas estadísticos se reflejan coloreadas las áreas cerebrales cuyos valores observados de t superaron el valor crítico $t = -1,36$ para un nivel de significación de 0,05, y por tanto cuyo nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada que en los sujetos jóvenes.

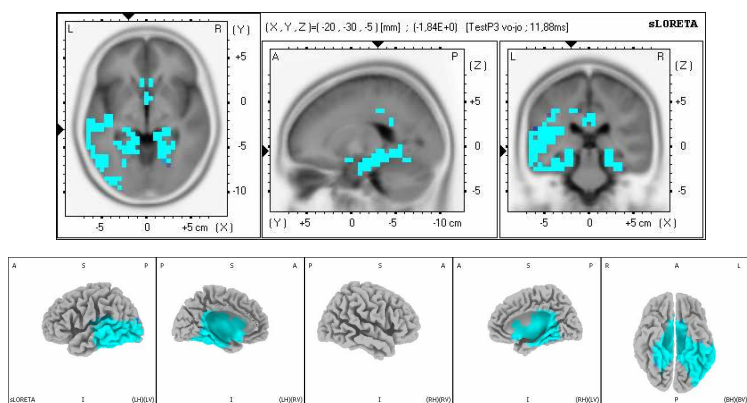


FIGURA 23. Áreas de activación diferencial entre grupos representadas en tres planos de corte: axial, sagital y coronal (parte superior) y en cinco vistas ortogonales (parte inferior). El color azul indica las áreas donde el nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes.

En la Tabla 7 están descritas las coordenadas espaciales MNI correspondientes a las áreas de activación diferencial entre grupos ante ensayos con estímulo objetivo. Se incluyen, además, los valores de t obtenidos en el análisis estadístico.

TABLA 7. Áreas cerebrales que mostraron activación diferencial significativa entre grupos ante ensayos con estímulo objetivo.

Descripción anatómica (AB)	Coordenadas MNI (mm)			Valor t
	x	y	z	
Hemisferio Izquierdo				
Giro Parahipocámpico (AB 27)	-20	-30	-5	-1,84**
Giro Parahipocámpico (AB 28)	-20	-25	-10	-1,83**
Giro Parahipocámpico (AB 35)	-20	-25	-20	-1,79**
Giro Parahipocámpico (AB 30)	-15	-40	-10	-1,77**
Giro Parahipocámpico (AB 36)	-30	-30	-25	-1,75**
Giro Fusiforme (AB 37)	-30	-45	-20	-1,74**
Giro Lingual (AB 19)	-15	-45	-5	-1,68**
Giro Temporal Medial (AB 37)	-45	-60	-5	-1,55*
Giro Temporal Superior (AB 22)	-45	-20	-5	-1,54*
Giro Temporal Medial (AB 21)	-65	-35	-5	-1,51*
Giro Temporal Medial (AB 22)	-60	-45	0	-1,45*
Hemisferio Derecho				
Giro Parahipocámpico (AB 35)	20	-35	-10	-1,62**
Giro Parahipocámpico (AB 28)	20	-35	-10	-1,60*
Giro Parahipocámpico (AB 36)	30	-30	-25	-1,50*
Giro Fusiforme (AB 37)	25	-50	-15	-1,50*
Giro Lingual (AB 19)	25	-65	0	-1,42*
Áreas Mediales				
Cingulado Posterior (AB 23)	-5	-40	25	-1,67**
Cingulado Anterior (AB 25)	0	15	-10	-1,59*
Cingulado Anterior (AB 32)	5	20	-10	-1,48*
Cingulado Anterior (AB 24)	5	25	-5	-1,42*

Niveles de significación: ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$

Como se muestra en la tabla, los resultados de los análisis estadísticos no paramétricos mostraron una hipoactivación significativa a nivel bilateral en el giro parahipocámpico, giro fusiforme y giro lingual en los sujetos de edad avanzada en comparación con los sujetos jóvenes, afectando en mayor medida al hemisferio izquierdo. Se observó también una hipoactivación significativa relacionada con la edad en el giro temporal medial y en el giro temporal superior que afectó sólo al hemisferio izquierdo. Por último, se observó una reducción significativa de la activación del giro cingulado anterior y del giro cingulado posterior en los sujetos

de mayor edad respecto a los jóvenes. Como se mencionó anteriormente, no se halló en ningún área cerebral un incremento de activación significativa en el grupo de edad avanzada respecto al de jóvenes.

Ensayos con estímulo irrelevante

En la Figura 24 se representan las tomografías sLORETA resultantes del análisis estadístico realizado ante ensayos con estímulo irrelevante. Dicho análisis mostró un valor significativo ($p < 0,0002$) para el test de una vía (*one-tailed* $A < B$, $A =$ sujetos de edad avanzada; $B =$ sujetos jóvenes), por lo que de nuevo se aceptó la hipótesis según la cual los sujetos de mayor edad presentan una reducción del nivel de activación de aquellas áreas cerebrales con valores de t superiores al valor crítico ($t = -1,06$ para un nivel de significación de 0,05, y $t = -1,32$ para un nivel de significación de 0,01). En los mapas se reflejan coloreadas las áreas cerebrales cuyos valores observados de t superaron el valor crítico $t = -1,06$ para un nivel de significación de 0,05, y por tanto cuyo nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada que en los jóvenes.

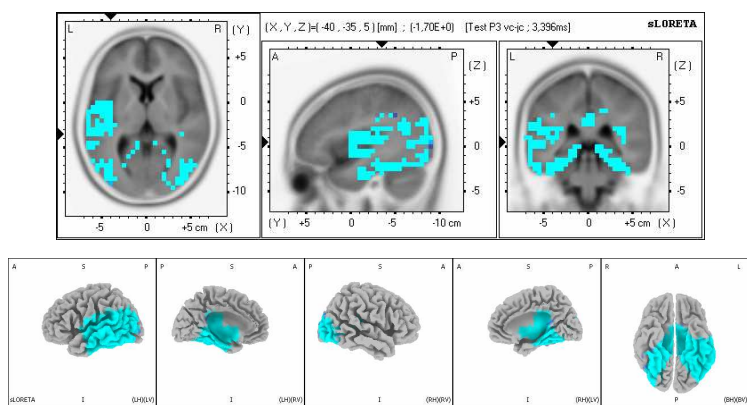


FIGURA 24. Áreas de activación diferencial entre grupos representadas en tres planos de corte: axial, sagital y coronal (parte superior) y en cinco vistas ortogonales (parte inferior). El color azul indica las áreas donde el nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes.

En la Tabla 8 se recogen las coordenadas MNI correspondientes a las áreas de activación diferencial entre grupos ante ensayos con estímulo irrelevante, con sus valores de t correspondientes.

TABLA 8. Áreas cerebrales que mostraron activación diferencial significativa entre grupos ante ensayos con estímulo irrelevante.

Descripción anatómica (AB)	Coordenadas MNI (mm)			Valor t
	x	y	z	
Hemisferio Izquierdo				
Giro Parahipocámpico (AB 36)	-20	-40	-10	-1,78**
Giro Temporal Superior (AB 41)	-40	-35	5	-1,70**
Giro Temporal Medial (AB 21)	-65	-30	-10	-1,54**
Giro Temporal Medial (AB 37)	-60	-45	-10	-1,48**

Niveles de significación: ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$

Como se muestra en la tabla, los análisis pusieron de manifiesto una reducción significativa de la activación del giro parahipocámpico, así como del giro temporal superior y del giro temporal medial en el hemisferio izquierdo en los sujetos de mayor edad respecto a los jóvenes.

Ensayos homogéneos

Las tomografías sLORETA resultantes del análisis estadístico realizado ante ensayos homogéneos se muestran en la Figura 25. El análisis reveló un valor significativo ($p < 0,0001$) para el test de una vía (*one-tailed* $A < B$, $A =$ sujetos de edad avanzada; $B =$ sujetos jóvenes), que indica que los sujetos de mayor edad presentan una reducción del nivel de activación de aquellas áreas cerebrales con valores de t superiores al valor crítico ($t = -1,27$ para un nivel de significación de 0,05, y $t = -1,53$ para un nivel de significación de 0,01). En los mapas se reflejan coloreadas las áreas cerebrales cuyos valores de t observados superaron el valor crítico $t = -1,53$ para un nivel de significación de 0,05, y por tanto cuyo nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada que en los jóvenes.

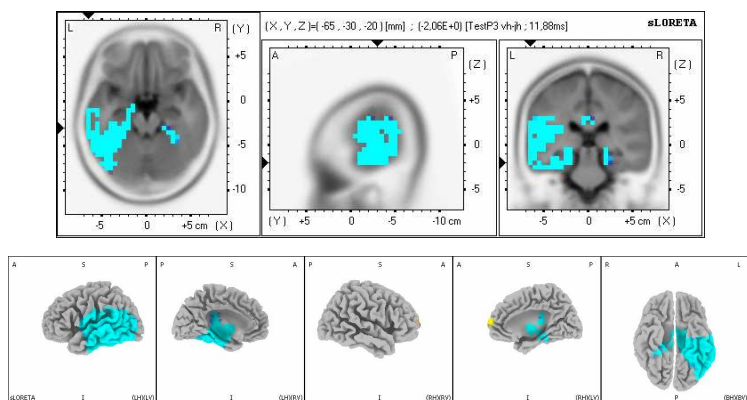


FIGURA 25. Áreas de activación diferencial entre grupos representadas en tres planos de corte: axial, sagital y coronal (parte superior) y en cinco vistas ortogonales (parte inferior). El color azul indica las áreas donde el nivel de activación fue significativamente menor en los sujetos de edad avanzada respecto a los jóvenes.

En la Tabla 9 se recogen las coordenadas MNI correspondientes a las áreas de activación diferencial entre grupos ante ensayos homogéneos, con los valores de t observados.

TABLA 9. Áreas cerebrales que mostraron activación diferencial significativa entre grupos ante ensayos homogéneos.

Coordenadas MNI (mm)				
Descripción anatómica (AB)	x	y	z	Valor t
Hemisferio Izquierdo				
Giro Temporal Medial (AB 21)	-65	-30	-20	-2,06**
Giro Temporal Inferior (AB 21)	-60	-35	-20	-2,01**
Giro Temporal Inferior (AB 37)	-45	-45	-20	-1,88**
Giro Parahipocámpico (AB 36)	-45	-50	-20	-1,80**
Giro Temporal Superior (AB 41)	-40	-35	5	-1,70**

Niveles de significación: ** = $p < 0,01$, * = $p < 0,05$

Como se muestra en la tabla y en la figura, los análisis pusieron de manifiesto una reducción significativa de la activación del giro parahipocámpico y del giro temporal medial, inferior y superior en el hemisferio izquierdo en los sujetos de mayor edad respecto a los jóvenes.

5. DISCUSIÓN

El propósito general de los análisis contenidos en este apartado fue el de complementar los resultados del apartado V mediante el examen del componente P3, considerado como un índice de procesos atencionales relacionado con la evaluación estimular, y que ha sido objeto de interés científico muy destacado en el ámbito de estudio del envejecimiento.

Es necesario tener en cuenta que el paradigma experimental utilizado en el presente estudio difiere del tradicional paradigma *oddball* típicamente empleado para obtener el componente P3. En nuestro estudio, los sujetos debían realizar una tarea de búsqueda visual que implicaba la presentación aleatoria de tres tipos de ensayo de búsqueda: ensayos con estímulo objetivo, ensayos con estímulo irrelevante y ensayos homogéneos. La tarea de los sujetos era la de buscar un estímulo definido por una característica visual básica (orientación) entre una serie de estímulos distractores. Se trata, por tanto, de una tarea de detección en la que los sujetos deben dar una respuesta determinada cuando han detectado la presencia del estímulo objetivo y otra respuesta distinta para indicar que no se ha encontrado ningún estímulo objetivo entre la serie de estímulos presentados. En esta tarea, que requiere una respuesta ante cada clase de ensayo, el sujeto debe realizar una evaluación y clasificación de toda la estimulación en mayor medida que en las tareas tipo *oddball*.

5.1. Latencia de P3

A pesar de las diferencias en el paradigma experimental, los cambios observados con la edad en los parámetros de P3 fueron consistentes con los informados en la literatura previa. Así, se observó un incremento significativo de la latencia del

componente P3 en los sujetos de edad avanzada (Amenedo y Díaz, 1998; Iragui *et al.*, 1993; Kutas *et al.*, 1994; Pfefferbaum y Ford, 1988; Pfefferbaum *et al.*, 1984; Polich, 1997; Van der Lubbe y Verleger, 2002; Verleger *et al.*, 1991). Puesto que la latencia de este componente se ha considerado como una medida adecuada de la velocidad de procesamiento cognitivo que informa del tiempo que tarda el sujeto en evaluar el estímulo relevante como tal, podemos concluir que dicho aumento en latencia —que está presente ya en el intervalo temporal correspondiente a N2pc— refleja la existencia de déficits con la edad en los procesos de evaluación que se ponen de manifiesto por una menor velocidad de procesamiento.

En los sujetos jóvenes la latencia de P3 fue mayor ante ensayos con presencia de un estímulo relevante que ante los otros dos tipos de ensayo. Esto pone de manifiesto que el tiempo empleado para evaluar los ensayos que contenían dicho estímulo fue mayor que el empleado para descartar o clasificar como no relevantes los ensayos con los otros tipos de estímulo (homogéneos e irrelevantes). En los sujetos de edad avanzada, sin embargo, la latencia de P3 no difirió significativamente en función del tipo de ensayo de búsqueda reflejando una falta de especificidad en el tiempo necesario para evaluar y clasificar las tres categorías de estimulación. Esta carencia de especificidad pone de manifiesto que los sujetos de edad avanzada precisaron el mismo tiempo —en todos los casos mayor que en los jóvenes— para evaluar la estimulación relevante a fin de clasificarla como el objetivo de la tarea, que para evaluar la irrelevante (tanto en ensayos homogéneos como en ensayos con estímulo irrelevante) y clasificarla como tal para ser rechazada del proceso.

5.2. Amplitud y distribución de P3

En cuanto a la amplitud de P3, se observó una reducción significativa en el grupo de edad avanzada con respecto a los jóvenes ante los tres tipos de ensayo de búsqueda. Debido a que se ha comprobado que la amplitud de P3 varía con el grado de atención prestada por el sujeto para evaluar la estimulación en una tarea experimental, dicho parámetro se ha considerado como un índice psicofisiológico de la cantidad de recursos de atención que se movilizan para el procesamiento adecuado y la evaluación de los estímulos presentados (Fabiani *et al.*, 1990; Kok, 1997; Polich, 1996; Polich y Kok, 1995). Atendiendo a esta interpretación funcional, la disminución observada con la edad en la amplitud de P3 podría indicar una reducción en la cantidad de recursos atencionales asignados a los estímulos por parte de los sujetos de edad avanzada.

Además, tanto los trazados de PE como los mapas de distribución de voltaje mostraron que la amplitud de P3 ante los ensayos con estímulo objetivo fue mayor que ante los ensayos con estímulo irrelevante y ante los ensayos homogéneos en ambos grupos de edad. Este resultado está en línea con los observados en estudios previos de búsqueda visual (Girelli y Luck, 1997; Luck y Hillyard, 1994a; Schubö *et al.*, 2004; Wolber y Wascher, 2003) en los que se informó de un incremento significativo de la amplitud de P3 ante ensayos con estímulo objetivo frente a ensayos en los que dicho estímulo estaba ausente en sujetos jóvenes. Estos hallazgos apoyan la relación directa entre la amplitud del componente P3 y la cantidad de recursos de atención asignados a cada tipo de ensayo. En este sentido, el incremento de amplitud ante ensayos con estímulo objetivo refleja la mayor demanda de procesamiento atencional requerida por dicha estimulación. El hecho de que ante los ensayos con presencia de un estímulo irrelevante no se produzca un aumento en la asignación de recursos

atencionales con respecto a los ensayos homogéneos, indica que tales estímulos irrelevantes no fueron evaluados de forma diferencial con respecto a los distractores, confirmando los resultados obtenidos con el componente N2pc, que estaba ausente ante esta clase de estimulación. Estos datos confirman que la presentación de un estímulo irrelevante en el contexto de la búsqueda visual de características visuales simples no requiere el despliegue de recursos atencionales para ser descartado.

En cuanto a la distribución de voltaje, el componente P3 presentó una distribución más homogénea y uniforme sobre el pericráneo en los sujetos de edad avanzada que en los sujetos jóvenes ante los tres tipos de ensayo de búsqueda. Como ya se ha mencionado, un resultado similar ha sido consistentemente observado en la literatura previa sobre envejecimiento (Amenedo y Díaz, 1998; Fabiani y Friedman, 1995; Fabiani *et al.*, 1998; Fjell y Walhovd, 2001; Ford y Pfefferbaum, 1991; Friedman *et al.*, 1993; Friedman *et al.*, 1997; Pfefferbaum *et al.*, 1984; Verleger *et al.*, 1991), y podría indicar el empleo, por parte de los sujetos de más edad, de un mayor esfuerzo atencional durante el proceso de evaluación de los distintos tipos de ensayo presentados durante la tarea para su correcta clasificación.

Uno de los objetivos fundamentales de este estudio fue el de identificar las regiones cerebrales implicadas en los procesos asociados a la generación de P3 durante la ejecución de una tarea de búsqueda visual de características visuales simples mediante tomografía sLORETA, que podría clarificar las posibles causas de los cambios en distribución topográfica observados en los sujetos mayores. En este sentido, la observación por separado de los patrones de activación cerebral subyacentes a la ejecución de dicha tarea por parte de cada grupo de edad dio lugar a resultados interesantes que se discuten a continuación.

5.3. Patrón de activación cerebral observado en el grupo de sujetos jóvenes

En los sujetos jóvenes se observó activación en una amplia red de regiones cerebrales ante los ensayos de búsqueda que contenían un estímulo relevante, localizándose el foco de máxima activación sobre regiones frontales correspondientes al córtex cingulado anterior (AB 25). Este hallazgo es consistente con los modelos que defienden una compleja conectividad funcional de áreas cerebrales que controlan los procesos atencionales y que incluyen componentes críticos localizados en áreas prefrontales (Corbetta *et al.*, 2000; Kastner y Ungerleider, 2000; Woldorff *et al.*, 2004).

En numerosos estudios previos se ha comprobado la importante implicación del córtex cingulado anterior en tareas de atención selectiva (para una revisión ver Cabeza y Nyberg, 1997). Desde un punto de vista anatómico y funcional, el córtex cingulado anterior —que mantiene importantes conexiones con áreas parietales posteriores y con áreas del córtex prefrontal dorsolateral— forma parte del sistema atencional anterior o sistema ejecutivo (Posner y Petersen, 1990), que se activa cuando los sujetos ejecutan tareas en las que se requiere un procesamiento de alto nivel o una preparación para la acción (Pardo, Pardo, Janer y Raichle, 1990; Periáñez *et al.*, 2004). Se considera que este sistema desempeña un papel fundamental en el control voluntario de la atención y en la inhibición del procesamiento de estímulos irrelevantes. Concretamente, se ha demostrado la implicación de la porción anterior del giro cingulado en tareas que requieren la selección de estímulos objetivo presentados entre estímulos competidores o distractores (Vogt, Finch y Olson, 1992), y de ahí que se haya relacionado su activación con la focalización de la atención en el estímulo relevante.

En este sentido, el córtex cingulado anterior podría tener un papel básico en la atención selectiva implicada en la correcta resolución de una tarea de búsqueda visual, que implica la focalización de la atención en un estímulo determinado mientras se ignoran otros (Posner y Raichle, 1994). En esta línea, estudios de TEP sugieren que la red atencional anterior se activa durante tareas que requieren detectar estímulos visuales que han de ser discriminados por su color, forma o movimiento (Corbetta *et al.*, 1991).

Como ya hemos mencionado, durante el procesamiento del estímulo objetivo, el córtex cingulado anterior no se activó de forma selectiva, sino que se observó una importante activación de otras áreas cerebrales, entre las que se incluyeron regiones frontales (giro frontal medial, AB 9, 10; giro frontal superior, AB 10; giro subcalloso, AB 25 y lóbulo paracentral, AB 31), regiones temporales (giro cingulado posterior, AB 30; giro temporal superior, AB 21 y giro parahipocámpico, AB 35, 37), regiones parietales (lóbulo parietal superior, AB 7 y precuneus, AB 7, 31) y regiones occipitales (giro occipital medial, AB 18 y cuneus, AB 19, 23). La mayoría de estas áreas son similares a las identificadas en estudios previos de RMf en los que se han explorado los generadores neurales del componente P3 en tareas tipo *oddball* (Ardekani *et al.*, 2002; Bledowski *et al.*, 2004; Clark *et al.*, 2000), y en las que se ha demostrado la activación de múltiples áreas cerebrales, incluyendo áreas frontales, temporales, parietales y occipitales (i.e. cíngulo anterior y posterior, giro frontal medial, giro occipital medial, giro temporal superior, lóbulo parietal superior y cuneus).

Como ya se ha mencionado, en nuestro estudio observamos, además, activación en el giro parahipocámpico. Teniendo en cuenta la naturaleza espacial de la configuración de estímulos que constituían los ensayos de la tarea, y la implicación de esta estructura en procesos de memoria de trabajo, sobre todo en tareas de índole espacial (Campo, Maestú, Capilla *et al.*, 2005; Campo,

Maestú, Ortiz *et al.*, 2005; Ranganath y D'Esposito, 2001), este hallazgo, novedoso en el contexto de estudio de P3, podría estar en relación con los mecanismos de memoria operativa que los sujetos jóvenes pusieron en funcionamiento al realizar la correcta evaluación de los estímulos objetivo para la búsqueda (i.e., generación de una plantilla del objetivo y posterior comparación de cada ensayo con la misma).

Sin embargo, en los ensayos que contenían el estímulo irrelevante y en los ensayos homogéneos se observaron máximos locales únicamente en áreas visuales extraestriadas (AB 19). El área 19 de Brodmann forma, junto con el área 18, el córtex visual extraestriado (córtex visual de asociación) que ha sido relacionado con la extracción de características visuales. Estos resultados sugieren que ante esta clase de ensayos la búsqueda fue guiada principalmente por información disponible en el córtex visual, sin la implicación de procesos atencionales controlados por sistemas ejecutivos frontales y otros relacionados con mecanismos de atención. A este respecto, es necesario hacer notar que la frecuencia de presentación de los diferentes tipos de ensayo difícilmente puede haber sido la causa de la diferencia de activación observada entre los ensayos con objetivo y los ensayos con estímulo irrelevante, puesto que ambos tipos de ensayo se presentaron con la misma probabilidad.

Teniendo en cuenta que se ha reconocido el papel central del córtex cingulado anterior en el control voluntario de la atención, nuestros resultados sugieren que los ensayos con objetivo provocaron una implicación de recursos de control atencional que no fueron necesarios en los ensayos con estímulo irrelevante y en los ensayos homogéneos, confirmando los hallazgos obtenidos con respecto a N2pc.

En resumen, en los sujetos jóvenes los procesos neurales implicados en la evaluación de los estímulos objeto de la búsqueda visual difirieron

significativamente en función del tipo de información presentado. De forma que ante los ensayos con estímulo objetivo se observó la activación de una red compleja de áreas cerebrales asociadas con el control atencional, mientras que ante los ensayos con estímulo irrelevante y ante los ensayos homogéneos se observó activación circunscrita a áreas visuales, relacionadas con el procesamiento perceptivo de la escena visual.

