

Revisión invitada

Sincronización y desincronización EEG/MEG relacionada con eventos: principios básicos

G. Pfurtscheller^{a,*}, F.H. Lopes da Silva^b^a*Departamento de Informática Médica, Instituto de Ingeniería Biomédica, Universidad Técnica de Graz, Inffeldgasse 16a/II, A-8010 Graz, Austria*^b*Instituto de Neurobiología, Facultad de Biología, Escuela Superior de Neurociencias, Ámsterdam, Países Bajos*

Aceptado el 26 de mayo de 1999

Resumen

Un evento de ritmo interno o externo no sólo da lugar a la generación de un potencial relacionado con el evento (ERP), sino también a un cambio en el EEG/MEG en curso en forma de desincronización relacionada con el evento (ERD) o sincronización relacionada con el evento (ERS). El ERP, por un lado, y la ERD/ERS, por otro, son respuestas diferentes de las estructuras neuronales del cerebro. Mientras que la primera está sincronizada con la fase, la segunda no está sincronizada con el evento. La diferencia más importante entre ambos fenómenos es que la ERD/ERS es altamente específica de la banda de frecuencias, por lo que el mismo o diferentes lugares del cuero cabelludo pueden mostrar ERD y ERS simultáneamente. La cuantificación de la ERD/ERS en el tiempo y el espacio se demuestra con datos procedentes de una serie de experimentos de movimiento. 1999 Elsevier Science Ireland Ltd. Todos los derechos reservados.

Palabras clave: Desincronización relacionada con eventos (ERD); Sincronización relacionada con eventos (ERS); Función sensoriomotora; Movimiento voluntario; Oscilaciones cerebrales

1. Potenciales/campos relacionados con eventos frente a cambios en el EEG/MEG relacionados con eventos (ERD/ERS)

Varios tipos de eventos, entre los que destacan los estímulos sensoriales, pueden inducir cambios en la actividad de las poblaciones neuronales en función del tiempo, que generalmente se denominan potenciales relacionados con eventos (ERPs). Para detectar estos PRE, se suelen utilizar técnicas de promediación. El supuesto básico es que la actividad evocada, o la señal de interés, tiene un retardo temporal más o menos fijo con respecto al estímulo, mientras que la actividad EEG/MEG en curso se comporta como ruido aditivo. El procedimiento de promediación mejorará la relación señal-ruido. Sin embargo, este modelo sencillo y ampliamente utilizado es sólo una aproximación a la situación real. De hecho, se sabe que los potenciales evocados (PE) pueden considerarse el resultado de una reorganización de las fases de las señales de EEG en curso (Sayers et al., 1974). Además, también se ha demostrado que los estímulos visuales pueden reducir la amplitud de la amplitud del EEG en curso (Vijn et al., 1991), demostrando así que el modelo que asume que un PRE puede ser representado por una señal añadida a un ruido no correlacionado no es válido en general. Además, se sabe desde Berger (1930) que ciertos eventos pueden bloquear o desincronizar la actividad alfa en curso. Este tipo de cambios están ligados al tiempo del evento pero no están ligados a la fase,

y, por lo tanto, no pueden extraerse mediante un método lineal simple, como el promedio, sino que pueden detectarse mediante el análisis de frecuencias. Esto significa que estos fenómenos relacionados con eventos representan cambios específicos de la frecuencia de la actividad del EEG en curso y pueden consistir, en términos generales, en disminuciones o aumentos de potencia en determinadas bandas de frecuencia. Se puede considerar que esto se debe a una disminución o a un aumento de la sincronía de las poblaciones neuronales subyacentes, respectivamente. El primer caso se denomina desincronización relacionada con eventos o ERD (Pfurtscheller, 1977; Pfurtscheller y Aranibar, 1977), y el segundo, sincronización relacionada con eventos (ERS) (Pfurtscheller, 1992). Por supuesto, los fenómenos de ERD y ERS no sólo se encuentran en los registros de EEG, sino también en los de MEG.

A diferencia de los ERPs tradicionales que pueden considerarse como una serie de respuestas postsinápticas