5.4. Patrón de activación cerebral observado en el grupo de sujetos de edad avanzada

Los resultados pusieron de manifiesto que los patrones de activación neural provocados por los diferentes tipos de ensayo de búsqueda fueron menos distintivos en los sujetos de edad avanzada que en los sujetos jóvenes. En este sentido, en los sujetos ancianos se observó una activación máxima continuada de áreas prefrontales (AB 11) independientemente del tipo de ensayo presentado. El área 11 de Brodmann, situada en la parte medial de la superficie ventral del lóbulo prefrontal (región órbita-frontal), se ha relacionado con la toma de decisiones, el mantenimiento de planes y el razonamiento.

Es necesario tener en cuenta que la ejecución de una tarea de atención visual selectiva que implica la presentación de información distractora e irrelevante, como es el caso del paradigma de búsqueda empleado en el presente estudio, requiere la adopción y el mantenimiento de un estado atencional por parte de los sujetos que les permita mantener en memoria qué característica del estímulo es la relevante para la tarea y qué característica es la irrelevante y por tanto debe ser ignorada. Dicho estado atencional permitiría además establecer la correspondencia entre los estímulos y las respuestas adecuadas. El mantenimiento activo de dicho estado atencional requiere control ejecutivo y se ha relacionado

con la activación de un circuito que conecta el córtex lateral órbito-frontal con los ganglios basales (Corbetta *et al.*, 1991), y cuya función sería la de mantener en la memoria a corto plazo la información necesaria para ejecutar la tarea adecuadamente.

En este sentido, es posible que la activación continuada de áreas prefrontales represente el funcionamiento de este circuito en mayor medida en los sujetos de edad avanzada. Si esto es así, la necesidad de actualizar continuamente el estado atencional mediante la activación de áreas prefrontales, podría estar reflejando el mayor esfuerzo mental que requiere la realización de la tarea de búsqueda visual en los sujetos de mayor edad. Así, la mayor dificultad para mantener el estado atencional puede haber contribuido a la ralentización en los tiempos de búsqueda y al empeoramiento en la ejecución observado en los ancianos con respecto a los jóvenes.

La activación prefrontal observada en los ancianos podría relacionarse, además, con un intento de evitar la distracción por parte de la estimulación irrelevante. De hecho, las áreas prefrontales se han considerado implicadas en la protección contra la información irrelevante, promoviendo la inhibición de la actividad electrocortical ante tal información (Dempster, 1991, 1992). En este sentido, podríamos interpretar que esta activación prefrontal continuada permitió a los sujetos de mayor edad inhibir o rechazar de forma efectiva los estímulos irrelevantes de color, como pusieron de manifiesto tanto los datos conductuales como los referentes al componente N2pc. Así, cabe la posibilidad de que la estrategia cognitiva mantenida por los ancianos para ejecutar la búsqueda haya estado más orientada a responder *no* ante los estímulos irrelevantes que a detectar correctamente la presencia del estímulo objetivo. Por otra parte, es posible que la activación de las áreas necesarias para el procesamiento de la información se haya

visto dificultada por esta activación continua de áreas prefrontales, lo que explicaría la peor ejecución conductual.

En general, los resultados apuntan a la existencia de un cambio asociado a la edad en los generadores neurales de la actividad electrofisiológica responsable del componente P3 visual registrado en este estudio, que parece implicar la mayor participación de áreas prefrontales en los ancianos. Este cambio en los generadores neurales podría indicar un cambio funcional en el procesamiento de la información, que es compatible con el cambio observado en la distribución topográfica de P3, que fue más homogénea y equipotencial sobre el pericráneo en los sujetos de edad avanzada.

El hecho de que no se observen diferencias en el patrón de activación cerebral en función del tipo de ensayo sugiere una falta de especialización o una menor diferenciación funcional en los sujetos de edad avanzada, lo que parece indicar que el cerebro de los sujetos ancianos responde de un modo más homogéneo o global que el cerebro de los sujetos jóvenes. En la misma línea, en un estudio de RMf, Park y colaboradores (2004) obtuvieron evidencia de una menor diferenciación neural con la edad en el córtex visual ventral, lo que les llevó a sugerir la posibilidad de que el sistema neural de los sujetos ancianos puede estar comprometido a etapas relativamente tempranas del procesamiento visual. En concreto, Park y colaboradores examinaron la especificidad del córtex visual ventral para cinco tipos de estímulos visuales (casas, caras, sillas, pseudopalabras y escenas desordenadas) en sujetos jóvenes y ancianos, y observaron que los sujetos jóvenes presentaban una activación más específica de categoría mientras que los sujetos de mayor edad exhibían una mayor superposición de áreas del córtex visual activas para los cinco tipos de estimulación.

En paralelo con los cambios en la distribución pericraneal de P3 asociados a la edad, estudios recientes de neuroimagen funcional han informado de un incremento paradójico de la activación de áreas prefrontales en sujetos ancianos. Así, existe considerable evidencia procedente de estudios de TEP y de RMf que sugiere que los sujetos ancianos muestran una menor especialización o diferenciación de la activación cerebral durante la ejecución de diversas tareas cognitivas. Este patrón difuso de activación cerebral con la edad se ha denominado *dediferenciación* (del término inglés *dedifferentiation*) (Park *et al.*, 2001) y hace referencia a la activación adicional relacionada con la edad de regiones cerebrales más amplias o distintas a las activadas por los sujetos jóvenes para realizar una determinada tarea.

Park y colaboradores (Park *et al.*, 2001; Park y Minear, 2004) han sugerido que el mecanismo de *dediferenciación* puede adoptar múltiples formas, y han propuesto un sistema de clasificación en tres tipos. Una forma de *dediferenciación*, que denominaron *activación contralateral*, hace referencia a la activación adicional de áreas cerebrales bilaterales en los sujetos ancianos durante la ejecución de tareas cognitivas en las que los sujetos jóvenes presentan activación de un único hemisferio cerebral. Se trata, por tanto, de una reducción en el grado de asimetría o lateralización de la función, pero implica la activación de áreas homólogas en jóvenes y ancianos. Una segunda forma de *dediferenciación*, que denominaron *activación única*, hace referencia a la activación de áreas cerebrales adicionales pero no homólogas en los sujetos ancianos. Por último, una tercera forma de *dediferenciación*, que denominaron *sustitución* hace referencia a la activación relacionada con la edad de áreas cerebrales diferentes a las activadas por los sujetos jóvenes.

En definitiva, estos autores argumentaron que cualquier activación adicional de áreas cerebrales en los sujetos ancianos —incluso cuando ésta afecta a

regiones homólogas a las activadas en jóvenes— representa una forma de *dediferenciación* que puede considerarse neutral en el caso de que no afecte al nivel de ejecución, compensatoria si mejora la ejecución, y neuropatológica si empeora la ejecución o predice enfermedad neurológica posterior. Además, han reconocido la dificultad de determinar si tales patrones de activación con la edad representan diferencias de estrategia o diferencias funcionales. Además de los diferentes patrones de dediferenciación, los sujetos de edad avanzada pueden mostrar, en comparación con los sujetos jóvenes, una hipoactivación (*under-recruitment*) del tejido neural, que supone una activación de áreas cerebrales semejantes pero en menor medida, o una hiperactivación (*over-recruitment*) que supone un mayor grado de activación.

A pesar de la demostrada vulnerabilidad de los lóbulos frontales al proceso de envejecimiento, en diversos estudios de neuroimagen funcional se ha observado un incremento de activación frontal en ancianos durante la realización de tareas de memoria (Cabeza, Anderson, Mangels, Nyberg y Houle, 2000; Reuter-Lorenz *et al.*, 2000) y de juicio semántico (Logan, Sanders, Snyder, Morris y Buckner, 2002) que se caracteriza por una reducción de la asimetría cerebral, o lo que es lo mismo, por una activación bilateral del córtex en tareas en las que los sujetos jóvenes muestran una activación claramente lateralizada (activan un único hemisferio). Cabeza (2002) denominaría posteriormente a este fenómeno HAROLD (*Hemispheric Asymmetry Reduction in Old age*) y lo consideraría como un fenómeno de envejecimiento generalizable a todas las funciones cognitivas y no sólo a la memoria. Además, propuso dos alternativas contrapuestas para explicar el origen de estos cambios

en asimetría funcional, una alternativa *psicogénica* y otra alternativa *neurogénica*¹⁶. La alternativa psicogénica argumenta que los cambios de asimetría podrían ser debidos a la puesta en funcionamiento de diferentes estrategias cognitivas en cada grupo de edad. Por su parte, la alternativa neurogénica defiende que estos cambios podrían ser el resultado de una alteración de los mecanismos neurales.

Para interpretar el fenómeno HAROLD han surgido recientemente dos hipótesis contrapuestas, una más optimista y otra más pesimista, acerca de los efectos del envejecimiento sobre el cerebro: la *hipótesis de la compensación* y la *hipótesis de la dediferenciación* (Cabeza, 2001). En este sentido, es necesario hacer notar la diferencia con la explicación propuesta por Park y colaboradores (Park *et al.*, 2001), quienes emplean el término *dediferenciación* para describir los diferentes patrones de activación, pudiendo ser estos compensatorios y adaptativos o patológicos.

La hipótesis de la *compensación neural* sugiere la posibilidad de que los ancianos activen zonas cerebrales más amplias y distribuidas que los jóvenes (incluyendo áreas de control ejecutivo) para compensar los déficits cognitivos que acompañan al envejecimiento (Cabeza, 2001, 2002; Cabeza *et al.*, 2000; Cabeza, Anderson, Locantore y McIntosh, 2002; Reuter-Lorenz, 2002; Reuter-Lorenz *et al.*, 2000; Reuter-Lorenz *et al.*, 2001). Sin embargo, dicha hipótesis no explica cómo los sujetos ancianos son capaces de activar áreas adicionales no activas en etapas previas del ciclo vital ni en qué momento se produce el cambio.

Por otro lado, la hipótesis de la *dediferenciación* define dicha activación en términos de un deterioro en la organización cortical, sugiriendo la posibilidad de que la activación de áreas inapropiadas se deba a una interacción defectuosa entre distintas zonas del cerebro en los sujetos de edad avanzada, que llevaría a

¹⁶ Cabeza y colaboradores (Cabeza, Nyberg y Park, 2005) definen los efectos *neurogénicos* como aquellos que ocurren cuando un cambio en el cerebro provoca un cambio cognitivo, y los efectos *psicogénicos* como aquellos que ocurren cuando un cambio cognitivo provoca un cambio cerebral.

una dificultad para activar o mantener los mecanismos neurales especializados para la realización de una tarea determinada (Logan *et al.*, 2002).

Dado el grado de variabilidad interindividual observado en la población envejecida en lo que a función cognitiva se refiere, recientemente ha surgido el interés de los neurocientíficos por determinar si el nivel de funcionamiento cognitivo puede determinar en alguna medida las áreas cerebrales activadas durante la ejecución de una determinada tarea. Así, se ha propuesto la posibilidad de que mediante la activación de una red neural diferente o adicional un sujeto anciano pueda evitar los efectos del envejecimiento cortical y alcanzar un nivel de ejecución adecuado. En un estudio reciente, se ha observado una correlación entre el nivel de funcionamiento cognitivo y el patrón de activación neural en sujetos del mismo grupo de edad (Cabeza *et al.*, 2002). En dicho estudio, se observó un patrón de activación bilateral en los sujetos de edad avanzada con un nivel de funcionamiento cognitivo alto, mientras que se observó una activación asimétrica, similar a la observada en jóvenes, en los sujetos de edad avanzada con un nivel bajo de funcionamiento cognitivo. Los autores interpretaron que la activación de áreas adicionales desempeña una función compensatoria del deterioro cognitivo y permite mantener un nivel de ejecución conductual adecuado, con lo que lo consideran un fuerte apoyo para la hipótesis de la compensación neural. En la misma línea, otros autores han asociado la activación prefrontal a una mejor ejecución en tareas de memoria (Reuter-Lorenz *et al.*, 2000; Reuter-Lorenz *et al.*, 2001).

No obstante, también existe apoyo a favor de la hipótesis de la dediferenciación neural. En un estudio de RMf, Milham y colaboradores (Milham *et al.*, 2002) investigaron los cambios en activación neural durante la ejecución de una tarea de control atencional (tarea de Stroop). Estos autores observaron una reducción relacionada con la edad en la activación de las áreas corticales asociadas

con el control atencional (córtex prefrontal dorsolateral y córtex parietal), y como resultado una reducida capacidad para focalizar la atención en la información pertinente, y por tanto, una peor ejecución, lo que apoya la hipótesis de la dediferenciación.

Además, en un estudio psicofisiológico reciente (Lorenzo-López, Amenedo, Pazo-Álvarez y Cadaveira, *en prensa*) obtuvimos, en la misma línea, apoyo a favor de la hipótesis de la dediferenciación. En dicho estudio exploramos los cambios en los parámetros del componente P3 visual entre un grupo de sujetos jóvenes y un grupo de sujetos de edad avanzada dividido, a su vez, en dos subgrupos en función de su rendimiento en una tarea de atención visual (mejores ejecutores/peores ejecutores). Nuestros resultados revelaron que los sujetos de edad avanzada con mejor ejecución mostraban un patrón de actividad electrofisiológica similar al observado en los jóvenes, caracterizado por una mayor amplitud de P3 en áreas posteriores. Sin embargo, los peores ejecutores presentaban un patrón de actividad diferente a los otros dos grupos, caracterizado por una reducción significativa de la amplitud de P3 en localizaciones posteriores y por un cambio en la distribución de voltaje, que fue más equipotencial sobre el pericráneo. Estos resultados nos llevaron a descartar la posibilidad de una compensación, puesto que los sujetos de mayor edad fueron capaces de ejecutar la tarea con un nivel de exactitud similar al de los jóvenes sin la necesidad de activar áreas cerebrales más amplias o diferentes. El hecho de que los sujetos ancianos que peor ejecutaban la tarea mostraran una reducción significativa de la amplitud de P3 en áreas posteriores —en las que se localiza el foco principal de P3 en sujetos jóvenes— nos llevó a sugerir la posibilidad de que la peor ejecución se debiese a una reducción en la cantidad de recursos atencionales asignados al procesamiento de los estímulos relevantes. Con el fin de estudiar en mayor detalle esta posibilidad, realizamos un análisis descriptivo de la variabilidad de P3

ensayo a ensayo a lo largo de toda la tarea (ver Lorenzo-López *et al.*, *en prensa*). Este análisis reveló que los sujetos de mayor edad con peor nivel de ejecución conductual mostraron a) menos ensayos con P3, b) que en los ensayos en los que se observó actividad asociada a P3 ésta fue de menor amplitud, y c) que había una mayor variabilidad inter-ensayo a lo largo de toda la tarea. Por tanto, este patrón de resultados confirmó que estos sujetos, frente a los de su grupo de edad que presentaban niveles de ejecución conductual semejantes a los jóvenes, presentaron fluctuaciones en el nivel de atención a lo largo de la tarea y dedicaron menos recursos de atención para seleccionar correctamente la estimulación relevante. Además, estos resultados podrían indicar que los sujetos de mayor edad con peor ejecución presentaban una dificultad para activar en la medida necesaria los mecanismos neurales especializados para garantizar una adecuada ejecución conductual. Sin embargo, es necesario tener en cuenta que basándose únicamente en datos EEG, es difícil determinar si las diferencias en el patrón de actividad electrofisiológica se deben a una diferencia funcional o a la adopción de diferentes estrategias cognitivas por parte de los sujetos.

En el presente estudio, la activación prefrontal que observamos en los sujetos ancianos independientemente del tipo de ensayo refleja una falta de especialización neural con respecto a los jóvenes, por lo que en principio apoyaría las hipótesis basadas en la existencia de dediferenciación. Sin embargo, no es posible interpretar dicha activación como compensatoria ya que la ejecución de los sujetos de edad avanzada fue significativamente peor que la de los sujetos jóvenes.

5.5. Comparación intergrupala de la activación ante los diferentes tipos de ensayo

Mientras que el envejecimiento se ha asociado en numerosos estudios con una alteración del patrón de activación de regiones prefrontales, los cambios que afectan al sistema visual han sido menos documentados. A este respecto, algunos autores han defendido que el sistema visual es especialmente resistente a los efectos de la edad (Raz *et al.*, 2004), mientras que otros han observado diferencias importantes de activación neural entre sujetos jóvenes y ancianos (Park *et al.*, 2004).

En nuestro estudio, la comparación intergrupala de la activación subyacente a la ejecución de una tarea de búsqueda visual de características simples reveló una reducción significativa de la actividad cerebral de los sujetos de mayor edad respecto a los jóvenes que afectó a diversas áreas. Sin embargo, no se observó, en ninguna región cerebral, un incremento de activación significativo en el grupo de edad avanzada con respecto a los jóvenes.

Por un lado, los sujetos de edad avanzada mostraron una reducción significativa de la activación bilateral de regiones límbicas del lóbulo temporal medial correspondientes al giro parahipocámpico (áreas entorrinal, perirrinal y ectorrinal) ante ensayos con presencia de un estímulo objetivo. Dicha hipoactivación se observó también ante ensayos con estímulo irrelevante y ante ensayos homogéneos, circunscrita en este caso al área ectorrinal del hemisferio izquierdo.

Numerosas investigaciones han vinculado la activación del giro parahipocámpico con la formación de la memoria espacial, la codificación de la localización de objetos, y el procesamiento visoespacial de escenas (Bar y Aminoff, 2003; Epstein y Kanwisher, 1998). Específicamente, a partir de

resultados obtenidos mediante RMf, el giro parahipocámpico se ha considerado un área especializada en la percepción de imágenes o escenas de lugares espaciales (*Parahippocampal Place Area*) (Epstein, Harris, Stanley y Kanwisher, 1999), debido a que presenta mayor activación ante este tipo de escenas que ante otro tipo de estímulos visuales.

Una hipoactivación relacionada con la edad en áreas parahipocámpicas ha sido observada previamente en estudios de RMf durante tareas de memoria visual (Gutchess *et al.*, 2005). Así, en una tarea de codificación de fotografías de escenas complejas, estos autores observaron una reducción de la activación de áreas temporales mediales y un incremento de la activación de áreas prefrontales en sujetos de edad avanzada comparados con sujetos jóvenes. Estos autores observaron, además, una relación negativa entre la activación de ambas regiones cerebrales, de modo que a menor activación de áreas parahipocámpicas, mayor activación de áreas prefrontales. Puesto que este patrón de correlación se observó en mayor medida ante escenas correctamente recordadas, los autores sugirieron que podría reflejar actividad neural específica relacionada con la codificación exitosa de escenas. De acuerdo con estos resultados, interpretaron el incremento adicional de activación prefrontal en los sujetos de edad avanzada como una compensación funcional de la deficiente activación de áreas temporales mediales.

En nuestro estudio observamos una reducción significativa de la activación de áreas parahipocámpicas, pero no obtuvimos evidencia de un incremento significativo de activación en áreas frontales, previamente observado en tareas perceptivas y de memoria (Cabeza, 2002; Grady, 2000; Grady *et al.*, 1994) y al que se le ha atribuido una función compensatoria.

Los decrementos en la activación del giro parahipocámpico podrían estar relacionadas con anomalías estructurales que afectan a esta región con la edad. En este sentido, algunas investigaciones han sugerido que las áreas parahipocámpicas,

junto con otras áreas temporales mediales, están particularmente sujetas a pérdida neuronal y de volumen con el envejecimiento (De Leon, 1995; Raz, 2000). En concreto, el córtex entorrinal constituye una de las áreas cerebrales que primero se ven afectadas en la enfermedad de Alzheimer, y cuya pérdida de volumen se ha considerado como un predictor del deterioro de memoria con el avance de la edad (Rodríguez y Raz, 2004). En estudios recientes de RM estructural se observó una atrofia significativa de áreas del lóbulo temporal medial (particularmente en el giro parahipocámpico) en sujetos con deterioro cognitivo leve (DCL) y de forma más pronunciada en pacientes de Alzheimer, en comparación con sujetos control sin deterioro cognitivo (Pantel, Kratz, Essig y Schröder, 2003). En la misma línea, en un estudio longitudinal reciente de RM, se ha observado un incremento progresivo con la edad de la tasa de atrofia que afecta al córtex entorrinal y al hipocampo en sujetos sanos (Du *et al.*, 2006). Además, en otro estudio longitudinal con TEP se ha documentado que la presencia de hipometabolismo de glucosa en la formación hipocámpica en sujetos ancianos sanos resulta ser un predictor cerebral fiable de deterioro cognitivo en años posteriores (Mosconi *et al.*, *en prensa*).

En el presente estudio se observó, además, que los sujetos de edad avanzada mostraron una reducción significativa de la activación de otras áreas temporales (giro medial y superior izquierdo) ante los tres tipos de ensayo que afectó principalmente al hemisferio izquierdo. Algunos estudios de búsqueda visual con primates han sugerido la implicación del córtex temporal superior en las funciones de representación y clasificación de la estimulación visual en escenas naturales (Culham, 2001; Sheinberg y Logothetis, 1997, 2001). Además, mediante estudios de TEP, se ha observado activación de áreas ventrales del lóbulo temporal durante la percepción de objetos visuales en humanos, consistente con la implicación de la vía ventral occipitotemporal en el

procesamiento de las características de los objetos. De hecho, el papel de estas regiones temporales se ha relacionado con la transformación de los estímulos sensoriales en unidades cognitivas con significado (para una revisión ver Cabeza y Nyberg, 1997).

La existencia de una menor activación de áreas temporales mediales en sujetos de edad avanzada se ha observado previamente en estudios de codificación de caras (Grady *et al.*, 1995) y escenas naturales (Park *et al.*, 2003), y es consistente con estudios previos que mostraron una reducción del volumen cerebral en estructuras del lóbulo temporal medial (giro fusiforme, giro temporal inferior) con el avance de la edad (Raz, 2000).

Por otro lado, ante los ensayos con objetivo se observó una hipoactivación bilateral de áreas asociativas visuales occipitotemporales (giro lingual y porción caudal del giro fusiforme). Tanto el giro fusiforme como el giro lingual son áreas ventrales extraestriadas que se han mostrado generalmente activas ante la estimulación visual, sobre todo en el hemisferio izquierdo (Kastner *et al.*, 1998), y se han considerado implicadas en funciones visuales atencionales y visoperceptivas relacionadas con la percepción del color y la forma (Anllo-Vento, Luck y Hillyard, 1998). La activación de regiones occipitotemporales ha sido ampliamente documentada durante tareas de atención selectiva (para una revisión ver Cabeza y Nyberg, 2000), dependiendo las áreas específicas que se activan del tipo de atributo visual al que se atiende (Corbetta *et al.*, 1990, 1991).

Algunos estudios de RMf han defendido, además, que el giro fusiforme, sobre todo en el hemisferio derecho, constituye un área especializada para la percepción de caras (Kanwisher *et al.*, 1997; Wojciulik *et al.*, 1998). La reducción de la activación en estas áreas visuales observada en los sujetos de mayor edad en nuestro estudio, es consistente con los resultados de estudios previos de búsqueda visual de letras mediante TEP, en los que se ha informado de

una reducción significativa de la activación neural de áreas del córtex occipitotemporal en ancianos, que se ha interpretado como evidencia de un deterioro en la eficacia del procesamiento de la información en regiones corticales visuales (Madden *et al.*, 1997; Madden *et al.*, 2002).

Por otra parte, un decremento asociado a la edad en la activación de regiones del córtex visual extraestriado —tanto en amplitud como en número de vóxeles activos— ha sido también observado en diversos estudios de RMf (Buckner, Snyder, Sanders, Raichle y Morris, 2000; Huettel, Singerman y McCarthy, 2001) y de TEP (Cabeza *et al.*, 1997, Cabeza *et al.*, 2000; Grady *et al.*, 1994; Madden *et al.*, 1996).

En definitiva, diversos estudios de neuroimagen funcional han documentado cambios sustanciales (hipoactivación) asociados a la edad en los sistemas neurales que median la percepción visual, que se han atribuido a un procesamiento sensorial ineficiente en la vía ventral (occipitotemporal).

En línea con nuestros resultados, en un estudio de RMf en el que se empleó una tarea de codificación/recuperación de imágenes, Ávila y colaboradores (Ávila *et al.*, 2004) observaron una hipoactivación en el giro parahipocámpico izquierdo, así como una menor activación en los giros fusiforme y lingual a nivel bilateral en pacientes con DCL y Alzheimer, en comparación con un grupo de sujetos sanos de edad avanzada. Por otro lado, mediante la técnica de TEP, Esposito y colaboradores (Esposito, Kirkby, Van Horn, Ellmore y Berman, 1999) observaron una reducción significativa del flujo sanguíneo con la edad en diversas porciones del córtex temporal inferolateral (giro fusiforme bilateral, giro temporal medial izquierdo) y medial (giro parahipocámpico), durante la realización del Test de Matrices Progresivas de Raven, cuya ejecución implica en gran medida el procesamiento visoespacial. Los autores sugirieron que la relación

funcional normal prefrontal-hipocámpica necesaria para la adecuada ejecución del test se ve alterada con el envejecimiento.

Por último, otra región cuya activación se mostró significativamente reducida en los sujetos de mayor edad respecto a los jóvenes fue la frontal (giro cingulado anterior). La implicación de áreas del cíngulo en tareas de atención a estimulación visual ha sido ampliamente documentada (Mangun y Hillyard, 1995; Posner y Raichle, 1994). Los decrementos asociados a la edad en la activación de estas regiones están en línea con los resultados obtenidos en estudios previos en los que se informó de una reducción significativa de la activación del córtex cingulado anterior, así como de áreas prefrontales dorsales, en sujetos de edad avanzada en comparación con sujetos jóvenes durante una tarea de atención visual en la que se presentaban letras rodeadas de distractores (Madden *et al.*, 1997).

El hecho de que en nuestro estudio la activación cingular haya sido mayor en los sujetos jóvenes sugiere que el foco atencional fue más eficiente en estos sujetos. En esta línea, la hipoactivación en el córtex cingulado anterior en los sujetos de edad avanzada podría reflejar una dificultad atencional que puede haber contribuido al incremento observado en los TR.

A modo de resumen, las áreas de activación diferencial observadas en nuestro estudio entre los dos grupos de edad corresponden principalmente a áreas del lóbulo temporal (áreas parahipocámpicas) y a áreas de la encrucijada occipitotemporal (fusiforme y lingual), que se han considerado como especializadas para el reconocimiento y discriminación de estímulos visuales (Corbetta *et al.*, 1991). Además, también se observó una reducción significativa de la activación en áreas frontales (córtex cingulado), que forman parte, a su vez, de la red implicada en los procesos de atención selectiva y búsqueda visual (Pardo *et al.*, 1990; Vogt *et al.*, 1992).

Podemos concluir, por tanto, que los sujetos de edad avanzada mostraron una reducción significativa de la activación de áreas que se han considerado

implicadas en tareas de búsqueda visual, y cuya activación podría resultar crítica para una adecuada ejecución.

6. CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos en relación con el componente P3 podemos extraer las siguientes conclusiones:

1) Los sujetos de edad avanzada emplean más tiempo que los sujetos jóvenes para evaluar los estímulos visuales una vez que han sido seleccionados, lo que se pone de manifiesto por un incremento significativo de la latencia de P3.

2) Con la edad se reduce la cantidad de recursos de atención asignados a los estímulos relevantes, que se evidencia por una reducción significativa de la amplitud de P3, con lo que se dificulta la tarea de búsqueda visual.

3) La distribución de voltaje del componente P3 es más homogénea y equipotencial sobre el pericráneo en los sujetos de edad avanzada, lo que podría deberse a la activación de diferentes sistemas neurales en ambos grupos de edad durante la ejecución de la misma tarea de búsqueda.

4) Al igual que en los resultados de N2pc, los datos de amplitud de P3 en los sujetos jóvenes confirman que la presentación de un estímulo irrelevante no produce una captura automática de la atención, y que puede ser descartado a partir de información perceptiva, lo que se pone de manifiesto por una activación máxima en áreas visuales extraestriadas ante los ensayos que contenían un estímulo irrelevante, sin la participación de áreas relacionadas con procesos de atención.

5) A diferencia de los sujetos jóvenes, los sujetos de edad avanzada no presentan los esperados patrones de activación diferencial en función del tipo de ensayo de búsqueda presentado, sino que muestran una activación máxima

localizada sobre áreas cerebrales prefrontales durante toda la tarea. Así, mientras que los sujetos jóvenes muestran cambios transitorios en la activación neural relacionados de forma específica con el tipo de ensayo presentado, los sujetos de mayor edad muestran una modulación de la actividad neural más sostenida e inafectada por la presentación de los diferentes ensayos de búsqueda. Respecto a la ausencia de diferencias en el patrón de activación cerebral de los ancianos entre los tres tipos de ensayo, ésta podría estar reflejando procesos psicofisiológicos relacionados con el mantenimiento del estado atencional.

De acuerdo con nuestros datos podríamos especular que los tiempos de comparación perceptiva podrían ser más lentos en los ancianos debido a la menor diferenciación funcional, que resultaría en un mayor tiempo para descubrir la similitud o la diferencia entre los estímulos visuales.

6) Si bien no observamos una hiperactivación relacionada con la edad, la activación continuada de regiones prefrontales en los sujetos de edad avanzada puede indicar un mayor esfuerzo para mantener el estado atencional necesario para realizar la tarea de búsqueda. No podemos afirmar, sin embargo, que se trate de un intento compensatorio puesto que el nivel de ejecución observado es peor en los sujetos de mayor edad que en los sujetos jóvenes.

7) Los análisis estadísticos no paramétricos realizados mediante sLORETA revelan cambios asociados a la edad en el patrón de activación neural durante la realización de la tarea de búsqueda visual de características simples. En concreto, se observa una hipoactivación neural significativa relacionada con la edad en áreas ventrales posteriores implicadas en funciones visuales atencionales y visoperceptivas (principalmente en áreas asociativas visuales occipitotemporales) y en áreas frontales implicadas en el control atencional (córtex cingulado anterior). Dado que estas zonas cerebrales forman parte de una red neural implicada en tareas de atención selectiva y búsqueda visual, los

resultados apuntan a la existencia de una alteración relacionada con la edad en la capacidad de regular la atención de forma selectiva y una reducción de los recursos de procesamiento durante la tarea de búsqueda, que podría contribuir al deterioro observado en la ejecución de los sujetos de mayor edad. Estos hallazgos ponen de manifiesto la importancia tanto de las estructuras corticales posteriores como de las estructuras frontales en la explicación de los cambios cognitivos relacionados con el envejecimiento en tareas de búsqueda visual.

VII. CONCLUSIÓN GENERAL

Nuestros resultados muestran que la utilización de técnicas no invasivas de registro de la actividad eléctrica cerebral, y en concreto el análisis de componentes específicos de los PE, permite obtener información objetiva acerca de los cambios que ocurren con el avance de la edad en los procesos atencionales y neurocognitivos que subyacen a la ejecución de tareas de búsqueda visual.

En este sentido, la adecuada caracterización de la respuesta electrofisiológica en grupos de sujetos de diferentes edades resulta necesaria para facilitar la diferenciación entre cambios normales asociados al envejecimiento y aquéllos asociados a patologías que surgen en estas etapas del ciclo vital. Además, la comprensión de los mecanismos electrofisiológicos y neurales que subyacen a los cambios cognitivos relacionados con la edad en diversas tareas, entre ellas las de búsqueda visual, pueden ayudar en gran medida al diseño de estrategias de entrenamiento apropiadas para mejorar el funcionamiento y la calidad de vida de las personas de edad avanzada.

Los datos obtenidos en la presente investigación ponen de manifiesto que en los sujetos de edad avanzada se produce un incremento significativo de la latencia de los PE, que está presente tanto en el intervalo temporal correspondiente al componente N2pc, como en el intervalo temporal correspondiente al componente P3. Atendiendo al significado funcional de N2pc, este incremento de latencia sugiere que, durante el envejecimiento, se produce una lentificación del proceso específico de desplazamiento de la atención hacia los estímulos relevantes presentados entre distractores. Este hallazgo, junto con el aumento de la latencia de P3, parece indicar que, al envejecer, se produce una lentificación tanto de los procesos de desplazamiento del foco de atención como de los procesos de selección, evaluación y categorización de los estímulos. Este

patrón de resultados indica que los sujetos de edad avanzada tardan más tiempo en desplazar su atención hacia el estímulo de interés y, una vez que la atención se ha desplazado, tardan más tiempo en evaluar y clasificar dicho estímulo. Esta lentificación de los procesos atencionales podría contribuir en parte al incremento de TR observado en los sujetos de edad avanzada. Sin embargo, dado que las medidas de TR reflejan funciones cognitivas y motoras e implican, además, mecanismos más tardíos de selección y ejecución de la respuesta, no se puede descartar la posible afectación adicional de algún proceso relacionado con la preparación motriz en los sujetos de mayor edad.

Además, los resultados obtenidos ponen de manifiesto que, durante la realización de la tarea de búsqueda, los patrones de actividad electrofisiológica presentan una reducción significativa de amplitud con la edad, lo que parece sugerir que los sujetos de edad avanzada utilizan sus recursos atencionales de forma menos eficiente que los sujetos jóvenes. En este sentido, los datos sugieren que la tarea de focalizar la atención sobre un estímulo relevante presentado entre distractores y evaluarlo como tal se dificulta con la edad, y parecen apoyar la hipótesis de que el deterioro cognitivo en tareas de búsqueda visual podría estar determinado en gran parte por un declive atencional.

Uno de los objetivos principales de la tesis fue el de determinar la capacidad de un estímulo irrelevante definido por una característica saliente para originar un desplazamiento automático o involuntario de la atención hacia su localización en el entorno de la búsqueda visual. En este sentido, hemos obtenido diversa evidencia —tanto conductual como psicofisiológica— que descarta que se haya producido tal desplazamiento en ninguno de los dos grupos de edad.

Por un lado, la ausencia del componente N2pc ante los ensayos de búsqueda en los que se presenta un estímulo irrelevante de color entre los distractores, sugiere que tal estímulo es eficazmente rechazado y clasificado como

no objetivo sin la implicación de procesos atencionales (de forma rápida y preatencional). Este resultado es consistente con los datos conductuales, que muestran que el tiempo necesario para rechazar el estímulo irrelevante (descartarlo de la selección) es significativamente menor que el necesario para detectar el estímulo objetivo. Por otro lado, el incremento significativo de amplitud del componente P3 ante los ensayos con estímulo objetivo frente a los ensayos en los que estaba ausente, sugiere que el nivel de procesamiento recibido por estos ensayos fue mayor en ambos grupos de edad.

En definitiva, teniendo en cuenta estos datos podríamos concluir que los estímulos irrelevantes salientes definidos por el color no producen una captura automática (*bottom-up*) de la atención en ninguno de los dos grupos de edad, de forma que no interfieren con la tarea de búsqueda y son descartados como no objetivos sin la implicación de procesos atencionales. Esto pone de manifiesto que el sistema atencional de los sujetos, tanto jóvenes como de edad avanzada, les permite inhibir con éxito la información irrelevante. No obstante, a raíz de los datos obtenidos no es posible descartar de forma concluyente la posible existencia de un deterioro en el funcionamiento de los mecanismos inhibitorios atencionales, que podría hacerse evidente bajo otras condiciones estimulares.

A la luz de nuestros resultados, las explicaciones que atribuyen el envejecimiento cognitivo a causas únicas y mecanismos globales, como el enlentecimiento generalizado del procesamiento de la información, parecen incompletas. Los datos apuntan a causas multifactoriales para explicar el deterioro en tareas de búsqueda visual. Por un lado, comprobamos que el envejecimiento lleva asociada una disminución en la velocidad con que la atención visoespacial puede ser desplazada hacia un estímulo relevante presentado entre distractores, además de una reducción de la cantidad de recursos atencionales asignados a dicho estímulo una vez que ha sido seleccionado. Por otro lado, comprobamos que la

Conclusión general

eficacia de los procesos de evaluación e identificación mediados por la vía ventral de procesamiento visual es menor en sujetos de edad avanzada, lo que se pone de manifiesto por la existencia de una hipoactivación significativa de las áreas occipitotemporales durante toda la tarea de búsqueda. Además, la observación de menores niveles de activación en este grupo de sujetos en áreas de la red anteroposterior de atención, muestra la existencia de una menor regulación atencional que podría estar en la base de los peores niveles de ejecución conductual, observados comúnmente en relación con el avance de edad.

VIII. CONSIDERACIONES FINALES Y PROPUESTAS DE ESTUDIO

Dado que el envejecimiento es un proceso complejo y dinámico con componentes fisiológicos, psicológicos y sociológicos, su estudio debería partir de la integración de diferentes disciplinas. Además, resulta indispensable, al abordar el envejecimiento, tener en cuenta aspectos tales como la variabilidad interindividual, la dificultad en la diferenciación entre envejecimiento normal y patológico, y las limitaciones de los diseños de investigación. Finalmente, no deberían dejarse de lado aspectos relacionados con el estilo de vida y el componente social.

1. LIMITACIONES DEL ESTUDIO

Con respecto a la parte experimental del presente trabajo, es necesario destacar algunos aspectos susceptibles de mejora en futuros estudios:

Una primera limitación deriva del hecho de que la metodología empleada no permite determinar la posible modulación del componente N2pc ante estímulos presentados en el campo visual superior e inferior. En este sentido, es posible que si se analiza por separado la respuesta electrofisiológica obtenida ante estímulos presentados en el campo visual inferior y superior se observen diferencias en los parámetros de N2pc (Luck, Girelli *et al.*, 1997). En el momento de diseñar la tarea experimental, los estímulos fueron codificados en función del hemisferio visual de presentación considerando únicamente el espacio visual lateral (derecho-izquierdo). Además, se establecieron restricciones para que el equipo de estimulación presentase los estímulos en uno u otro hemisferio visual con igual probabilidad, pero no se establecieron restricciones con respecto al campo inferior y superior. En este sentido, sería interesante

explorar, en investigaciones futuras, la dimensión vertical del espacio visual además de la horizontal, mediante la codificación de los estímulos en función de los cuatro cuadrantes (superior-derecho, superior-izquierdo, inferior-derecho, inferior-izquierdo).

Por otro lado, debe tenerse en cuenta que las soluciones sLORETA se obtuvieron a partir del promedio de las activaciones de todos los sujetos juntos de cada grupo por separado. Este procedimiento aumenta la potencia estadística para detectar activaciones comunes y homogéneas en todos los sujetos. Sin embargo, dado que la topografía del cerebro de cada sujeto puede diferir tanto anatómicamente como desde el punto de vista funcional, es posible que ciertas activaciones individuales y variables no se encuentren reflejadas en el promedio sLORETA obtenido. En esta dirección, sería interesante determinar en investigaciones futuras, el modo en que varían las activaciones individuales de cada sujeto y la medida en que contribuyen a las activaciones de grupo, así como explorar los efectos del envejecimiento sobre tales factores.

2. PLANTEAMIENTOS PARA EL FUTURO

El objeto final de cualquier trabajo de investigación científico ha de ser, no sólo el de dar respuesta a las cuestiones planteadas en su origen, sino también el de suscitar nuevos problemas e interrogantes que sienten las bases para el planteamiento de nuevas líneas de trabajo.

A continuación se recogen algunas de las posibles líneas de investigación que se derivan de los resultados obtenidos en la parte experimental de la presente tesis.

Los resultados obtenidos muestran que la búsqueda de un estímulo objetivo definido por la orientación y presentado en un contexto homogéneo provoca la aparición de un claro componente N2pc independientemente del

grupo de edad, con lo que concluimos que este tipo de estímulos precisa de un desplazamiento de la atención hacia su localización para poder ser correctamente detectado y procesado. Es necesario tener en cuenta, sin embargo, que este resultado puede no ser generalizable a estímulos definidos por otras características visuales relevantes, tema que debería ser objeto de investigaciones futuras.

En la misma línea, los resultados nos llevan a concluir que un estímulo definido por una característica saliente como es el color no produce una captura automática de la atención cuando es completamente irrelevante para la tarea de búsqueda. Una línea de investigación en este sentido, podría dirigirse a estudiar los efectos de la edad sobre la ejecución de tareas de búsqueda en las que las características que definen al estímulo objetivo y al estímulo irrelevante no son fijas, sino que varían entre los bloques experimentales. Bajo estas condiciones, es posible que se generen diferencias en la estrategia de búsqueda, de forma que la presencia de un estímulo irrelevante sí capture la atención, provocando la aparición del componente N2pc.

Por otra parte, a la vista de los resultados obtenidos se puede concluir que el deterioro conductual observado en la tarea de búsqueda en los sujetos de edad avanzada se debe en parte a un enlentecimiento específico en el desplazamiento del foco de atención, así como a una reducción de la cantidad de recursos atencionales asignados al estímulo relevante. Sin embargo, dado que el enlentecimiento asociado a la edad se observa tanto a nivel psicofisiológico (afectando a la latencia de los componentes N2pc y P3) como a nivel conductual (TR), sería interesante analizar, en trabajos futuros, otros componentes de los PE relacionados con la preparación de la respuesta, como el potencial de preparación lateralizado (PPL), a fin de descartar posibles déficits asociados a la edad en los procesos motores.

Otro de los objetivos para los trabajos futuros sería el de determinar la medida en que la variación de determinados parámetros estímulares de la tarea de búsqueda afectan a la respuesta conductual y electrofisiológica de sujetos de diferentes edades. Sería de relevancia, a este respecto, la manipulación del tamaño de la serie de búsqueda, dada su demostrada influencia en los patrones de ejecución conductual. Sería interesante también variar la homogeneidad del contexto estimular mediante la manipulación del grado de similitud de los distractores entre sí. La manipulación de estos parámetros permitiría ahondar en los procesos psicofisiológicos implicados en las tareas de búsqueda visual y en su vulnerabilidad a los efectos del avance de la edad.

Por otra parte, en la mayoría de los estudios sobre búsqueda visual y envejecimiento se han utilizado estímulos más o menos abstractos, como formas geométricas con diferentes características físicas, o letras/dígitos. Si bien estos estudios han informado de un declive asociado a la edad en la ejecución de las tareas de búsqueda, sería interesante determinar si se obtienen resultados similares cuando se utilizan como estímulos representaciones de objetos reales más familiares para los sujetos o con contenido emocional, lo que aportaría mayor validez ecológica a la investigación.

Los resultados de la presente tesis han contribuido a la caracterización psicofisiológica de los efectos de la edad sobre los procesos implicados en la búsqueda de características simples, una línea de investigación necesaria debería encaminarse a la caracterización de la respuesta electrofisiológica de sujetos jóvenes y de edad avanzada durante una tarea de búsqueda de estímulos definidos por conjunciones de características.

Por último, sería interesante complementar los análisis de la actividad eléctrica cerebral mediante PE y tomografía electromagnética de baja resolución

(sLORETA), con técnicas que permiten una mayor resolución espacial, como la MEG o la RMf.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allport, A. (1989). Visual attention. En M.I. Posner (Ed.), *Foundations of Cognitive Science* (pp. 631-682). Cambridge: MIT Press.
- Amenedo, E. y Díaz, F. (1998). Aging-related changes in processing of non-target and target stimuli during an auditory oddball task. *Biological Psychology*, 48, 235-267.
- Anderer, P., Saletu, B., Semlitsch, H.V. y Pascual-Marqui, R.D. (2003). Non-invasive localization of P300 sources in normal aging and age-associated memory impairment. *Neurobiology of Aging*, 24, 463-479.
- Anllo-Vento, L. (1995). Shifting attention in visual space: the effects of peripheral cuing on brain cortical potentials. *International Journal of Neuroscience*, 80, 353-370.
- Anllo-Vento, L., Luck, S.J. y Hillyard, S.A. (1998). Spatio-temporal dynamics of attention to color: evidence from human electrophysiology. *Human Brain Mapping*, 6, 216-238.
- Ardekani, B.A., Choi, S.J., Hossein-Zadeh, G.A., Porjesz, B., Tanabe, J.L., Lim, K.O., Bilder, R., Helpner, J.A. y Begleiter, H. (2002). Functional magnetic resonance imaging of brain activity in the visual oddball task. *Cognitive Brain Research*, 14, 347-356.
- Anderson, N.D. y Grady, C.L. (2001). Functional imaging in cognitively intact aged people. En P.R. Hof y C.V. Mobbs (Eds.), *Functional Neurobiology of Aging* (pp. 211-222). Academic Press, San Diego.
- Arnott, S.R., Pratt, J., Shore, D.I. y Alain, C. (2001). Attentional set modulates visual areas: an event-related potential study of attentional capture. *Cognitive Brain Research*, 12, 383-395.
- Ávila, C., Parcet, M.A., Barrós, A., Forn, C., Mallol, R., González-Darder, J.M., Feliu-Tatay, R., Martínez-Lozano, M.D. y Campos-Hernández, S. (2004). Evaluación de la memoria mediante resonancia magnética funcional: aplicaciones en pacientes prequirúrgicos y en la enfermedad de Alzheimer. *Revista de Neurología*, 38, 284-291.
- Bacon, W.F. y Egeth, H.E. (1994). Overriding stimulus-driven attentional capture. *Perception and Psychophysics*, 55, 485-496.
- Bacon, W.F. y Egeth, H.E. (1997). Goal-directed guidance of attention: evidence from conjunctive visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 23, 1467-1481.
- Ball, K.K., Beard, B.L., Roenker, D.L., Miller, R.L. y Griggs, D.S. (1988). Age and visual search: expanding the useful field of view. *Journal of the Optical Society of America A*, 5, 2210-2219.
- Bar, M. y Aminoff, E. (2003). Cortical analysis of visual context. *Neuron*, 38, 347-358.
- Beck, D.M. y Kastner, S. (2005). Stimulus context modulates competition in human extrastriate cortex. *Nature Neuroscience*, 8, 1110-1116.
- Bledowski, C., Prvulovic, D., Hoehstetter, K., Scherg, M., Wibral, M., Goebel, R. y Linden, D.E. (2004). Localizing P300 generators in visual target and distractor processing: a combined event-related potential and functional magnetic resonance imaging study. *The Journal of Neuroscience*, 24, 9353-9360.
- Brett, M., Johnsrude, I.S. y Owen, A.M. (2002). The problem of functional localization in the human brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 243-249.
- Brodeur, D.A. y Enns, J.T. (1997). Covert visual orienting across the lifespan. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 51, 20-35.

- Buckner, R.L., Snyder, A.Z., Sanders, A.L., Raichle, M.E. y Morris, J.C. (2000). Functional brain imaging of young, nondemented, and demented older adults. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 24-34.
- Cabeza, R. (2001). Cognitive neuroscience of aging: contributions of functional neuroimaging. *Scandinavian Journal of Psychology*, 42, 277-286.
- Cabeza, R. (2002). Hemispheric asymmetry reduction in older adults: the HAROLD model. *Psychology and Aging*, 17, 85-100.
- Cabeza, R., Anderson, N.D., Locantore, J.K. y McIntosh, A.R. (2002). Aging gracefully: compensatory brain activity in high-performing older adults. *Neuroimage*, 17, 1394-1402.
- Cabeza, R., Anderson, N.D., Mangels, J.A., Nyberg, L. y Houle, S. (2000). Age-Related differences in neural activity during item and temporal-order memory retrieval: a positron emission tomography study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 197-206.
- Cabeza, R., Daselaar, S.M., Dolcos, F., Prince, S.E., Budde, M. y Nyberg, L. (2004). Task-independent and task-specific age effects on brain activity during working memory, visual attention and episodic retrieval. *Cerebral Cortex*, 14, 364-375.
- Cabeza, R., Grady, C.L., Nyberg, L., McIntosh, A.R., Tulving, E., Kapur, S., Jennings, J.M., Houle, S. y Craik, F.I.M. (1997). Age-related differences in neural activity during memory encoding and retrieval: a positron emission tomography study. *Journal of Neuroscience*, 17, 391-400.
- Cabeza, R. y Nyberg, L. (1997). Imaging cognition: an empirical review of PET studies with normal subjects. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 1-26.
- Cabeza, R. y Nyberg, L. (2000). Imaging cognition II: an empirical review of 275 PET and fMRI studies. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 1-47.
- Cabeza, R., Nyberg, L. y Park, D.C. (2005). Cognitive neuroscience of aging: emergence of a new discipline. En R. Cabeza, L. Nyberg y D. Park (Eds.), *Cognitive neuroscience of aging: linking cognitive and cerebral aging* (pp. 3-15). Oxford: University Press.
- Campo, P., Maestú, F., Capilla, A., Fernández, S., Fernández, A. y Ortiz, T. (2005). Activity in human medial temporal lobe associated with encoding process in spatial working memory revealed by magnetoencephalography. *European Journal of Neuroscience*, 21, 1741-1748.
- Campo, P., Maestú, F., Ortiz, T., Capilla, A., Fernández, S. y Fernández, A. (2005). Is medial temporal lobe activation specific for encoding long-term memories? *Neuroimage*, 25, 34-42.
- Cave, K.R. y Wolfe J.M. (1990). Modeling the role of parallel processing in visual search. *Cognitive Psychology*, 22, 225-271.
- Chelazzi, L. (1995). Neural mechanisms for stimulus selection in cortical areas of the macaque subserving object vision. *Behavioral Brain Research*, 71, 125-134.
- Chelazzi, L., Duncan, J., Miller, E.K. y Desimone, R. (1998). Responses of neurons in inferior temporal cortex during memory-guided visual search. *Journal of Neurophysiology*, 80, 2918-2940.
- Chelazzi, L., Miller, E.K., Duncan, J. y Desimone, R. (1993). A neural basis for visual search in inferior temporal cortex. *Nature*, 363, 345-347.
- Chelazzi, L., Miller, E.K., Duncan, J. y Desimone, R. (2001). Responses of neurons in macaque area V4 during memory-guided visual search. *Cerebral Cortex*, 11, 761-762.
- Chen, J., Myerson, J. y Hale, S. (2002). Age-related dedifferentiation of visuospatial abilities. *Neuropsychologia*, 40, 2050-2056.

- Chen, J., Myerson, J., Hale, S. y Simon, A. (2000). Behavioral evidence for brain-based ability factors in visuospatial information processing. *Neuropsychologia*, 38, 380-387.
- Clark, V.P., Fannon, S., Lai, S., Benson, R. y Bauer, L. (2000). Responses to rare visual target and distractor stimuli using event-related fMRI. *Journal of Neurophysiology*, 83, 3133-3139.
- Colcombe, A.M., Kramer, A.F., Irwin, D.E., Peterson, M.S., Colcombe, S. y Hahn, S. (2003). Age-related effects of attentional and oculomotor capture by onsets and color singletons as a function of experience. *Acta Psychologica (Amst)*, 113, 205-225.
- Coles, M.G.H. y Rugg, M.D. (1995). Event-related brain potentials: an introduction. En M.D. Rugg y M.G.H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of mind: event-related brain potentials and cognition* (pp. 1-26). New York: Oxford University Press.
- Coles, M.G.H., Smid, H.G.O.M., Scheffers, M.K. y Otten, L.J. (1995). Mental chronometry and the study of human information processing. En M.D. Rugg y M.G.H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of mind. Event-related brain potentials and cognition* (pp. 86-131). Oxford: University Press.
- Colmenero, J.M., Catena, A. y Fuentes L.J. (2001). Atención visual: una revisión de las redes atencionales del cerebro. *Anales de Psicología*, 17, 45-67.
- Connor, C.E., Egeth, H.E. y Yantis, S. (2004). Visual attention: bottom-up versus top-down. *Current Biology*, 14, R850-R852.
- Connor, C.E., Preddie, D.C., Gallant, J.L. y Van Essen, D.C. (1997). Spatial attention effects in macaque area V4. *The Journal of Neuroscience*, 17, 3201-3214.
- Corbetta, M., Kincade, J.M., Ollinger, J.M., McAvoy, M.P. y Shulman, G. (2000). Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nature Neuroscience*, 3, 292-297.
- Corbetta, M., Miezin, F.M., Dobmeyer, S., Shulman, G.L. y Petersen, S.E. (1990). Attentional modulation of neural processing of shape, color, and velocity in humans. *Science*, 248, 1556-1559.
- Corbetta, M., Miezin, F.M., Dobmeyer, S., Shulman, G.L. y Petersen, S.E. (1991). Selective and divided attention during visual discriminations of shape, color, and speed: functional anatomy by positron emission tomography. *The Journal of Neuroscience*, 11, 2383-2402.
- Corbetta, M., Miezin, F.M., Shulman, G.L. y Petersen, S.E. (1993). A PET study of visuospatial attention. *The Journal of Neuroscience*, 13, 1202-1226.
- Corbetta, M. y Shulman, G.L. (1998). Human cortical mechanisms of visual attention during orienting and search. En W. Humphreys, J. Duncan y A. Treisman (Eds.), *Attention, space and action* (pp. 183-198). Oxford: University Press.
- Corbetta, M. y Shulman, G.L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nature Neuroscience*, 3, 201-215.
- Corbetta, M., Shulman, G.L., Miezin, F.M. y Petersen, S.E. (1995). Superior parietal cortex activation during spatial attention shifts and visual feature conjunction. *Science*, 270, 802-805.
- Craik, F.I.M. y Salthouse, T.A. (2000) *Handbook of aging and cognition II*. Mahwah, NJ: Erlbaum.
- Culham, J. (2001). There's Waldo! *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 231.
- Curran, T. Hills, A., Patterson, M.B. y Strauss, M.E. (2001). Effects of aging on visuospatial attention: an ERP study. *Neuropsychologia*, 39, 288-301.
- Czigler, I. (1996). Age, color processing and meaningfulness: an event-related potential study. *International Journal of Psychophysiology*, 22, 25-34.

- Davatzikos, C. y Resnick, S.M. (2002). Degenerative age changes in white matter connectivity visualized in vivo using magnetic resonance imaging. *Cerebral Cortex*, 12, 767-771.
- De Fockert, J.W., Rees, G., Frith, C.D. y Lavie, N. (2004). Neural correlates of attentional capture in visual search. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 751-759.
- De Leon, M.J., Convit, A., DeSanti, S., Golomb, J., Tarshish, C., Rusinek, H., Bobinski, M., Ince, C., Miller, D.C., Wisniewski, H.M. et al. (1995). The hippocampus in aging and Alzheimer's disease. *Neuroimaging clinics of North America*, 5, 1-17.
- Delorme, A. y Makeig, S. EEGLAB (2004). An open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *Journal of Neuroscience Methods*, 134, 9-21.
- Dempster, F.N. (1991). Inhibition processes: a neglected dimension of intelligence. *Intelligence*, 15, 157-173.
- Dempster, F.N. (1992). The rise and fall of the inhibitory mechanism: Toward a unified theory of cognitive development and aging. *Developmental Review*, 12, 45-75.
- Desimone, R. (1996). Neural mechanisms for visual memory and their role in attention. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 93, 13494-13499.
- Desimone, R. (1999). Visual attention mediated by biased competition in extrastriate visual cortex. En W. Humphreys, J. Duncan y A. Treisman (Eds.), *Attention, space and action* (pp. 183-198). Oxford: University Press.
- Desimone, R. y Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, 18, 193-222.
- Dixon, R.A. (2002). El concepto de ganancia y sus mecanismos en el envejecimiento cognitivo. En D. Park y N. Schwarz (Eds.), *Envejecimiento cognitivo* (pp. 23-42). Madrid: Médica Panamericana.
- Donchin, E. (1981). Surprise!...Surprise? *Psychophysiology*, 18, 493-513.
- Donchin, E. y Coles, M.G.H. (1988). Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behavioral and Brain Science*, 11, 355-372.
- Du, A., Schuff, N., Chao, L., Kornak, J., Jagust, W., Kramer, J., Reed, B., Miller, B., Norman, D., Chui, H. y Weiner. (2006). Age effects on atrophy rates of entorhinal cortex and hippocampus. *Neurobiology of Aging*, 27, 733-740.
- Duncan, J. (1988). Boundary conditions on parallel processing in human vision. *Perception*, 17, 358.
- Duncan, J. (1996). Cooperating brain systems in selective perception and action. En T. Inui y J.L. McClelland (Eds.), *Attention and performance XVI* (pp. 549-578). Cambridge, MA: MIT Press.
- Duncan, J. y Humphreys, G.W. (1989). Visual search and stimulus similarity. *Psychological Review*, 96, 433-458.
- Duncan, J. y Humphreys, G.W. (1992). Beyond the search surface: visual search and attention engagement. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 578-588.
- Duncan, J., Humphreys, G. y Ward, R. (1997). Competitive brain activity in visual attention. *Current Opinion in Neurobiology*, 7, 255-261.
- Duncan-Johnson, C.C. y Donchin, E. (1977). On quantifying surprise: The variation of event-related potentials with subjective probability. *Psychophysiology*, 14, 456-467.
- Eals, M. y Taylor, M.J. (1996). ERPs reflecting parallel and serial processing of colour arrays. *Functional Neuroscience (EEG Suppl.* 46), 301-313.

- Eimer, M. (1993). Spatial cueing, sensory gating and selective response preparation: an ERP study on visuo-spatial orienting. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 88, 408-420.
- Eimer, M. (1994). "Sensory gating" as a mechanism for visuospatial orienting: Electrophysiological evidence from trial-by-trial cuing experiments. *Perception and Psychophysics*, 55, 667-675.
- Eimer, M. (1996). The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 99, 225-234.
- Eimer, M. (1998). Mechanisms of visuospatial attention: evidence from event-related brain potentials. *Visual Cognition*, 5, 257-286.
- Eimer, M. y Kiss, M. (2006). Attentional capture by task-irrelevant fearful faces is revealed by the N2pc component. *Biological Psychology*, 74, 108-112.
- Eimer, M. y Mazza, V. (2005). Electrophysiological correlates of change detection. *Psychophysiology*, 42, 328-342.
- Enns, J.T., Austen, E., Di Lollo, V., Rauschenberger, R. y Yantis, S. (2001). New objects dominate luminance transients in setting attentional priority. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 27, 1287-1302.
- Epstein, R., Harris, A., Stanley, D. y Kanwisher, N. (1999). The parahippocampal place area: recognition, navigation, or encoding? *Neuron*, 23, 115-125.
- Epstein, R. y Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, 392, 598-601.
- Escera, C., Alho, K., Winkler, I. y Näätänen, R. (1998). Neural mechanisms of involuntary attention to acoustic novelty and change. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10, 590-604.
- Esposito, G., Kirkby, B.S., Van Horn, J.D., Ellmore, T.M. y Berman, K.F. (1999). Context-dependent, neural system-specific neurophysiological concomitants of ageing: mapping PET correlates during cognitive activation. *Brain*, 122, 963-979.
- Estévez-González, A., García-Sánchez, C. y Junqué, C. (1997). La atención: una compleja función cerebral. *Revista de Neurología*, 25, 1989-1997.
- Fabiani, M. y Friedman, D. (1995). Changes in brain activity patterns in aging: the novelty oddball. *Psychophysiology*, 32, 579-594.
- Fabiani, M., Friedman, D. y Cheng, J.C. (1998). Individual differences in P3 scalp distribution in older adults, and their relationship to frontal lobe function. *Psychophysiology*, 35, 698-708.
- Fabiani, M., Karis, D. y Donchin, E. (1990). Effects of mnemonic strategy manipulation in a Von Restorff paradigm. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 75, 22-35.
- Faust, M.E. y Balota D.A. (1997). Inhibition of return and visuospatial attention in healthy older adults and individuals with dementia of the Alzheimer type. *Neuropsychology*, 11, 13-29.
- Fjell, A.M. y Walhovd, K.B. (2001). P300 and neuropsychological tests as measures of aging: scalp topography and cognitive changes. *Brain Topography*, 14, 25-40.
- Folk, C.L. y Hoyer, W.J. (1992). Aging and shifts of visual spatial attention. *Psychology and Aging*, 7, 453-465.
- Folk, C.L. y Remington, R. (1998). Selectivity in distraction by irrelevant featural singletons: evidence for two forms of attentional capture. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 24, 847-858.

- Folk, C.L., Remington, R.W. y Johnston, J.C. (1992). Involuntary covert orienting is contingent on attentional control settings. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 1030-1044.
- Folk, C.L., Remington, R.W. y Wright, J.H. (1994). The structure of attentional control: contingent attentional capture by apparent motion, abrupt onset, and color. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, 317-329.
- Folstein, M.F., Folstein, S.E. y McHugh, P.R. (1975). "Mini-mental state". A practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *Journal of Psychiatric Research*, 12, 189-198.
- Ford, J.M. y Pfefferbaum, A. (1991). Event-related potentials and eyeblink responses in automatic and controlled processing: effects of age. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 78, 361-377.
- Foster, D.H. y Westland, S. (1992). Fine structure in the orientation threshold function for preattentive line-target detection. *Perception*, 22, 6.
- Friedman, D. (2003). Cognition and aging: a highly selective overview of event-related potential (ERP) data. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 25, 702-720.
- Friedman, D., Kazmerski, V. y Fabiani, M. (1997). An overview of age-related changes in the scalp distribution of P3b. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 104, 498-513.
- Friedman, D., Simpson, G. y Hamberger, M. (1993). Age-related changes in scalp topography to novel and target stimuli. *Psychophysiology*, 30, 383-396.
- Fuggetta, G., Pavone, E.F., Walsh, V., Kiss, M. y Eimer, M. (2006). Cortico-Cortical interactions in spatial attention: a combined ERP/TMS study. *Journal of Neurophysiology*, 95, 3277-3280.
- Gandhi, S.P., Heeger, D.J. y Boynton, G.M. (1999). Spatial attention in human primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 96, 3314-3319.
- Gibson, B.S. y Jiang, Y. (1998). Surprise! An unexpected colour singleton does not capture attention in visual search. *Psychological Science*, 9, 176-182.
- Giesbrecht, B., Woldorff, M.G., Song, A.W. y Mangun, G.R. (2003). Neural mechanisms of top-down control during spatial and feature attention. *Neuroimage*, 19, 496-512.
- Ghirardelli, T.G. y Egeth, H. (1998). Goal-directed and stimulus-driven attention in cross-dimensional texture segregation. *Perception and Psychophysics*, 60, 826-838.
- Girelli, M. y Luck, S.J. (1997). Are the same attentional mechanisms used to detect visual search targets defined by color, orientation, and motion? *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9, 238-253.
- Godijn, R. y Theeuwes, J. (2002). Oculomotor capture and Inhibition of Return: evidence for an oculomotor suppression account of IOR. *Psychological Research*, 66, 234-246.
- Grady, C.L. (1996). Age-related changes in cortical blood flow activation during perception and memory. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 777, 14-21.
- Grady, C.L. (1998). Brain imaging and age-related changes in cognition. *Experimental Gerontology*, 33, 661-673.
- Grady, C.L. (2000). Functional brain imaging and age-related changes in cognition. *Biological Psychology*, 54, 259-281.
- Grady, C.L. (2002). Age-related differences in face processing: a meta-analysis of three functional neuroimaging experiments. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 56, 208-220.
- Grady, C.L., Haxby, J.V., Horwitz, B., Schapiro, M.B., Rapoport, S.I., Ungerleider, L.G., Mishkin, M., Carson, R.E. y Herscovitch, P. (1992). Dissociation of object and spatial vision in human extrastriate cortex: Age-related changes in activation of

- regional cerebral blood flow measured with [¹⁵O] water and positron emission tomography. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 4, 23-34.
- Grady, C.L., Maisog, J.M., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., Mentis, M.J., Salerno, J.A., Pietrini, P., Wagner, E. y Haxby, J.V. (1994). Age-related changes in cortical blood flow activation during visual processing of faces and location. *The Journal of Neuroscience*, 14, 1450-1462.
- Grady, C.L., McIntosh, A.R., Horwitz, B., Maisog, J.M., Ungerleider, L.G., Mentis, M.J., Pietrini, P., Schapiro, M.B. y Haxby, J.V. (1995). Age-related reductions in human recognition memory due to impaired encoding. *Science*, 269, 218-221.
- Grady, C.L., Springer, M.V., Hongwanishkul, D., McIntosh, A.R. y Winocur, G. (2006). Age-related changes in brain activity across the adult lifespan. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 227-241.
- Greenblatt, R.E., Ossadtchi, A. y Pflieger, M.E. (2005). Local linear estimators for the bioelectromagnetic inverse problem. *IEEE Transactions on Signal Processing*, 53, 3403-3412.
- Greenwood, P.M. (2000). The frontal aging hypothesis evaluated. *Journal of International Neuropsychology*, 6, 705-726.
- Greenwood, P.M. y Parasuraman, R. (1994). Attentional disengagement deficit in nondemented elderly over 75 years of age. *Aging and Cognition*, 1, 188-202.
- Greenwood, P.M., Parasuraman, R. y Alexander, G.E. (1997). Controlling the focus of spatial attention during visual search: effects of advanced aging and Alzheimer disease. *Neuropsychology*, 11, 3-12.
- Greenwood, P.M., Parasuraman, R. y Haxby, J.V. (1993). Changes in visuospatial attention over the adult lifespan. *Neuropsychologia*, 31, 471-485.
- Groth, K.E. y Allen, P.A. (2000). Visual attention and aging. *Frontiers in Bioscience*, 5, 284-297.
- Gutchess, A.H., Welsh, R.C., Hedden, T., Bangert, A., Minear, M., Liu, L.L. y Park, D.C. (2005). Aging and the neural correlates of successful picture encoding: frontal activations compensate for decreased medial-temporal activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 84-96.
- Handy, T.C., Hopfinger, J.B. y Mangun, G.R. (2001). Functional neuroimaging of attention processes. En R. Cabeza y A. Kingstone (Eds.), *Handbook on functional neuroimaging of cognition* (pp. 75-108). Cambridge, MA: MIT Press.
- Harter, M.R. y Aine, C.J. (1984). Brain mechanisms of visual selective attention. En R. Parasuraman y D.R. Davies (Eds.), *Varieties of attention* (pp. 293-321). New York: Academic Press.
- Hartley, A.A. (1992). Attention. En F.I.M. Craik y T.A. Salthouse (Eds.), *Handbook of ageing and cognition* (pp. 3-49). Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates.
- Hartley, A.A., Kieley, J. y McKenzie, C.R. (1992). Allocation of visual attention in younger and older adults. *Perception and Psychophysics*, 52, 175-185.
- Hartley, A.A., Kieley, J.M. y Slabach, E.H. (1990). Age differences and similarities in the effects of cues and prompts. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 16, 523-537.
- Hasegawa, R.P., Matsumoto, M. y Mikami, A. (2000). Search target selection in monkey prefrontal cortex. *Journal of Neurophysiology*, 84, 1692-1696.
- Hasher, L. y Zacks, R.T. (1988). Working memory, comprehension, and aging: a review and a new view. En G.H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation* (pp. 193-225). New York, NY: Academic Press.

- Haxby, J.V., Grady, C.L., Horwitz, B., Ungerleider, L.G., Mishkin, M., Carson, R.E., Herscovitch, P., Shapiro, M.B. y Rapoport, S.I. (1991). Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 88, 1621-1625.
- Hayakawa, T., Miyachi, S., Fujimaki, N., Kato, M. y Yagi, A. (2003). Information flow related to visual search assessed using magnetoencephalography. *Cognitive Brain Research*, 15, 285-295.
- He, S., Cavanagh, P. e Intriligator, J. (1996). Attentional resolution and the locus of visual awareness. *Nature*, 383, 334-337.
- Heinze, H.J., Luck, S.J., Mangun, G.R. y Hillyard, S.A. (1990). Visual event-related potentials index focused attention within bilateral stimulus arrays. I. Evidence for early selection. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 75, 511-527.
- Heinze, H.J., Mangun, G.R., Burchert, W., Hinrichs, H., Scholz, M., Munte, T.F., Gos, A., Scherg, M., Johannes, S., Hundeshagen, H., Gazzaniga, M.S. y Hillyard, S.A. (1994). Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature*, 372, 543-546.
- Heinze, H.J., Munte, T.F., Gobiet, W., Niemann H. y Ruff, R.M. (1992). Parallel and serial visual search after closed head injury: electrophysiological evidence for perceptual dysfunctions. *Neuropsychologia*, 30, 495-514.
- Hickey, C., McDonald, J.J. y Theeuwes, J. (2006). Electrophysiological evidence of the capture of visual attention. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 604-613.
- Hillyard, S.A. y Kutas, M. (1983). Electrophysiology of Cognitive Processing. *Annual Review of Psychology*, 34, 33-61.
- Hillyard, S.A., Mangun, G.R., Woldorff, M.G. y Luck, S.J. (1995). Neural systems mediating selective attention. En M.S. Gazzaniga (Ed.), *The cognitive neurosciences* (pp. 665-681). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hillyard, S.A. y Münte, T.F. (1984). Selective attention to color and location: an analysis with event related brain potentials. *Perception and Psychophysics*, 36, 185-198.
- Hillyard, S.A. y Picton, T.W. (1987). Electrophysiology of cognition. En M.B. Mountcastle (Ed.), *Handbook of physiology, the nervous system* (pp. 519-584). Nueva York: Oxford University Press.
- Hirai, M. e Hiraki, K. (2006). Visual search for biological motion: an event related potential study. *Neuroscience Letters*, 403, 299-304.
- Ho, G. y Scialfa, C.T. (2002). Age, skill transfer and conjunction search. *Journal of Gerontology: Psychological Sciences*, 57, 277-287.
- Hoffman, J.E., Simons, R.F. y Houck, M.R. (1983). Event-related potentials during controlled and automatic target detection. *Psychophysiology*, 20, 625-632.
- Hommel, B., Li, K.Z. y Li, S.C. (2004). Visual search across the life span. *Developmental Psychology*, 40, 545-558.
- Hopf, J.M., Boelmans, K., Schoenfeld, A.M., Heinze, H.J. y Luck, S.J. (2002). How does attention attenuate target-distractor interference in vision? Evidence from magnetoencephalographic recordings. *Cognitive Brain Research*, 15, 17-29.
- Hopf, J.M., Boelmans, K., Schoenfeld, M.A., Luck, S.J. y Heinze, H.J. (2004). Attention to features precedes attention to locations in visual search: evidence from electromagnetic brain responses in humans. *The Journal of Neuroscience*, 24, 1822-1832.

- Hopf, J.M., Luck, S.J., Boelmans, M.A., Schoenfeld, M.A., Boehler, C.N., Rieger, J. y Heinze, H.J. (2006). The neural site of attention matches the spatial scale of perception. *The Journal of Neuroscience*, 26, 3532-3540.
- Hopf, J.M., Luck, S.J., Girelli, M., Hagner, T., Mangun, G.R., Scheich, H. y Heinze, H.J. (2000). Neural sources of focused attention in visual search. *Cerebral Cortex*, 10, 1233-1241.
- Horstmann, G. (2002). Evidence for attentional capture by a surprising colour singleton in visual search. *Psychological Science*, 13, 499-505.
- Hoyer, W.J. y Plude, D.J. (1982). Aging and the allocation of attentional resources in visual information processing. En R. Sekuler, D. Kline y K. Dismukes (Eds.), *Aging and human visual function* (pp. 245-263). New York: Liss.
- Hruby, T. y Marsalek, P. (2003). Event-related potentials-the P3 wave. *Acta Neurobiologiae Experimentalis (Wars)*, 63, 55-63.
- Huettel, S.A., Singerman, J.D. y McCarthy, G. (2001). The effects of aging upon the hemodynamic response measured by functional MRI. *Neuroimage*, 13, 161-175.
- Humphreys, G.W., Freeman, G.W. y Muller, H.J. (1992). Lesioning a connectionist model of visual search: selective effects on distractor grouping. *Canadian Journal of Psychology*, 46, 417-460.
- Humphrey, D.G. y Kramer, A.F. (1997). Age differences in visual search for feature, conjunction, and triple-conjunction targets. *Psychology and Aging*, 12, 704-717.
- Hunton, D.L., Corbetta, M., Shulman, G.L., Miezin, F.M. y Petersen, S.E. (1995). Common areas of parietal activations for shifts of spatial attention and tasks involving the conjunction of visual features. *Society of Neuroscience Abstracts*, 21, 937.
- Iba, M. y Sawaguchi, T. (2003). Involvement of the dorsolateral prefrontal cortex of monkeys in visuospatial target selection. *Journal of Neurophysiology*, 89, 587-599.
- Iragui, V.J., Kutas, M., Mitchiner, M.R. y Hillyard, S.A. (1993). Effects of aging on event-related brain potentials and reaction times in an auditory oddball task. *Psychophysiology*, 30, 10-22.
- Jaskowski, P., Skalska, B. y Verleger, R. (2003) How the self controls its "automatic pilot" when processing subliminal information. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 911-920.
- Jaskowski, P., van der Lubbe, R.H.J., Schlotterbeck, E. y Verleger, R. (2002) Traces left on visual selective attention by not consciously identified stimuli. *Psychological Science*, 13, 48-54.
- Johnson, R. (1993). On the neural generators of the P300 component of the event-related potential. *Psychophysiology*, 30, 90-97.
- Jolicoeur, P., Sessa, P., Dell'acqua, R. y Robitaille, N. (2006). On the control of visual spatial attention: evidence from human electrophysiology. *Psychological Research*, 70, 414-424.
- Jonides, J. (1981). Voluntary versus automatic control over the mind's eye's movement. En J.B. Long y A.D. Baddeley (Eds.), *Attention and performance IX* (pp. 187-203). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Jonides, J. y Yantis, S. (1988). Uniqueness of abrupt visual onset in capturing attention. *Perception and Psychophysics*, 4, 346-354.
- Julesz, B. y Bergen, J.R. (1983). Textons, the fundamental elements in preattentive vision and perception of textures. *The Bell System Technical Journal*, 62, 1619-1645.
- Junqué, C. y Jurado, M.A. (1994). *Envejecimiento y demencias*. Biblioteca de Psicología, Psiquiatría y Salud. Barcelona: Ediciones Martínez Roca SA.

- Juola, J.F., Koshino, H., Warner, C.B., McMickell, M. y Peterson, M. (2000). Automatic and voluntary control of attention in young and older adults. *American Journal of Psychology*, 113, 159-178.
- Kaasinen, V., Vilkmann, H., Hietala, J., Nagren, K., Helenius, H., Olsson, H., Farde, L. y Rinne, J.O. (2000). Age-related dopamine D2/D3 receptor loss in extrastriatal regions of the human brain. *Neurobiology of Aging*, 21, 683-688.
- Kanwisher, N., McDermott, J. y Chun, M.M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of Neuroscience*, 17, 4302-4311.
- Kaptein, N.A., Theeuwes, J. y Van der Heijden, A.H.C. (1995). Search for a conjunctively defined target can be selectively limited to a color-defined subset of elements. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 1053-1069.
- Kastner, S., De Weerd, P., Desimone, R. y Ungerleider, L.G. (1998). Mechanisms of directed attention in the human extrastriate cortex as revealed by functional MRI. *Science*, 282, 108-111.
- Kastner, S., Pinsk, M.A., De Weerd, P., Desimone, R. y Ungerleider, L.G. (1999). Increased activity in human visual cortex during directed attention in the absence of visual stimulation. *Neuron*, 22, 751-761.
- Kastner, S. y Ungerleider, L.G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 315-341.
- Katayama J. y Polich J. (1999). Auditory and visual P300 topography from a 3 stimulus paradigm. *Clinical Neurophysiology*, 110, 463-468.
- Kenemans, J.L., Kok, A. y Smulders, F.T.Y. (1993). Event-related potentials to conjunctions of spatial frequency and orientation as a function of stimulus parameters and response requirements. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 88, 51-63.
- Kenemans, J.L., Smulders, F.T.Y. y Kok, A. (1995). Selective processing of two-dimensional stimuli in young and old subjects: electrophysiological analysis. *Psychophysiology*, 32, 108-120.
- Kim, M.S. y Cave, K.R. (1999). Top-down and bottom-up attentional control: on the nature of interference from a salient distractor. *Perception and Psychophysics*, 61, 1009-1023.
- Kok, A. (1997). Event-related-potential (ERP) reflections of mental resources: a review and synthesis. *Biological Psychology*, 45, 19-56.
- Kok, A. (2000). Age-related changes in involuntary and voluntary attention as reflected in components of the event-related potential (ERP). *Biological Psychology*, 54, 107-143.
- Kok, A. (2001). On the utility of P3 amplitude as a measure of processing capacity. *Psychophysiology*, 38, 557-577.
- Kok, A. y Zeef, E.J. (1991). Arousal and effort: a review and theoretical synthesis of studies of age-related changes in event-related potentials. En C.H.M. Brunia, G. Mulder y M.N. Verbaten (Eds.), *Event-related brain research (EEG Suppl. 42)* (pp. 324-341). Amsterdam: Elsevier Science Publishers.
- Kramer, A.F., Hahn, S., Irwin, D.E. y Theeuwes, J. (2000). Age differences in the control of looking behavior: do you know where your eyes have been? *Psychological Science*, 11, 210-217.
- Kramer, A.F., Scialfa, C.T., Peterson, M.S. e Irwin, D.E. (2001). Attentional capture, attentional control, and aging. En C.L. Folk y B.S. Gibson (Eds.), *Attraction, distraction and action: multiple perspectives on attentional capture* (pp. 293-322). Elsevier Science: Amsterdam, the Netherlands.

- Kutas, M. y Dale, A. (1997). Electrical and magnetic readings of mental functions. En M.D. Rugg (Ed.), *Cognitive neuroscience* (pp. 197-242). Cambridge, MA: MIT Press.
- Kutas, M. y Federmeier, K.D. (1998). Minding the body. *Psychophysiology*, 35, 135-150.
- Kutas, M., Iragui, V. y Hillyard, S.A. (1994). Effects of aging on event-related brain potentials (ERPs) in a visual detection task. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 92, 126-139.
- Kutas, M., McCarthy, G. y Donchin, E. (1977). Augmenting mental chronometry: the P300 as a measure of stimulus evaluation time. *Science*, 197, 792-795.
- La Rue, A. (1992). *Aging and neuropsychological assessment*. New York/London: Plenum Press.
- Langley, L.K. y Madden, D.J. (2000). Functional neuroimaging of human memory: implications for cognitive aging. *Microscopy Research and Technique*, 51, 75-84.
- Lanyon, L.J. y Denham, S.L. (2004). A model of active visual search with object-based attention guiding scan paths. *Neural Networks*, 17, 873-897.
- Leonards, U., Palix, J., Michel, C. e Ibanez, V. (2003). Comparison of early cortical networks in efficient and inefficient visual search: An event-related potential study. *The Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 1039-1051.
- Leonards, U., Sunaert, S., Van Hecke, P. y Orban, G.A. (2000). Attention mechanisms in visual search- An fMRI Study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 61-75.
- Levine, B., Stuss, D.T. y Millberg, W.P. (1997). Effects of aging on conditional associative learning: process analyses and comparison with focal frontal lesions. *Neuropsychology*, 11, 367-381.
- Lincourt, A.E., Folk, C.L. y Hoyer, W.J. (1997). Effects of aging on voluntary and involuntary shifts of attention. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 4, 290-303.
- Lobo, A., Ezquerro, J., Burgada, F.G., Sala, J.M. y Seva, A. (1979). El Mini-Examen Cognoscitivo: un test sencillo y práctico para detectar alteraciones intelectuales en pacientes médicos. *Actas Luso-Españolas de Neurología y Psiquiatría*, 7, 189-202.
- Logan, J.M., Sanders, A.L., Snyder, A.Z., Morris, J.C. y Buckner, R.L. (2002). Under-recruitment and nonselective recruitment: dissociable neural mechanisms associated with aging. *Neuron*, 33, 827-840.
- Lorenzo-López, L., Amenedo, E. y Cadaveira, F. (en prensa). Feature processing during visual search in normal aging. *Neurobiology of Aging*.
- Lorenzo-López, L., Amenedo, E., Pazo-Alvarez, P. y Cadaveira, F. (en prensa). Visual target processing in high- and low-performing older subjects indexed by P3 component. *Neurophysiologie Clinique/Clinical Neurophysiology*.
- Lorenzo-López, L., Doallo, S., Vizoso, C., Amenedo, E., Rodriguez Holguin, S. y Cadaveira, F. (2002). Covert orienting of visuospatial attention in the early stages of aging. *Neuroreport*, 13, 1459-1462.
- Lubbe, R.H.J. y Woestenburg, J.C. (1997). Modulation of early ERP components with peripheral precues: a trend analysis. *Biological Psychology*, 45, 143-158.
- Luck, S.J. (1994). Cognitive and neural mechanisms of visual search. *Current Opinion in Neurobiology*, 4, 183-188.
- Luck, S.J. (1995). Multiple mechanisms of visual-spatial attention: recent evidence from human electrophysiology. *Behavioural Brain Research*, 71, 113-123.
- Luck, S.J., Chelazzi, L., Hillyard, S. y Desimone, R. (1997). Neural mechanisms of spatial selective attention in areas V1, V2, and V4 of macaque visual cortex. *Journal of Neurophysiology*, 77, 24-42.
- Luck, S.J., Fan, S. y Hillyard, S.A. (1993). Attention-related modulation of sensory-evoked brain activity in a visual search task. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 188-195.

- Luck, S.J. y Ford, M.A. (1998). On the role of selective attention in visual perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 95, 825-830.
- Luck, S.J., Fuller, R., Braun, E., Robinson, B., Summerfelt, A. y Gold, J. (2006). The speed of visual attention in schizophrenia: electrophysiological and behavioral evidence. *Schizophrenia Research*, 85, 174-195.
- Luck, S.J. y Girelli, M. (1998). Electrophysiological approaches to the study of selective attention in the human brain. En R. Parasuraman (Ed.), *The attentive brain* (pp. 71-94). Cambridge, MA: MIT Press.
- Luck, S.J., Girelli, M., McDermott, M.T. y Ford, M.A. (1997). Bridging the gap between monkey neurophysiology and human perception: an ambiguity resolution theory of visual selective attention. *Cognitive Psychology*, 33, 64-87.
- Luck, S.J. y Hillyard, S.A. (1990). Electrophysiological evidence for parallel and serial processing during visual search. *Perception and Psychophysics*, 48, 603-617.
- Luck, S.J. y Hillyard, S.A. (1994a). Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology*, 31, 291-308.
- Luck, S.J. y Hillyard, S.A. (1994b). Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, 1000-1014.
- Luck, S.J. y Hillyard, S.A. (1995). The role of attention in feature detection and conjunction discrimination: an electrophysiological analysis. *International Journal of Neuroscience*, 80, 281-297.
- Luck, S.J., Hillyard, S.A., Mouloua, M., Woldorff, M.G., Clark, V.P. y Hawkins, H.L. (1994). Effects of spatial cuing on luminance detectability: psychophysical and electrophysiological evidence for early selection. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, 887-904.
- Luck, S.J., Woodman, G.F. y Vogel, E.K. (2000). Event-related potential studies of attention. *Trends in Cognitive Science*, 4, 432-440.
- Lustig, C., Hasher, L. y Tonev, S.T. (2001). Inhibitory control over the present and the past. *European Journal of Cognitive Psychology*, 13, 107-122.
- Madden, D.J. (1990a). Adult age differences in attentional selectivity and capacity. *European Journal of Cognitive Psychology*, 2, 229-252.
- Madden, D.J. (1990b). Adult age differences in the time course of visual attention. *Journal of Gerontology: Psychological Sciences*, 45, 9-16.
- Madden, D.J. (1992). Selective attention and visual search: revision of an allocation model and application to age differences. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 821-836.
- Madden, D.J. (2001). Speed and timing of behavioural processes. En J.E. Birren y K.W. Schaie (Eds.), *Handbook of the psychology of aging* (pp. 288-312). San Diego: Academic Press.
- Madden, D.J., Connelly, S.L. y Pierce, T.W. (1994). Adult age differences in shifting focused attention. *Psychology and Aging*, 9, 528-538.
- Madden, D.J. y Plude, D.J. (1993). Selective preservation of selective attention. En J. Cerella, J. Rybash, W. Hoyer y M.L. Commons (Eds.), *Adult information processing: limits on loss* (pp. 273-300). San Diego: CA Academic Press.
- Madden, D.J., Pierce, T.W. y Allen, P.A. (1996). Adult age differences in the use of distractor homogeneity during visual search. *Psychology and Aging*, 11, 454-474.
- Madden, D.J., Spaniol, J., Whiting, W.L., Bucur, B., Provenzale, J.M., Cabeza, R., White, L.E. y Huettel, S.A. (2007). Adult age differences in the functional neuroanatomy of

- visual attention: a combined fMRI and DTI study. *Neurobiology of Aging*, 28, 459-476.
- Madden, D.J., Turkington, T.G., Coleman, R.E., Provenzale, J.M., DeGrado, T.R. y Hoffman, J.M. (1996). Adult age differences in regional cerebral blood flow during visual word identification: evidence from H²¹⁵O PET. *Neuroimage*, 3, 127-142.
- Madden, D.J., Turkington, T.G., Provenzale, J.M., Denny, L.L., Langley, L.K., Hawk, T.C. y Coleman, R.E. (2002). Aging and attentional guidance during visual search: functional neuroanatomy by positron emission tomography. *Psychology and Aging*, 17, 24-43.
- Madden, D.J., Turkington, T.G., Provenzale, J.M., Hawk, T.C., Hoffman, J.M. y Coleman, R.E. (1997). Selective and divided visual attention: age-related changes in regional cerebral blood flow measured by H²¹⁵O PET. *Human Brain Mapping*, 5, 389-409.
- Madden, D.J. y Whiting, W.L. (2004). Age-related changes in visual attention. En P.T. Costa e I.C. Siegler (Eds.), *Recent advances in psychology and aging* (pp. 41-88). Amsterdam: Elsevier.
- Madden, D.J., Whiting, W.L., Cabeza, R. y Huettel, S.A. (2004). Age-related preservation of top-down attentional guidance during visual search. *Psychology and Aging*, 19, 304-309.
- Madden, D.J., Whiting, W.L. y Huettel, S.A. (2005). Age-related changes in neural activity during visual perception and attention. En R. Cabeza, L. Nyberg y D.C. Park (Eds.), *Cognitive neuroscience of aging: linking cognitive and cerebral aging* (pp. 157-185). Oxford: University Press.
- Mangun, G.R. (1995). Neural mechanisms of visual selective attention. *Psychophysiology*, 32, 4-18.
- Mangun, G.R. y Hillyard, S.A. (1991). Modulation of sensory-evoked brain potentials indicate changes in perceptual processing during visual-spatial priming. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 17, 1057-1074.
- Mangun, G.R. y Hillyard, S.A. (1995). Mechanisms and models of selective attention. En M.D. Rugg y M.G.H. Coles (Eds.), *Electrophysiology of mind* (pp. 40-85). Oxford: Oxford University Press.
- Mangun, G.R., Hillyard, S.A. y Luck, S.J. (1993). Electrocortical substrates of visual selective attention. En D. Meyer y S. Kornblum (Eds.), *Attention and performance XIV* (pp. 219-243). Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Maunsell, J.H.R. y Treue, S. (2006). Feature-based attention in visual cortex. *Trends in Neuroscience*, 29, 317-322.
- McAdams, C.J. y Maunsell, J.H. (2000). Attention to both space and feature modulates neuronal responses in macaque area V4. *Journal of Neurophysiology*, 83, 1751-1755.
- McCarthy, G. y Donchin, E. (1981). A metric for thought: a comparison of P300 latency and reaction time. *Science*, 211, 77-80.
- McDowd, J.M. y Shaw, R.J. (2000). Attention and aging: a functional perspective. En F.I.M. Craik y T.A. Salthouse (Eds.), *The handbook of aging and cognition*, 2^a ed. (pp. 221-292). Mahwah, NJ: Erlbaum.

- McIntosh, A.R., Grady, C.L., Ungerleider L.G., Haxby, J.V., Rapoport, S.I. y Horwitz, B. (1994). Network analysis of cortical visual pathways mapped with PET. *The Journal of Neuroscience*, 14, 655-666.
- McLeod, P., Driver J. y Crisp, J. (1988). Visual search for a conjunction of movement and form is parallel. *Nature*, 332, 154-155.
- Mesulam, M.M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Annals of Neurology*, 10, 309-325.
- Mesulam, M.M. (1999). Spatial attention and neglect: parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 354, 1325-1346.
- Milham, M.P., Erickson, K.I., Banich, M.T., Kramer, A.F., Webb, A., Wszalek, T. y Cohen, N.J. (2002). Attentional control in the aging brain: insights from an fMRI study of the Stroop task. *Brain and Cognition*, 49, 277-296.
- Miyachi, S., Sasaki, Y., Pütz, B., Takino, R., Imamizu, H. y Okamoto, H. (1996). Activation of parieto-occipital junction and superior parietal cortex during visual search task. *Society for Neuroscience*, 22, 1856.
- Moran, J. y Desimone, R. (1985). Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex. *Science*, 229, 782-784.
- Mosconi, L., De Santi, S., Li, J., Tsui, W.H., Li, Y., Boppana, M., Laska, E., Rusinek, H., y de León, M.J. (en prensa). Hippocampal hypometabolism predicts cognitive decline from normal aging. *Neurobiology of Aging*.
- Moseley, M., Bammer, R. e Illes, J. (2002). Diffusion-tensor imaging of cognitive performance. *Brain Cognition*, 50, 396-413.
- Motter, B.C. (1993). Focal attention produces spatially selective processing in visual cortical areas V1, V2, and V4 in the presence of competing stimuli. *Journal of Neurophysiology*, 70, 909-919.
- Nagy, A.L. y Sanchez, R.R. (1990). Critical color differences determined with a visual search task. *Journal of the Optical Society of America*, 7, 1209-1217.
- Nakayama, K. y Silverman, G.H. (1986). Serial and parallel processing of visual feature conjunctions. *Nature*, 320, 264-265.
- Neisser, U. (1967). *Cognitive Psychology*. New York: Appleton Century-Crofts.
- Nobre, A.C., Coull, J.T., Walsh, V. y Frith, C.D. (2003). Brain activations during visual search: contributions of search efficiency versus feature binding. *Neuroimage*, 18, 91-103.
- O'Connor, D.H., Fukui, M.M., Pinsk, M.A. y Kastner, S. (2002). Attention modulates responses in the human lateral geniculate nucleus. *Nature Neuroscience*, 5, 1203-1209.
- O'Craven, K.M., Rosen, B.R., Kwong, K.K., Treisman, A. y Savoy, R.L. (1997). Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST. *Neuron*, 18, 591-598.
- Oldfield, R.C. (1971). The assessment and analysis of handedness: the Edinburgh Inventory. *Neuropsychologia*, 9, 97-113.
- Pantel, J., Kratz, B., Essig, M. y Schröder, J. (2003). Parahippocampal volume deficits in subjects with aging-associated cognitive decline. *The American Journal of Psychiatry*, 160, 379-382.
- Pardo, J.V., Pardo, P.J., Janer, K.W. y Raichle, M.E. (1990). The anterior cingulate cortex mediates processing selection in the Stroop attentional conflict paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 87, 256-259.

- Park, D.C. y Minear, M. (2004). Cognitive Aging: new directions for old theories. En R.A. Dixon, L. Backman y L.G. Nilsson (Eds.), *new frontiers in cognitive aging* (pp. 19-40). New York: Oxford University Press.
- Park, D.C., Polk, T., Mikels, J., Taylor, S.F. y Marshuetz, C. (2001). Cerebral Aging: integration of brain and behavioral models of cognitive function. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 3, 151-165.
- Park, D.C., Polk, T.A., Park, R., Minear, M., Savage, A. y Smith, M.R. (2004). Aging reduces neural specialization in ventral visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101, 13091-13095.
- Park, D.C., Welsh, R.C., Marshuetz, C., Gutchess, A.H., Mikels, J., Polk, T.A., Noll, D.C. y Taylor, S.F. (2003). Working memory for complex scenes: Age differences in frontal and hippocampal activations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15, 1122-1134.
- Pascual-Marqui, R.D. (1999). Review of Methods for Solving the EEG Inverse Problem. *International Journal of Bioelectromagnetism*, 1, 75-86.
- Pascual-Marqui, R.D. (2002). Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): technical details. *Methods and Findings in Experimental and Clinical Pharmacology*, 24 Suppl, 5-12.
- Pascual-Marqui, R.D., Michel, C.M. y Lehmann, D. (1994). Low resolution electromagnetic tomography: a new method for localizing electrical activity in the brain. *International Journal of Psychophysiology*, 18, 49-65.
- Pashler, H. (1988). Cross-dimensional interaction and texture segregation. *Perception and Psychophysics*, 43, 307-318.
- Patel, S.H. y Azzam, P.N. (2005). Characterization of N200 and P300: selected studies of the event-related potential. *International Journal of Medical Sciences*, 2, 147-154.
- Periáñez, J.A. y Barceló, F. (2004). Electrofisiología de las funciones ejecutivas. *Revista de Neurología*, 38, 359-365.
- Periáñez, J.A., Maestú, F., Barceló, F., Fernández, A., Amo, C. y Ortiz Alonso, T. (2004). Spatiotemporal brain dynamics during preparatory set shifting: MEG evidence. *Neuroimage*, 21, 687-695.
- Peterson, M.S. y Kramer, A.F. (2001) Attentional guidance of the eyes by contextual information and abrupt onsets. *Perception and Psychophysics*, 63, 1239-1249.
- Pfefferbaum, A. y Ford, J.M. (1988). ERPs to stimuli requiring response production and inhibition: effects of age, probability and visual noise. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 71, 55-63.
- Pfefferbaum, A., Ford, J.M., Wenegrat, B.G., Roth, W.T. y Kopell, B.S. (1984). Clinical application of the P3 component of event-related potentials. I. Normal aging. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 59, 85-103.
- Plude, D.J. y Doussard-Roosevelt, J.A. (1989). Aging, selective attention, and feature integration. *Psychology and Aging*, 4, 98-195.
- Plude, D.J. y Hoyer, W.J. (1986). Age and the selectivity of visual information processing. *Psychology and Aging*, 1, 4-10.
- Polich, J. (1996). Meta-analysis of P300 normative aging studies. *Psychophysiology*, 33, 334-353.
- Polich, J. (1997). EEG and ERP assessment of normal aging. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 104, 244-256.
- Polich, J. (2003). Theoretical overview of P3a and P3b. En J. Polich (Ed.), *Detection of change: event-related potential and fMRI findings* (pp. 83-98). Boston: Kluwer Academic Press.
- Polich, J. y Herbst, K.L. (2001). P300 as a clinical assay: rationale, evaluation, and findings. *International Journal of Psychophysiology*, 38, 3-19.

- Polich, J. y Kok, A. (1995). Cognitive and biological determinants of P300: an integrative review. *Biological Psychology*, 41, 103-146.
- Posner, M.I. (1980). Orienting of attention. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32, 3-25.
- Posner, M. I. y Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. En H. Bouma y D. Bouwhuis (Eds.), *Attention and Performance X* (pp. 531-556). London: Lawrence Erlbaum.
- Posner, M.I. y Dehaene, S. (1994). Attentional networks. *Trends in Neuroscience*, 17, 75-79.
- Posner, M.I., Nissen, M.K. y Ogden, W.C. (1978). Attended and unattended processing modes: the role of set for spatial location. En H.L. Pick y E. Saltzman (Eds.), *Modes of perceiving and processing information* (pp. 137-157). Hillsdale, N.J.: Erlbaum.
- Posner, M.I. y Petersen, S.E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, 13, 25-42.
- Posner, M. y Raichle, M. (1994). *Images of mind*. New York, EEUU: Scientific American Library.
- Pratt, J. y Bellomo, C.N. (1999). Attentional capture in younger and older adults. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 6, 19-31.
- Quinlan, P.T. (2003). Visual feature integration theory: past, present, and future. *Psychological Bulletin*, 129, 643-673.
- Rabbitt, P. (1965). An age-decrement in the ability to ignore irrelevant information. *Journal of Gerontology*, 20, 233-238.
- Ranganath, C. y D'Esposito, M. (2001). Medial temporal lobe activity associated with active maintenance of novel information. *Neuron*, 31, 865-873.
- Raz, N. (2000). Aging of the brain and its impact on cognitive performance: integration of structural and functional findings. En F.I.M. Craik y T.A. Salthouse (Eds.), *The handbook of aging and cognition*, 2ª ed. (pp. 1-90). Mahwah, NJ: Erlbaum.
- Raz, N., Gunning, F., Head, D., Dupuis, J.H., McQuain, J.M., Briggs, S.D., Loken, W.J., Thornton, A.E. y Acker, J.D. (1997). Selective aging of human cerebral cortex observed in vivo: differential vulnerability of the prefrontal gray matter. *Cerebral Cortex*, 7, 268-282.
- Raz, N., Gunning-Dixon, F., Head, D., Rodrigue, K.M., Williamson, A. y Acker, J.D. (2004). Regional volumetry of the cerebral cortex in normal adults: differential aging, sexual dimorphism, and hemispheric asymmetry. *Neurobiology of Aging*, 25, 377-396.
- Raz, N. y Rodrigue, K.M. (2006). Differential aging of the brain: patterns, cognitive correlates and modifiers. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30, 730-748.
- Remington, R.W., Johnston, J.C. y Yantis, S. (1992). Involuntary attentional capture by abrupt onsets. *Perception and Psychophysics*, 51, 279-290.
- Reuter-Lorenz, P.A. (2002). New visions of the aging mind and brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 6, 394-400.
- Reuter-Lorenz, P., Jonides, J., Smith, E.E., Hartley, A., Miller, A., Marshuetz, C. y Koeppel, R.A. (2000). Age differences in the frontal lateralization of verbal and spatial working memory revealed by PET. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 174-187.
- Reuter-Lorenz, P., Marshuetz, C., Jonides, J., Smith, E.E., Hartley, A. y Koeppel, (2001). Neurocognitive ageing of storage and executive processes. *European Journal of Cognitive Psychology*, 13, 257-278.
- Reynolds, J.H., Chelazzi, L. y Desimone, R. (1999). Competitive mechanisms subserve attention in macaque areas V2 and V4. *The Journal of Neuroscience*, 19, 1736-1753.
- Ritter, W., Simson, R. y Vaughan, H.G. (1983). Event-related potential correlates of two stages of information processing in physical and semantic discrimination tasks. *Psychophysiology*, 20, 168-179.

- Rodrigue, K.M. y Raz, N. (2004). Shrinkage of the entorhinal cortex over five years predicts memory performance in healthy adults. *Journal of Neuroscience*, 24, 956-963.
- Román, L.F. y Sánchez-Navarro, J.P. (1998). Cambios neuropsicológicos asociados al envejecimiento normal. *Anales de Psicología*, 14, 27-43.
- Rugg, M.D. y Coles, M.G.H. (1995). *Electrophysiology of mind: event related potentials and cognition*. Oxford: University Press.
- Ruz, M. y Lupiáñez, J. (2002). A review of attentional capture: on its automaticity and sensitivity to endogenous control. *Psicologica*, 23, 283-309.
- Salat, D.H., Tuch, D.S., Greve, D.N., van der Kouwe, A.J., Hevelone, N.D., Zaleta, A.K., Rosen, B.R., Fischl, B., Corkin, S., Diana Rosas, H., y Dale, A.M. (2005). Age-related alterations in white matter microstructure measured by diffusion tensor imaging. *Neurobiology of Aging*, 26, 1215-1227.
- Salthouse, T.A. (1985). *A theory of cognitive aging*. Amsterdam: North-Holland.
- Salthouse, T.A. (1991). *Theoretical perspectives on cognitive aging*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum.
- Salthouse, T.A. (1996). The processing-speed theory of adult age differences in cognition. *Psychological Review*, 103, 403-428.
- Salthouse, T.A. (2000). Aging and measures of processing speed. *Biological Psychology*, 54, 35-54.
- Schiff, S., Mapelli, D., Vallesi, A., Orsato, R., Gatta, A., Umiltà, C. y Amodio, P. (2006). Top-down and bottom-up processes in the extrastriate cortex of cirrhotic patients: an ERP study. *Clinical Neurophysiology*, 117, 1728-1736.
- Schubö, A., Schröger, E. y Meinecke, C. (2004). Texture segmentation and visual search for pop-out targets. An ERP study. *Cognitive Brain Research*, 21, 317-334.
- Scialfa, C.T., Esau, S.P. y Joffe, K.M. (1998). Age, target-distractor similarity, and visual search. *Experimental Aging Research*, 24, 337-358.
- Scialfa, C., Jenkins, L., Hamaluk, E. y Skaloud, P. (2000). Aging and the development of automaticity in conjunction search. *Journal of Gerontology: Psychological Sciences*, 55, 27-46.
- Scialfa, C.T. y Joffe, K.M. (1997). Age differences in feature and conjunction search: implications for theories of visual search and generalized slowing. *Aging, Neuropsychology, and Cognition*, 3, 227-246.
- Scialfa, C.T. y Joffe, K.M. (1998). Response times and eye movements in feature and conjunction search as a function of target eccentricity. *Perception and Psychophysics*, 60, 1067-1082.
- Scialfa, C.T., Kline, D.W. y Lyman, B.J. (1987). Age differences in target identification as a function of retinal location and noise level: examination of the useful field of view. *Psychology and Aging*, 2, 14-19.
- Scialfa, C.T., Thomas, D.M. y Joffe, K.M. (1994). Age differences in the useful field of view: an eye movement analysis. *Optometry and Vision Science*, 71, 736-742.
- Sekihara, K., Sahani, M. y Nagarajan, S.S. (2005). Localization bias and spatial resolution of adaptive and non-adaptive spatial filters for MEG source reconstruction. *Neuroimage*, 25, 1056-1067.
- Semlitsch, H.V., Anderer, P., Schuster, P. y Presslich, O. (1986). A solution for reliable and valid reduction of ocular artifacts, applied to the P300 ERP. *Psychophysiology*, 23, 695-703.
- Shedden, J.M. y Nordgaard, C.L. (2001). ERP time course of perceptual and post-perceptual mechanisms of spatial selection. *Cognitive Brain Research*, 11, 59-75.
- Sheinberg, D.L. y Logothetis, N.K. (1997). The role of temporal cortical areas in perceptual organization. *Proceedings of the National Academy Sciences, USA*, 94, 3408-3413.

- Sheinberg, D.L. y Logothetis, N.K. (2001). Noticing familiar objects in real world scenes: the role of temporal cortical neurons in natural vision. *The Journal of Neuroscience*, 21, 1340-1350.
- Shulman, G.L., McAvoy, M.P., Cowan, M.C., Astafiev, S.V., Tansy, A.P., d'Avossa, G. y Corbetta, M. (2003). Quantitative analysis of attention and detection signals during visual search. *Journal of Neurophysiology*, 90, 3384-3397.
- Simons, D.J. (2000). Attentional capture and inattention blindness. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 147-155.
- Smith, A.T., Singh, K.D. y Greenlee, M.W. (2000). Attentional suppression of activity in the human visual cortex. *NeuroReport*, 11, 271-277.
- Squires, N.K., Squires, K.C. y Hillyard, S.A. (1975). Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 38, 387-401.
- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J. y John, E.R. (1965). Information delivery and the sensory evoked potential. *Science*, 150, 1187-1188.
- Talairach, J. y Tournoux, P. (1988). *Co-Planar Stereotaxic Atlas of the Human Brain: Three-Dimensional Proportional System*. Stuttgart: Georg Thieme.
- Tales, A., Muir, J., Jones, R., Bayer, A. y Snowden, R.J. (2004). The effects of saliency and task difficulty on visual search performance in ageing and Alzheimer's disease. *Neuropsychologia*, 42, 335-345.
- Theeuwes, J. (1991a). Cross-dimensional perceptual selectivity. *Perception and Psychophysics*, 50, 184-193.
- Theeuwes, J. (1991b). Exogenous and endogenous control of attention: the effect of visual onsets and offsets. *Perception and Psychophysics*, 49, 83-90.
- Theeuwes, J. (1992). Perceptual selectivity for color and form. *Perception and Psychophysics*, 51, 599-606.
- Theeuwes, J. (1994). Stimulus-driven capture and attentional set: selective search for color and visual abrupt onsets. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, 799-806.
- Theeuwes, J. (2004). Top-down search strategies cannot override attentional capture. *Psychonomic Bulletin and Review*, 11, 65-70.
- Theeuwes, J. (2005). Irrelevant Singletons Capture Attention. En L. Itti, G. Rees y J. Tsotsos (Eds.), *Neurobiology of attention* (pp. 418-424). San Diego, CA: Elsevier.
- Theeuwes, J., Atchley, P. y Kramer, A.F. (2000). On the time course of top-down and bottom-up control of visual attention. En S. Monsell y J. Driver (Eds.), *Control of cognitive processes: attention and performance XVIII* (pp. 71-208). Cambridge, MA, US: MIT Press.
- Theeuwes, J. y Burger, R. (1998). Attentional control during visual search: the effect of irrelevant singletons. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 24, 1342-1353.
- Theeuwes, J. y Godijn, R. (2002). Irrelevant singletons capture attention: evidence from inhibition of return. *Perception and Psychophysics*, 64, 764-770.
- Theeuwes, J. y Kooi, F.L. (1994). Parallel search for a conjunction of contrast polarity and shape. *Vision Research*, 34, 3013-3016.
- Theeuwes, J., Kramer, A.F., Hahn, S., Irwin, D.E. y Zelinsky, G.J. (1999). Influence of attentional capture on oculomotor control. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 25, 1595-1608.

- Theeuwes, J., Reimann, B. y Mortier, K. (2006). Visual search for featural singletons: no top-down modulation, only bottom-up priming. *Visual Cognition*, 14, 466-489.
- Thompson, K.G. y Bichot, N.P. (2005). A visual salience map in the primate frontal eye field. *Progress in Brain Research*, 147, 251-262.
- Thompson, K.G., Bichot, N.P. y Sato, T.R. (2005). Frontal eye field activity before visual search errors reveals the integration of bottom-up and top-down salience. *Journal of Neurophysiology*, 93, 337-351.
- Treisman, A. (1986). Features and objects in visual processing. *Scientific American*, 255, 114-125.
- Treisman, A. (1988). Features and objects: The Fourteenth Bartlett Memorial Lecture. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 40, 201-237.
- Treisman, A. y Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12, 97-136.
- Treisman, A. y Gormican, S. (1988). Feature analysis in early vision: evidence from search asymmetries. *Psychological Review*, 95, 15-48.
- Treisman, A. y Sato, S. (1990). Conjunction search revised. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 16, 459-478.
- Treue, S. (2001). Neural correlates of attention in primate visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 24, 295-300.
- Treue, S. y Maunsell, J.H.R. (1999). Effects of attention on the processing of motion in macaque visual cortical areas MT and MST. *Journal of Neuroscience*, 19, 7591-7602.
- Trick, L.M. y Enns, J.T. (1998). Life-span changes in attention: The visual search task. *Cognitive Development*, 13, 369-386.
- Turatto, M. y Galfano, G. (2000). Color, form, and luminance capture attention in visual search. *Vision Research*, 40, 1639-1643.
- Ungerleider, L.G. y Haxby, J.V. (1994). 'What' and 'where' in the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, 4, 157-165.
- Van der Lubbe, R. y Verleger, R. (2002). Aging and the Simon task. *Psychophysiology*, 39, 100-110.
- Van Velzen, J. y Eimer, M. (2003). Early posterior ERP components do not reflect the control of attentional shifts towards expected peripheral events. *Psychophysiology*, 40, 827-831.
- Vecera, S.P. y Behrmann, M. (2001). Attention and unit formation: a biased competition account of object-based attention. En T. Shipley y P. Kellman (Eds.), *From fragments to objects* (pp. 145-180). New York: Elsevier.
- Verleger, R. (1988). Event-related potentials and cognition: a critique of the context updating hypothesis and an alternative interpretation of P3. *Behavioral and Brain Sciences*, 11, 343-356.
- Verleger, R. (1997). On the utility of P3 latency as an index of mental chronometry. *Psychophysiology*, 34, 131-156.
- Verleger, R. y Jaskowski, P. (2007). Disentangling neural processing of masked and masking stimulus by means of event-related contralateral – ipsilateral differences of EEG potentials. *Advances in Cognitive Psychology*, 3, 1-18.
- Verleger, R., Neukater, W., Kompf, D. y Vieregge, P. (1991). On the reasons for the delay of P3 latency in healthy elderly subjects. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 79, 488-502.
- Vogt, B.A., Finch, D.M. y Olson, C.R. (1992). Functional heterogeneity in cingulate cortex: the anterior executive and posterior evaluative regions. *Cerebral Cortex*, 2, 435-443.
- Warner, C.B., Juola, J.F. y Koshino, H. (1990). Voluntary allocation versus automatic capture of visual attention. *Perception and Psychophysics*, 48, 243-251.

- Wascher, E. (2005). N2pc in the context of recent models of visual attention. *Psychophysiology*, 42 (Suppl. 1), S26-S27.
- Wascher, E. y Wauschkuhn, B. (1996). The interaction of stimulus- and response-related processes measured by event-related lateralizations of the EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 99, 149-162.
- Whiting, W.L., Madden, D.J., Pierce, T.W. y Allen, P.A. (2005). Searching from the top down: aging and attentional guidance during singleton detection. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 58A, 72-97.
- Wijers, A.A., Okita, T., Mulder, G., Mulder, L.J.M., Lorist, M.M., Poiesz, R. y Scheffers, M.K. (1987). Visual search and spatial attention: ERPs in focussed and divided attention conditions. *Biological Psychology*, 25, 33-60.
- Wojciulik, E., Kanwisher, N. y Driver, J. (1998). Covert visual attention modulates face-specific activity in the human fusiform gyrus: fMRI study. *Journal of Neurophysiology*, 79, 1574-1578.
- Wolber, M. y Wascher, E. (2003). Visual search strategies are indexed by event-related lateralizations of the EEG. *Biological Psychology*, 63, 79-100.
- Woldorff, M.G., Hazlett, C.J., Fichtenholtz, H.M., Weissman, D.H., Dale, A.M. y Song, A.W. (2004). Functional parcellation of attentional control regions of the brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 149-165.
- Woldorff, M.G., Liotti, M., Seabolt, M., Busse, L., Lancaster, J.L. y Fox, P.T. (2002). The temporal dynamics of the effects in occipital cortex of visual-spatial selective attention. *Cognitive Brain Research*, 15, 1-15.
- Wolfe, J.M. (1994). Guided Search 2.0: a revised model of visual search. *Psychonomic Bulletin and Review*, 1, 202-238.
- Wolfe, J.M. (1998). Visual search. En H. Pashler (Ed.), *Attention* (pp. 13-73). London: Psychology Press.
- Wolfe, J.M. y Bennett, S.C. (1997) Preattentive Object Files: shapeless bundles of basic features. *Vision Research*, 37, 25-44.
- Wolfe, J.M., Butcher, S.J., Lee C. y Hyle, M. (2003). Changing your mind: on the contributions of top-down and bottom-up guidance in visual search for feature singletons. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 29, 483-502.
- Wolfe, J.M., Cave, K.R. y Franzel, S.L. (1989). Guided search: an alternative to the feature integration model for visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 15, 419-433.
- Wolfe, J.M. y Gancarz, G. (1996). Guided search 3.0: A model of visual search catches up with Jay Enoch 40 years later. En V. Lakshminarayanan (Ed.), *Basic and clinical applications of vision science* (pp. 189-192). Dordrecht, Netherlands: Kluwer Academic.
- Wolfe, J.M. y Horowitz, T.S. (2004). What attributes guide the deployment of visual attention and how do they do it? *Nature Reviews Neuroscience*, 5, 1-7.
- Woodman, G.F. y Luck, S.J. (1999). Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. *Nature*, 400, 867-869.
- Woodman, G.F. y Luck, S.J. (2003). Serial deployment of attention during visual search. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 29, 121-138.
- Yamaguchi, S. y Kobayashi, S. (1998). Contributions of the dopaminergic system to voluntary and automatic orienting of visuospatial attention. *The Journal of Neuroscience*, 18, 1869-1878.
- Yamaguchi, S., Tsuchiya, H. y Kobayashi, S. (1994). Electroencephalographic activity associated with shifts of visuospatial attention. *Brain*, 117, 553-562.

- Yamaguchi, S., Tsuchiya, H. y Kobayashi, S. (1995). Electrophysiologic correlates of age effects on visuospatial attention shift. *Cognitive Brain Research*, 3, 41-49.
- Yantis, S. (1993). Stimulus-driven attentional capture and attentional control settings. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 19, 676-681.
- Yantis, S. (1998). Control of visual attention. En H. Pashler (Ed.), *Attention* (pp. 223-256). London: Psychology Press.
- Yantis, S. (2000). Goal-directed and stimulus-driven determinants of attentional control. En S. Monsell y J. Driver (Eds.), *Attention and performance XVIII* (pp. 73-103). Cambridge, MA: MIT Press.
- Yantis, S. y Jonides, J. (1984). Abrupt visual onsets and selective attention: Evidence from selective search. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 10, 601-621.
- Yantis, S. y Jonides, J. (1990). Abrupt visual onsets and selective attention: voluntary versus automatic allocation. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 16, 121-134.
- Yordanova, J., Kolev, V., Hohnsbein, J. y Falkenstein, M. (2004). Sensorimotor slowing with ageing is mediated by a functional dysregulation of motor-generation processes: evidence from high-resolution event-related potentials. *Brain*, 127, 1-12.
- Zeef, E.J. y Kok, A. (1993). Age-related differences in the timing of stimulus and response processes during visual selective attention: performance and psychophysiological analysis. *Psychophysiology*, 30, 138-151.
- Zoest, W. y Donk, M. (2004). Bottom-up and top-down control in visual search. *Perception*, 33, 927-937.
- Zoest, W., Donk, M. y Theeuwes, J. (2004). The role of stimulus-driven and goal-driven control in saccadic visual selection. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 30, 746-759.

X. ANEXOS

ANEXO I: Artículo publicado relativo al apartado V de la tesis.

Lorenzo-López, L., Amenedo, E. y Cadaveira, F. (en prensa). Feature processing during visual search in normal aging. *Neurobiology of Aging*.

ANEXO II: Entrevista estructurada administrada a los sujetos.

ANEXO I



ELSEVIER

Neurobiology of Aging xxx (2007) xxx–xxx

NEUROBIOLOGY
OF
AGING

www.elsevier.com/locate/neuaging

Feature processing during visual search in normal aging: Electrophysiological evidence

Laura Lorenzo-López*, Elena Amenedo, Fernando Cadaveira

Department of Clinical Psychology and Psychobiology, Faculty of Psychology, University of Santiago de Compostela, Galicia, Spain

Received 20 September 2006; received in revised form 22 January 2007; accepted 5 February 2007

Abstract

Event-related potentials (ERPs) were recorded from healthy young and older subjects during the execution of a visual search task in which they were required to detect the presence of a target stimulus that differed from distractors in a salient feature (orientation). Apart from the orientation target, a task-irrelevant singleton defined by a different feature (color) was also presented without instruction. The effects of normal aging on the N2pc component, an electrophysiological correlate of the allocation of visuospatial attention, were evaluated for the first time. Behavioral results showed an increase in the mean reaction time (RT) and a reduction in the hit rates with age. Electrophysiological results showed a consistent N2pc for orientation target pop-outs but not for irrelevant color pop-outs in both age groups, suggesting that the irrelevant color singleton did not induce attentional capture. Furthermore, the N2pc component observed for orientation targets was significantly delayed and attenuated in older subjects compared to young subjects, suggesting a specific impairment of the allocation of visuospatial attention with advancing age.

© 2007 Elsevier Inc. All rights reserved.

Keywords: Event-related potentials (ERPs); N2pc; Visual search; Pop-out; Attentional capture

1. Introduction

The visual search paradigm has been extensively used in laboratory studies to examine the basic properties of the human visual selective attention (Luck and Ford, 1998; Luck and Hillyard, 1995). In this paradigm, subjects search for a predefined target stimulus in arrays containing a variable number of distractor stimuli, and they are required to indicate whether the target is present or absent in each array of stimuli.

Several previous behavioral and neuroimaging studies of age-related cognitive changes have reported a decline in visual selective attention with age (Kok, 2000; Madden et al., 2005; Raz, 2000), suggesting that older subjects are less able to selectively focus on relevant stimuli in their

environment than young subjects. In particular, there is considerable evidence in the literature that older subjects are behaviorally slower and less accurate than young subjects in tasks involving visual search, especially in difficult or complex search conditions (Hommel et al., 2004; Madden and Whiting, 2004; McDowd and Shaw, 2000). Because this age-related deficit in visual search is exacerbated as the number of distractor stimuli in the search array increases, it has been interpreted in terms of an age-related decline in the ability to ignore or inhibit the irrelevant information (Colcombe et al., 2003; Madden and Whiting, 2004). However, it is not clear whether these age differences represent a specific slowing in the allocation of attention itself, or a generalized age-related slowing of information processing (Salthouse, 1996). In order to shed new light on this unsolved issue, we focused on a specific component of the visual ERPs, the N2pc, which has been well validated as an electrophysiological correlate of the allocation of visuospatial attention to lateralized positions in the search array (Luck and Hillyard, 1994a,b; Woodman and Luck, 1999, 2003). In

* Corresponding author at: Campus Sur S/N 15782, Santiago de Compostela, Galicia, Spain. Tel.: +34 981 563 100x13916; fax: +34 981 528 071.

E-mail address: laurall@usc.es (L. Lorenzo-López).

this regard, previous electrophysiological studies of visual search in humans have revealed a posterior negative-going ERP component that appears contralateral to the visual hemifield in which the target is located, 200–300 ms after the onset of a bilateral stimulus array (Eimer, 1996; Luck and Hillyard, 1994a,b; Woodman and Luck, 1999). This component was first described as the N2pc (N2-posterior-contralateral) to indicate its polarity, latency range, and scalp distribution (Luck and Hillyard, 1994a), and it has been observed for different visual attributes (color, form, motion, words) in the search array (Eimer, 1996; Girelli and Luck, 1997; Hirai and Hiraki, 2006; Luck and Hillyard, 1994a,b). The question of what specific attentional process is reflected by the N2pc component has been a point of debate in the literature. Since N2pc was absent when the target was presented without distractors, it was initially conceived as a correlate of an attentional selection process suppressing interference from such distractors (Girelli and Luck, 1997; Luck et al., 1997; Luck and Hillyard, 1994a,b). More recently, N2pc has been interpreted as an electrophysiological index of visuospatial shifts of attention to the location of the potential target (Eimer, 1996; Luck et al., 1997; Woodman and Luck, 1999, 2003).

Research has shown that searching for a stimulus in a visual array modulates neural activity in the extrastriate visual cortex. Specifically, several early ERP studies employing current source density analyses have shown that the search-related N2pc component has a posterior scalp distribution, focused over the lateral occipito-temporal cortex (Girelli and Luck, 1997; Luck and Hillyard, 1994a,b). Recent magnetoencephalographic (MEG) studies have provided evidence that the magnetic counterpart of the N2pc, known as the mN2pc, consists of early neural activity (180–200 ms) arising from posterior parietal cortex related to the initiation of an attentional shift, and slightly later activity (220–240 ms) localized in lateral occipito-temporal cortex related to the implementation of visual attentional selection (Hopf et al., 2000, 2002, 2004).

To our knowledge, no studies have been published which explore the effects of normal aging on the amplitude and time course of the N2pc component. In previous research, the latency of this component has proved to be a precise measure of rapid shifts of attention to possible targets during visual search tasks (Luck et al., 2000; Woodman and Luck, 1999, 2003). In this regard, measuring this parameter makes it possible to explore the effects of aging on the speed with which visuospatial attention can be shifted to a target stimulus. Thus, if normal aging involves a slowing in the allocation of attention itself, then the N2pc latency should be delayed in older relative to young subjects. Furthermore, the N2pc amplitude has been considered as a measure of attentional focusing during visual search, reflecting the amount of attention allocated to a stimulus (Luck et al., 1997). Thus, if normal aging implies a deficit in focusing attention, then a decrease in the N2pc amplitude should be observed in the older subjects.

We were also interested in determining whether salient but task-irrelevant color singletons capture attention in the absence of a previously developed intention to attend to this singleton. To this end, we employed an ‘additional singleton paradigm’ in which an irrelevant color singleton was presented in separate trials without prior announcement, while the subjects searched for a target defined by its orientation. In this context, the appearance of the N2pc component was considered as a mean to determine whether attention is captured by this irrelevant color singleton. If attention is attracted towards the location of this color singleton in the search array, then a negative-going ERP component should be elicited over the contralateral visual cortex (the N2pc) and the performance in the orientation search should be slowed in arrays containing a color singleton. In this regard, several studies have shown that the presence of an irrelevant stimulus that pops-out from their surroundings can automatically attract attention to its spatial location (Bacon and Egeth, 1994; Theeuwes, 1991, 1992, 1994). This attentional capture can speed performance if the pop-out stimulus is the target or slow performance if it is a distractor (for a recent review, see Ruz and Lupiáñez, 2002).

Because some previous studies have pointed out the possibility that attentional capture rapidly habituates to the repeated presentation of an irrelevant nontarget pop-out (Gibson and Jiang, 1998; Warner et al., 1990), we also explored this question. In this regard, it is possible that an attentional capture (e.g., reflected by the presence of the N2pc component) occurs only at the onset of the experimental session (Horstmann, 2002), with the repeated stimulus presentation along the trial blocks resulting in a reduction or disappearance of the N2pc. Thus, if a consistent N2pc is observed only during the initial trial blocks, then it can be concluded that color irrelevant nontargets become less able to attract attention to its location with practice.

We also examined the question of whether healthy older subjects would be more susceptible than young subjects to the possible attentional capture by these irrelevant color nontargets. In this regard, the literature provides evidence in support of the notion of greater susceptibility of older subjects to distraction by irrelevant singletons, which has been interpreted as an age-related decline in the ability to maintain an inhibitory set (Colcombe et al., 2003; Greenwood and Parasuraman, 2004; Kramer et al., 2000).

2. Methods

2.1. Participants

Seventeen young (10 females, 19.6 ± 1.9 years, range 18–24) and 22 older subjects (11 females, age 68.5 ± 6 years, range 60–84) were tested. All were healthy well-functioning subjects without a history of neurological or psychiatric disorder, had normal or corrected-to-normal visual acuity, and reported normal color vision. None of the older subjects had

received a diagnosis of glaucoma or cataracts, and they performed the Mini-Mental State Exam (MMSE) (Folstein et al., 1975) showing normal scores (>28). Informed consent was obtained from all subjects and they were paid for their participation in the experiment.

2.2. Stimuli and experimental procedure

Recordings were made in an electrically shielded and sound attenuated room. Subjects sat in a comfortable arm-chair at 100 cm viewing distance from a computer screen with a black background and a continuously visible fixation white cross. Subjects were instructed to maintain central fixation on this cross while they performed a visual search task consisting in detecting a singleton target stimulus presented among an array of distractors (experimental task based on Luck and Hillyard, 1994a). On each trial, a multi-element search array was presented composed of eight bars subtending a visual angle of $0.3^\circ \times 0.9^\circ$, which were located at random positions within an imaginary rectangle of $9.2^\circ \times 6.9^\circ$ of visual angle around fixation cross. There were always four bars in each hemifield. Three types of search arrays were randomly presented: homogeneous arrays, arrays containing a singleton pop-out target defined by orientation, and arrays containing a singleton pop-out nontarget (i.e., an irrelevant distractor singleton that was deviant from the target in a different feature dimension as color). Homogeneous arrays ($p=0.6$) consisted of eight blue-horizontal (RGB 0,0,255) identical bars. Target arrays ($p=0.2$) consisted of seven blue-horizontal bars and one blue-vertical bar. Nontarget arrays ($p=0.2$) consisted of seven blue-horizontal bars and one red-horizontal (RGB 255,0,0) bar. The pop-out stimuli (both target and nontarget) were equally likely to appear in the right or left visual hemifield and their location was unpredictable. Each search array was presented for 750 ms, followed by a variable intertrial interval of 900–1100 ms during which only fixation cross was present. The same feature (orientation) defined the target across all trials and the subjects were not informed about the appearance of the irrelevant color singleton. All the stimuli and search arrays were created, presented, and controlled using the Presentation software application (Neurobehavioral Systems, Inc., Version 0.76). The experimental session was divided into six blocks of trials, and several training trials were run before testing to ensure a good level of performance in both age groups. Each block consisted of at least 10 orientation pop-out arrays and at least 10 color pop-out arrays presented to each hemifield, and at least 80 homogeneous arrays, to a maximum of 250 arrays in total. The task of the subjects was to indicate as rapidly and accurately as possible whether the target stimulus (a vertical bar) was present or absent in each search array, pressing a button with one hand for target-present trials and another button with the other hand for target-absent trials. Thus, the nontarget arrays required the same response as the homogeneous arrays. Response buttons were counterbalanced across subjects.

2.3. ERP recordings

The electroencephalogram (EEG) was recorded with a NeuroScan system using scalp electrocaps (ECI, Inc.) with electrodes placed at FP1, FP2, FPz, Fz, Cz, Pz, POz, Oz, F7, F8, F3, F4, C3, C4, T3, T4, PO3, PO4, FCz, CPz, CP3, CP4, T5, T6, P3, P4, FC3, FC4, O1 and O2 (10/20 International System). All the active electrodes were referred to the nosetip and grounded with an electrode placed at nasion. Vertical and horizontal electrooculogram (EOG) activities were recorded bipolarly from above and below the left eye and from the outer canthi of both eyes. Electrode impedance was kept below 10 k Ω . The EEG signals were continuously amplified (10 K) and digitized at a rate of 500 Hz/channel, and filtered on-line with a band pass of 0.05–100 Hz.

2.4. Data analysis

Reaction times (RTs) were on-line recorded for all subjects to the three types of search arrays in all experimental blocks. Only RT values associated with correct responses were considered for data analyses. Hit rates were calculated as the percentage of correct responses with RTs no longer than 1100 ms. Mean correct RTs were then compared across groups using a mixed design analysis of variance (ANOVA) with age (young, older) as the between-subjects factor and search array (homogeneous, target pop-out, nontarget pop-out) as the within-subject factor. Hit rates were also compared across groups using one-way ANOVA with age (young, older) as the between-subjects factor.

All EEG data were analyzed using NeuroScan software (Version 4.1). The EEG was digitally filtered off-line with a 0.1–30 Hz bandpass filter, and was averaged for epochs of 500 ms post-stimulus and 100 ms pre-stimulus. Epochs exceeding $\pm 100 \mu\text{V}$ and those containing blinks, and horizontal or vertical eye movements were rejected and excluded from averaging, as well as epochs associated with incorrect or no responses. EEG was averaged separately for target and nontarget pop-outs occurring in the right visual field (RVF) and in the left visual field (LVF) and for homogeneous arrays, resulting in five waveforms for each participant. This procedure makes it possible to investigate the ERP modulations depending on the array type. Because the N2pc component is defined as a more negative response for contralateral stimulus than for ipsilateral stimulus, the N2pc was not measured for homogeneous arrays.

Since this study focused on the N2pc component, analyses were confined to posterior electrode locations. Thus, mean amplitude values of N2 posterior component were measured at P3/P4, PO3/PO4, O1/O2 and T5/T6 sites in each subject. The latency window in which the N2 mean amplitude was measured was determined considering the interval where the component appeared in the corresponding grand mean waveforms of both age groups. Since these average waveforms revealed a longer N2 duration in older subjects than in young subjects, individual averages were visually inspected in order

to discard that it was due to longer older individual variability. This inspection showed a similar individual effect for both young and older subjects. Thus, in young subjects, N2 was measured as the mean amplitude from 200 to 275 ms, relative to a 100 ms pre-stimulus baseline, and in older subjects it was measured from 210 to 375 ms. These data were entered into an initial overall mixed model ANOVA in which age (young, older) was entered as the between-subjects factor. The within-subject factors were array type (target, nontarget pop-out), electrode location (parietal, parieto-occipital, occipital, temporal), hemisphere (left or right hemisphere electrode site), and laterality (ipsilateral or contralateral relative to the electrode location). Separate ANOVAs were also performed for each search array, with age as the between-subjects factor, and electrode location, hemisphere, and laterality as the within-subject factors.

To isolate the N2pc from overlapping bilateral ERP components unrelated to shifts of attention, difference waveforms were calculated in both age groups by subtracting the ERPs for arrays containing an ipsilateral target (relative to the electrode location) from those for arrays containing a contralateral target (for detailed justifications of this approach, see Girelli and Luck, 1997; Luck and Hillyard, 1994a). Specifically, for left-hemisphere electrode sites, the waveforms elicited by a target in the LVF were subtracted from those elicited by a target in the RVF, and for right-hemisphere electrode sites, the waveforms elicited by a target in the RVF were subtracted from those elicited by a target in the LVF. In the resulting waveforms, the amplitude of the N2pc component was quantified as the mean voltage, and the N2pc peak latency as the time point of the maximum peak, within the previously mentioned latency windows in each age group. In order to test the effects of age on N2pc amplitude and latency values, these data were entered into mixed model ANOVAs with age (young, older) as the between-subjects factor, and electrode location (parietal, parieto-occipital, occipital, temporal) as the within-subject factor.

To examine the possible changes in the scalp distribution of N2pc amplitude among groups, voltage maps were also computed with EEGLAB program (Delorme and Makeig, 2004) in each group of subjects separately. This program plots topographic maps of EEG fields as a 2D circular view derived from cointerpolation of voltage values between scalp electrodes. The maps were created from the difference waveforms, using the time point of the maximum N2pc peak indicated by the previous ANOVAs.

To explore the possible effects of practice on attentional capture by the irrelevant color singleton, the six experimental blocks were grouped in three consecutive blocks: an initial block (A) composed by blocks 1 and 2, an intermediate block (B) composed by blocks 3 and 4, and a final block (C) composed by blocks 5 and 6. Then, separate ERP averages were computed for color nontarget pop-outs occurring in each consecutive block. Mean amplitude values of N2 posterior component were then measured and entered into a mixed model ANOVA in which age (young, older) was entered

as the between-subjects factor. The within-subject factors were electrode location (parietal, parieto-occipital, occipital, temporal), hemisphere (left or right hemisphere electrode site), laterality (ipsilateral or contralateral relative to the electrode location), and block (block A, block B, block C). An alpha level of 0.05 was used for all statistical tests. Whenever appropriate, degrees of freedom were corrected by the conservative Greenhouse–Geisser estimate. When necessary, post hoc comparisons were performed using the Bonferroni adjustment for multiple comparisons.

3. Results

3.1. Behavioral results

Mean RTs are summarized in Table 1. There was a significant main effect of age on mean RTs ($F(1,37) = 26.70$, $p < 0.0001$), with slower RTs in the older group (young: 473 ± 53 ms; older: 600.5 ± 99 ms). The effect of the array type on mean RTs was also significant ($F(2,74) = 46.81$, $p < 0.0001$, $\epsilon = 0.551$), showing that RTs were slowest for the orientation targets, intermediate for the color nontargets, and fastest for the homogeneous arrays (see Table 1). Pairwise comparisons (Bonferroni) revealed that the mean RT for orientation targets, color nontargets, and homogeneous arrays were all significantly different from each other ($p < 0.0001$).

A significant main effect of age was also observed on hit rates ($F(1,37) = 4.92$, $p < 0.033$; young: $98 \pm 2\%$; older: $91.2 \pm 12.5\%$), revealing a lower performance level for the older subjects in the search task.

3.2. Electrophysiological results

In the initial overall ANOVA where both array types (orientation target, color nontarget) were included, a significant interaction between electrode location and array type ($F(3,111) = 10.55$, $p < 0.0001$) revealed that the distribution of voltage over the scalp was significantly different for target and nontarget arrays, suggesting different attentional mechanisms. In addition, a significant main effect of laterality ($F(1,37) = 85.72$, $p < 0.0001$) was accompanied by a significant interaction between laterality and array type ($F(1,37) = 98.21$, $p < 0.0001$). Thus, to further explore these significant interactions, separate ANOVAs were conducted for each array type.

Grand average ERP waveforms obtained for arrays containing an orientation target are shown in Fig. 1 for the parietal, parieto-occipital, occipital and posterior temporal

Table 1
Mean RTs (mean \pm S.D.) as a function of array type in young and older subjects

	Homogeneous	Orientation targets	Color nontargets
Young	448.2 \pm 56	507.6 \pm 51.4	463.1 \pm 57.7
Older	581.7 \pm 96	628.9 \pm 88.4	590.8 \pm 95.8

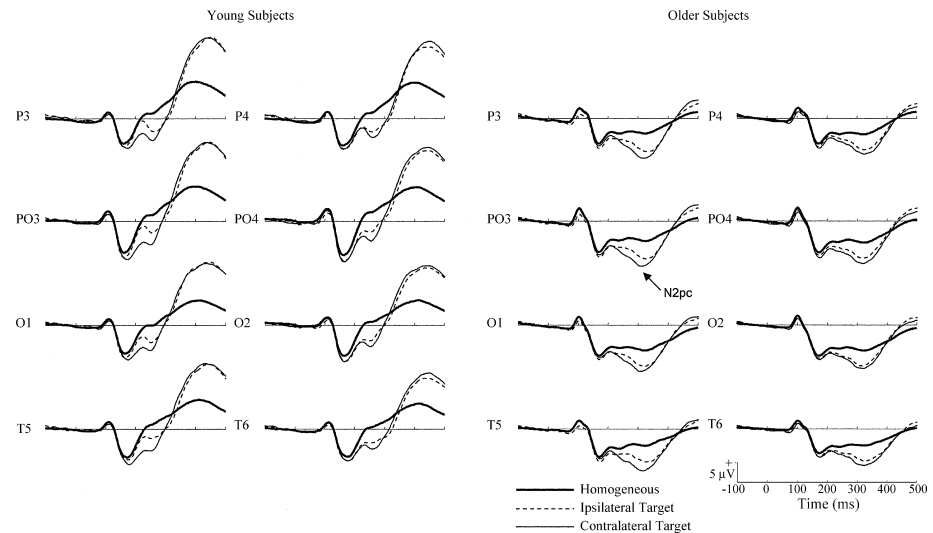


Fig. 1. Grand average ERPs elicited in response to arrays containing an orientation target in the contralateral (solid lines) or ipsilateral (dashed lines) visual field to electrode locations. Also included are ERPs elicited in response to homogeneous arrays (thick solid lines). The ERPs obtained from left and right posterior electrodes are displayed separately. The N2pc component (indicated by an arrow) is visible as a more negative response for the contralateral waveform relative to the ipsilateral waveform in the N2 latency range.

electrode sites. Separate waveforms are depicted for contralateral and ipsilateral targets relative to the hemisphere of the recording electrode. Also included are waveforms for homogeneous arrays. As shown in the figure, for both the young and older subjects, the N2pc component was visible as an enhanced negativity in the N2 time range contralateral to the location of the orientation target (i.e., contralateral to the attended visual hemifield). Consistent with the waveforms, ANOVA conducted for target arrays reflected the presence of this N2pc component by significant main effects of laterality ($F(1,37) = 108.64, p < 0.0001$) and electrode location ($F(3,111) = 8.72, p < 0.0001, \epsilon = 0.712$).

As stated in Section 2, to isolate the N2pc from other overlapping components, difference waveforms were calculated by subtracting the ERPs for arrays containing an ipsilateral target from those for arrays containing a contralateral target (see Fig. 2). The figure illustrates the magnitude and time course of the N2pc component as a function of age. ANOVA tests conducted on these difference waveforms revealed that the N2pc peak latency was significantly delayed in older subjects compared to young subjects ($F(1,37) = 91.63, p < 0.0001$; young: 240.9 ± 18.3 ms; older: 308.3 ± 24.1 ms), suggesting that older subjects shifted visuospatial attention to the targets more slowly than young subjects. Analyses also showed that mean N2pc amplitude was significantly reduced in older subjects compared to young subjects ($F(1,37) = 8.30, p < 0.007$; young $-1.56 \pm 0.9 \mu\text{V}$; older $-0.87 \pm 0.6 \mu\text{V}$), suggesting that the older subjects allocated less resources in focusing attention to targets. A significant main effect of electrode location was also observed on N2pc mean amplitude ($F(3,111) = 15.08, p < 0.0001, \epsilon = 0.743$) irrespective of

age. Pairwise comparisons revealed that the N2pc amplitude was significantly higher at parieto-occipital electrode sites than at parietal ($p < 0.0001$) and occipital ($p < 0.0001$) sites, with no significant differences between the N2pc amplitude at parieto-occipital and temporal sites ($p = 0.115$) (see Fig. 2).

Inspection of topographic voltage maps depicted in Fig. 3 showed a largely posterior scalp distribution of N2pc component, maximal over occipital cortex irrespective of age. Note that, as in previous studies and due to the subtraction procedure, the N2pc component appears as a positive voltage over

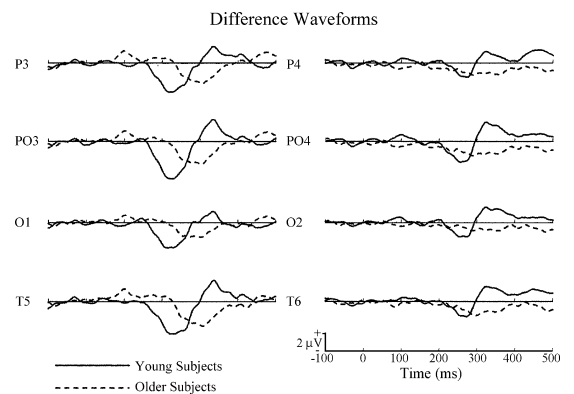


Fig. 2. Grand average ERP difference waveforms formed by subtracting the ERPs for arrays with an ipsilateral orientation target from those for arrays with a contralateral target. Superimposed are waveforms for young (solid lines) and older subjects (dashed lines). The figure shows a prominent N2pc component in young subjects that is delayed and attenuated in older subjects.

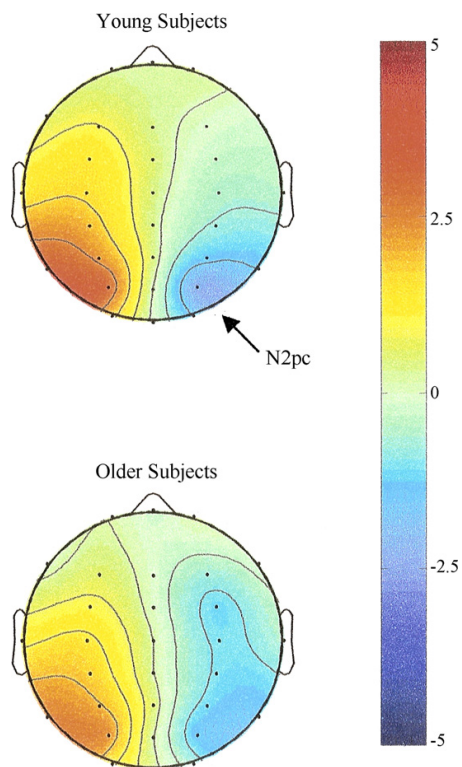


Fig. 3. Voltage topographic maps showing the amplitude distribution of N2pc in young and older subjects. The color scales depict N2pc amplitudes in μV . Note the reduction of N2pc amplitude with age.

the left hemisphere and as a negative voltage over the right hemisphere (Girelli and Luck, 1997; Hopf et al., 2000; Luck and Hillyard, 1994a). Moreover, consistent with the ANOVA results, it can be observed a marked reduction of the N2pc amplitude in older subjects.

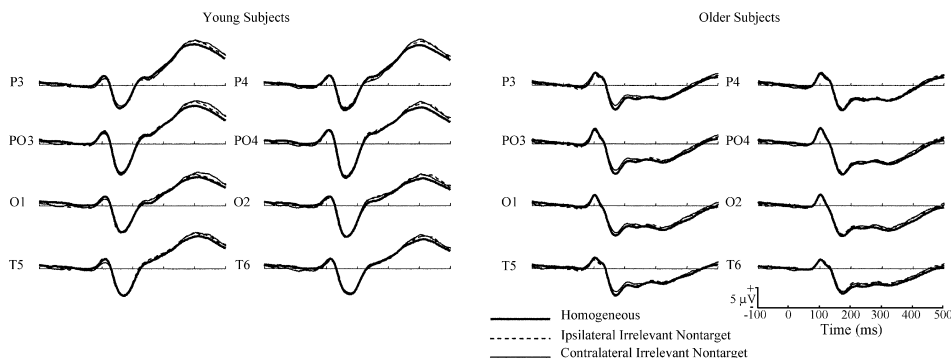


Fig. 4. Grand average ERPs elicited in response to arrays containing an irrelevant nontarget contralateral (solid lines) or ipsilateral (dashed lines) to electrode locations. Also included are ERPs elicited in response to homogeneous arrays (thick solid lines). The ERPs obtained from left and right electrodes are displayed separately. The N2pc component is absent in both age groups.

Fig. 4 shows the grand average ERP waveforms obtained for arrays containing a color nontarget for the parietal, parieto-occipital, occipital and posterior temporal electrode sites. ANOVA conducted for nontarget arrays revealed that the difference in mean amplitude between the waveforms obtained for arrays with ipsilateral versus contralateral color singleton was not significant in the N2 latency range (laterality: $F(1,37) = 1.51, p = 0.227$), thus confirming the observation that irrelevant color nontargets did not evoke an N2pc component. This result suggests that the irrelevant color singleton did not produce an automatic orienting of attention to their location.

In order to further explore this issue, we compared the ERP waveforms obtained for homogeneous arrays with those obtained for target and nontarget arrays. To this end, we performed a new ANOVA in which the three array types were included. Trials with left and right visual field pop-outs were collapsed in this analysis to permit the comparison with homogeneous arrays. Grand average ERPs elicited by the three search array types are displayed in Fig. 5. The major difference between arrays was observed in the N2 latency range, during which the voltage was significantly more negative for orientation target arrays than for homogeneous and nontarget arrays. An enlarged N2 posterior amplitude for targets compared to nontargets and homogeneous arrays has been previously observed in visual search experiments (Luck and Hillyard, 1994a,b), which was termed N2b (bilateral) to contrast it from the N2pc component. It is important to note that previous components did not appear differentially affected by the array type. In addition, no attention-related components appear to be elicited by homogeneous arrays. Similarly, the waveforms showed no evidence of attentional processing of color irrelevant stimulus. In this regard, ANOVA showed a significant effect of array type on N2 amplitude ($F(2,74) = 159.53, p = 0.0001, \epsilon = 0.516$). Pairwise comparisons confirmed that the mean amplitude of the N2 component was significantly higher for arrays containing a target pop-out than for the other two array types (nontarget: $p < 0.0001$;

Please cite this article in press as: Lorenzo-López, L. et al., Feature processing during visual search in normal aging: Electrophysiological evidence, Neurobiol Aging (2007), doi:10.1016/j.neurobiolaging.2007.02.007

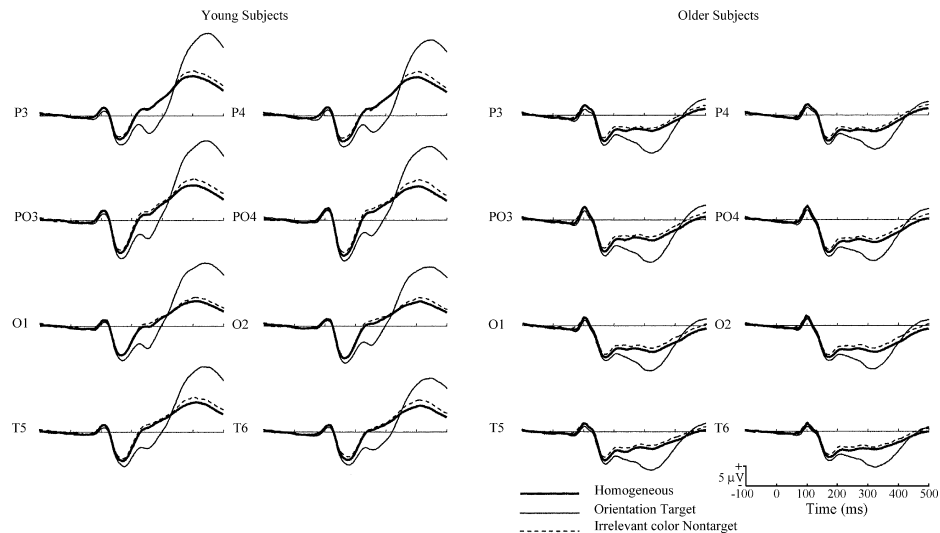


Fig. 5. Grand average ERPs for homogeneous arrays, target pop-outs and nontarget pop-outs recorded at posterior sites. ERPs from left and right visual field stimulus were collapsed.

homogeneous: $p < 0.0001$), with no significant differences in N2 amplitude between nontarget and homogeneous arrays ($p = 0.256$). These results indicated that target arrays received additional processing compared to the other two array types, and that color nontarget pop-outs and homogeneous arrays were not differentially processed in both age groups, confirming that irrelevant color singleton did not produce an attentional capture.

As described above, in order to determine the possibility that N2pc is observed only during the initial trial blocks, separate ERP averages were computed for color nontarget pop-outs occurring in three consecutive blocks. In the ANOVA test where these three blocks (block A, block B, block C) were included, the main effect of block did not reach statistical significance ($F(2,74) = 0.77, p = 0.463$). Similarly, the interaction between laterality and block was not significant ($F(2,74) = 0.39, p = 0.675$), revealing that the difference in mean amplitude between the ipsilateral and contralateral waveforms was not significant in the N2 latency range in either block. Thus, no N2pc was observed across the experimental session to nontarget pop-outs.

4. Discussion

In the present study, ERPs were recorded while young and older subjects searched for a singleton feature target defined by an orientation difference to the distractors (target pop-out). In order to evaluate the effects of normal aging on the possible deployment of attention to pop-out distractor locations, a task-irrelevant singleton stimulus defined by a different unique feature was also presented (color nontarget pop-out) without knowledge of the subjects while they

performed the search task. To detect the possible attentional capture by these irrelevant color singletons, we focused on the N2pc component of visual ERP that appears to reflect brain activity specifically related to the allocation of visuospatial attention in visual search.

Mean RTs were delayed and hit rates were significantly reduced in the older group. These results are consistent with previous behavioral studies showing that older subjects are slower and less accurate than young subjects in visual search tasks (Hommel et al., 2004; Madden and Whiting, 2004; McDowd and Shaw, 2000).

Previous studies have reported that some distractor pop-out stimuli can capture attention slowing the target processing (Bacon and Egeth, 1994; Theeuwes, 1991, 1992, 1994). However, in the present experiment, the presence of an irrelevant color singleton did not increase the search times. Thus, we failed to find interference effects from a task-irrelevant color singleton on search for an orientation target. Moreover, young and older subjects were similar in their ability to ignore these irrelevant stimuli, suggesting an age-related preservation of top-down inhibition of nontarget stimuli.

A consistent N2pc component was observed in both age groups when the subjects were presented with orientation targets. As in previous studies, this effect consisted in an enhanced negativity at posterior electrode sites contralateral to the attended visual hemifield in the typical N2 time range, with a maximum located over the occipital lobe (Luck et al., 1997; Luck and Hillyard, 1994a; Woodman and Luck, 2003). However, the N2pc peak latency was delayed by approximately 68 ms in older subjects compared to young subjects. Because the N2pc latency has proved to be a precise measure of the time needed to shift attention to possible targets (Luck et al., 2000; Woodman and Luck, 1999, 2003), this result

suggests that older subjects localized the target stimulus in the search array more slowly than young subjects. Thus, the differential time course of the N2pc effect observed in young and older subjects appears to indicate that normal aging involves a significant slowing of the allocation of visuospatial attention to orientation targets. This finding confirms previous behavioral results that revealed an age-related slowing in search speed (Hommel et al., 2004; Madden and Whiting, 2004; McDowd and Shaw, 2000). In addition, a significant reduction in N2pc mean amplitude was also observed in older subjects compared to young subjects. Since the N2pc amplitude has been considered as a measure of attentional focusing, reflecting the amount of attention allocated to a stimulus (Luck et al., 1997), this result might indicate a reduction in the proportion of attentional processing resources dedicated by healthy older subjects to orientation target stimuli. Thus, the present results provide the first evidence that normal aging delays and attenuates the magnitude of the attention-related N2pc component in a feature detection task. A similar pattern of age-related changes has been previously observed affecting other attention-related negativities elicited during nonspatial feature selection tasks. Specifically, a prominent negative component termed the 'selection negativity' (SN), which occurs over the N2 latency range at posterior sites, has been also shown to be sensitive to normal aging. In this regard, previous studies have shown an age-related amplitude decrease and a latency delay of this component (Czigler, 1996; Kenemans et al., 1995). These findings suggest that normal aging affects the target selection process and have been interpreted as evidence of an age-related reduction on the capacity to keep attention focused on nonspatial stimulus features. In our opinion, the pattern of electrophysiological results found in our study contribute to specify which processes are affected in the significant slowing of RTs frequently observed in older subjects, providing evidence that is consistent with the proposal that age-related deficits in visual search might be partially explained by a specific slowing in the allocation of attention itself, rather than by an age-related generalized slowing of information processing.

As mentioned above, the N2pc component was observed for orientation targets in both age groups. However, this component was not observed when subjects were presented with irrelevant nontarget pop-out distractors. Because N2pc component has been closely associated with the focusing of attention (Eimer, 1996; Luck and Ford, 1998; Luck et al., 1997; Luck and Hillyard, 1994a,b), this finding may suggest that the color feature did not capture the attention of the subjects (i.e., attention was not attracted towards its location) when it was irrelevant for the detection task. In previous visual search studies, the N2pc component has been used as a tool to investigate the ability of irrelevant salient stimuli to capture attention (Eimer and Kiss, 2006; Girelli and Luck, 1997; Hickey et al., 2006). In such studies, the presence of the N2pc to the irrelevant stimulus has been interpreted as an electrophysiological evidence of attentional capture. In our

study, if irrelevant color stimulus were able to attract attention to their location, an N2pc component should emerge in response to stimulus arrays containing a color singleton, and this was not the case. Furthermore, since the ERP waveforms obtained for arrays containing an irrelevant color singleton did not significantly differ from those obtained for homogeneous arrays, we can conclude that they did not capture attention to their location in the visual field. Thus, we failed to find evidence that color feature can elicit attentional capture. This result is in line with other ERP visual search studies of healthy young subjects that found little or no N2pc component for color singletons when they were irrelevant nontargets (Girelli and Luck, 1997; Luck and Hillyard, 1994a,b). We now extend this finding documenting a similar result in healthy older subjects.

In previous visual search studies, the N2pc was observed for nontargets that were so similar to the target that an attentional process was required to distinguish between them; however, it was absent for nontargets that were easy to differentiate from the target, which can be rejected on the basis of pre-attentive feature information (Luck, 1995; Luck and Ford, 1998). Since irrelevant nontargets were easily discriminable from targets in our study, it is possible that spatially focused attention was unnecessary for rejecting them. Thus, the lack of attentional shifts to the nontargets locations, reflected by the absence of the N2pc component in both age groups, may indicate that the preliminary stimulus analysis responsible for the pre-attentive rejection of irrelevant color singletons was not affected by normal aging.

It should be noted that the identity of the relevant target and irrelevant nontarget pop-outs remained constant along all the experimental blocks in the present study. Thus, because it has been previously reported that attentional capture might rapidly habituate to the repeated presentation of a task-irrelevant singleton (Gibson and Jiang, 1998; Horstmann, 2002; Warner et al., 1990), one could object that it is possible that an N2pc is only elicited by the irrelevant feature at the onset of the experimental task. Nevertheless, our results have discarded this possibility, showing that the N2pc component was absent in response to arrays containing an irrelevant color nontarget across the task, as the analyses of the three consecutive blocks showed, suggesting that the color feature did not induce attentional capture irrespective of practice in the present experiment.

Due to the fact that in our study the irrelevant color singleton was never the target, it is also likely that subjects efficiently ignored color dimension adopting a specific attentional set to search for relevant dimension (orientation). This point of view is consistent with the proposal that attentional capture by a feature singleton is not purely stimulus-driven and can be modulated or suppressed by the top-down attentional state of the subjects (Bacon and Egeth, 1994; Connor et al., 2004; Folk and Remington, 1998; Peterson and Kramer, 2001; Theeuwes and Burger, 1998). Thus, it is possible that top-down factors enabled both young and older subjects to ignore the distracting effects of the irrelevant singleton in the

present study. In this line, previous behavioral research has demonstrated that both young and older subjects can benefit from top-down attentional guidance to reduce distracting effects (Colcombe et al., 2003; Madden et al., 2004; Whiting et al., 2005). However, our findings are inconsistent with studies showing that the presence of an irrelevant singleton ineluctably captures attention to its location, interfering with search for a target singleton (Hickey et al., 2006; Theeuwes, 1991, 1992, 1994).

In summary, the present results provide the first evidence that normal aging delays and attenuates the magnitude of the attentional mechanism reflected by the N2pc. This finding might be taken as evidence that the brain structures involved in N2pc generation are also affected by advancing age. Moreover, our findings appear to indicate that the mechanism of top-down inhibition of irrelevant nontarget stimuli is preserved for older subjects, at least in a singleton detection task in which the target and the irrelevant nontarget features are easily distinguishable, and remained constant across trials.

Conflicts of interest

There are no actual or potential conflicts of interest that could inappropriately influence this work.

Disclosure statement

Informed consent was obtained from all subjects that participated in the experiment and their rights were protected.

Acknowledgements

This study was supported by grants from the Spanish MEC (SEJ2004-01377) and Xunta de Galicia (PGIDT-05PXIC21101PN). The authors are grateful to the anonymous reviewers for their valuable comments on an earlier version of the paper.

References

- Bacon, W.F., Egeth, H.E., 1994. Overriding stimulus-driven attentional capture. *Percept. Psychophys.* 55 (5), 485–496.
- Colcombe, A.M., Kramer, A.F., Irwin, D.E., Peterson, M.S., Colcombe, S., Hahn, S., 2003. Age-related effects of attentional and oculomotor capture by onsets and color singletons as a function of experience. *Acta Psychol. (Amst.)* 113 (2), 205–225.
- Connor, C.E., Egeth, H.E., Yantis, S., 2004. Visual attention: bottom-up versus top-down. *Curr. Biol.* 14 (19), R850–R852.
- Czigler, I., 1996. Age, color processing and meaningfulness: an event-related potential study. *Int. J. Psychophysiol.* 22 (1/2), 25–34.
- Delorme, A., Makeig, S., 2004. EEGLAB: an open source toolbox for analysis of single-trial EEG dynamics including independent component analysis. *J. Neurosci. Methods* 134, 9–21.
- Eimer, M., 1996. The N2pc component as an indicator of attentional selectivity. *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 99 (3), 225–234.
- Eimer, M., Kiss, M., 2006. Attentional capture by task-irrelevant fearful faces is revealed by the N2pc component. *Biol. Psychol.* 74 (1), 108–112.
- Folk, C.L., Remington, R., 1998. Selectivity in distraction by irrelevant featural singletons: evidence for two forms of attentional capture. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 24 (3), 847–858.
- Folstein, M.F., Folstein, S.E., McHugh, P.R., 1975. Mini-mental state. A practical method for grading the cognitive state of patients for the clinician. *J. Psychiatr. Res.* 12 (3), 189–198.
- Gibson, B.S., Jiang, Y., 1998. Surprise! An unexpected color singleton does not capture attention in visual search. *Psychol. Sci.* 9, 176–182.
- Girelli, M., Luck, S.J., 1997. Are the same attentional mechanisms used to detect visual search targets defined by color, orientation and motion? *J. Cogn. Neurosci.* 9 (2), 238–253.
- Greenwood, P.M., Parasuraman, R., 2004. The scaling of spatial attention in visual search and its modification in healthy aging. *Percept. Psychophys.* 66 (1), 3–22.
- Hickey, C., McDonald, J.J., Theeuwes, J., 2006. Electrophysiological evidence of the capture of visual attention. *J. Cogn. Neurosci.* 18 (4), 604–613.
- Hirai, M., Hiraki, K., 2006. Visual search for biological motion: an event-related potential study. *Neurosci. Lett.* 403 (3), 299–304.
- Hommel, B., Li, K.Z., Li, S.C., 2004. Visual search across the life span. *Dev. Psychol.* 40 (4), 545–558.
- Hopf, J.M., Boelmans, K., Schoenfeld, A.M., Luck, S.J., Heinze, H.J., 2004. Attention to features precedes attention to locations in visual search: evidence from electromagnetic brain responses in humans. *J. Neurosci.* 24 (8), 1822–1832.
- Hopf, J.M., Boelmans, K., Schoenfeld, A.M., Heinze, H.J., Luck, S.J., 2002. How does attention attenuate target-distractor interference in vision? Evidence from magnetoencephalographic recordings. *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 15 (1), 17–29.
- Hopf, J.M., Luck, S.J., Girelli, M., Hagner, T., Mangun, G.R., Scheich, H., Heinze, H.J., 2000. Neural sources of focused attention in visual search. *Cereb. Cortex* 10 (12), 1233–1241.
- Horstmann, G., 2002. Evidence for attentional capture by a surprising color singleton in visual search. *Psychol. Sci.* 13 (6), 499–505.
- Kenemans, J.L., Smulders, F.T., Kok, A., 1995. Selective processing of two-dimensional visual stimuli in young and old subjects: electrophysiological analysis. *Psychophysiology* 32 (2), 108–120.
- Kok, A., 2000. Age-related changes in involuntary and voluntary attention as reflected in components of the event-related potential (ERP). *Biol. Psychol.* 54 (1–3), 107–143.
- Kramer, A.F., Hahn, S., Irwin, D.E., Theeuwes, J., 2000. Age differences in the control of looking behavior: do you know where your eyes have been? *Psychol. Sci.* 11 (3), 210–217.
- Luck, S.J., 1995. Multiple mechanisms of visual-spatial attention: recent evidence from human electrophysiology. *Behav. Brain Res.* 71 (1/2), 113–123.
- Luck, S.J., Ford, M.A., 1998. On the role of selective attention in visual perception. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 95 (3), 825–830.
- Luck, S.J., Girelli, M., McDermott, M.T., Ford, M.A., 1997. Bridging the gap between monkey neurophysiology and human perception: an ambiguity resolution theory of visual selective attention. *Cognit. Psychol.* 33 (1), 64–87.
- Luck, S.J., Hillyard, S.A., 1994a. Electrophysiological correlates of feature analysis during visual search. *Psychophysiology* 31 (3), 291–308.
- Luck, S.J., Hillyard, S.A., 1994b. Spatial filtering during visual search: evidence from human electrophysiology. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 20 (5), 1000–1014.
- Luck, S.J., Hillyard, S.A., 1995. The role of attention in feature detection and conjunction discrimination: an electrophysiological analysis. *Int. J. Neurosci.* 80 (1–4), 281–297.
- Luck, S.J., Woodman, G.F., Vogel, E.K., 2000. Event-related potential studies of attention. *Trends Cogn. Sci.* 4 (11), 432–440.
- Madden, D.J., Whiting, W.L., 2004. Age-related changes in visual attention. In: Costa, P.T., Siegler, I.C. (Eds.), *Recent Advances in Psychology and Aging*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp. 41–88.

Please cite this article in press as: Lorenzo-López, L. et al., Feature processing during visual search in normal aging: Electrophysiological evidence, *Neurobiol Aging* (2007), doi:10.1016/j.neurobiolaging.2007.02.007

- Madden, D.J., Whiting, W.L., Cabeza, R., Huettel, S.A., 2004. Age-related preservation of top-down attentional guidance during visual search. *Psychol. Aging* 19 (2), 304–309.
- Madden, D.J., Whiting, W.L., Huettel, S.A., 2005. Age-related changes in neural activity during visual perception and attention. In: Cabeza, R., Nyberg, L., Park, D.C. (Eds.), *Cognitive Neuroscience of Aging: Linking Cognitive and Cerebral Aging*. Oxford University Press, New York, pp. 157–185.
- McDowd, J.M., Shaw, R.J., 2000. Attention and aging: a functional perspective. In: Craik, F.I.M., Salthouse, T.A. (Eds.), *Handbook of Aging and Cognition*, second ed. Erlbaum, Mahwah, NJ, pp. 221–292.
- Peterson, M.S., Kramer, A.F., 2001. Attentional guidance of the eyes by contextual information and abrupt onsets. *Percept. Psychophys.* 63 (7), 1239–1249.
- Raz, N., 2000. Aging of the brain and its impact on cognitive performance: integration of structural and functional findings. In: Craik, F.I.M., Salthouse, T.A. (Eds.), *Handbook of Aging and Cognition*, second ed. Erlbaum, Mahwah, NJ, pp. 1–90.
- Ruz, M., Lupiáñez, J., 2002. A review of attentional capture: on its automaticity and sensitivity to endogenous control. *Psicológica* 23, 283–309.
- Salthouse, T.A., 1996. The processing-speed theory of adult age differences in cognition. *Psychol. Rev.* 103 (3), 403–428.
- Theeuwes, J., 1991. Cross-dimensional perceptual selectivity. *Percept. Psychophys.* 50 (2), 184–193.
- Theeuwes, J., 1992. Perceptual selectivity for color and form. *Percept. Psychophys.* 51 (6), 599–606.
- Theeuwes, J., 1994. Stimulus-driven capture and attentional set: selective search for color and visual abrupt onsets. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 20 (4), 799–806.
- Theeuwes, J., Burger, R., 1998. Attentional control during visual search: the effect of irrelevant singletons. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 24 (5), 1342–1353.
- Warner, C.B., Juola, J.F., Koshino, H., 1990. Voluntary allocation versus automatic capture of visual attention. *Percept. Psychophys.* 48 (3), 243–251.
- Whiting, W.L., Madden, D.J., Pierce, T.W., Allen, P.A., 2005. Searching from the top down: ageing and attentional guidance during singleton detection. *Q.J. Exp. Psychol.* 58A (1), 72–97.
- Woodman, G.F., Luck, S.J., 1999. Electrophysiological measurement of rapid shifts of attention during visual search. *Nature* 400 (6747), 867–869.
- Woodman, G.F., Luck, S.J., 2003. Serial deployment of attention during visual search. *J. Exp. Psychol. Hum. Percept. Perform.* 29 (1), 121–138.

ANEXO II

ENTREVISTA ESTRUCTURADA

FECHA _____ HORA _____

1. DATOS PERSONALES

Nombre y Apellidos _____ Edad _____
Lugar y fecha de nacimiento _____
Domicilio _____ Teléfono _____
Nivel de estudios alcanzado _____
Trabajo habitual _____
Estado civil _____ N° de hijos _____
Edades de los hijos _____

2. ANTECEDENTES FAMILIARES

Padre:

Estudios y ocupación habitual _____
¿Hubo en la familia de su padre alguna enfermedad (psiquiátrica y/o neurológica) de los nervios? _____

Madre:

Estudios y ocupación habitual _____
¿Hubo en la familia de su madre alguna enfermedad (psiquiátrica y/o neurológica) de los nervios? _____

3. HABITOS COTIDIANOS

(*Sueño*), ¿Qué tal duerme? _____
¿Cuántas horas duerme habitualmente? _____
¿Le cuesta quedarse dormido/a? _____ ¿Toma pastillas para dormir? _____
¿Cómo se llama? _____
(*Tabaco*), ¿Fuma? _____ ¿Cuántos cigarros al día? _____
(*Autocuidado*), ¿Hace usted las cosas de casa? _____

4. ASPECTOS MEDICOS

¿Llevó algún golpe en la cabeza que le hiciese estar en el hospital? _____
¿Ha estado mal de los nervios alguna vez? _____
Ha tenido problemas de "riego" en la cabeza alguna vez? _____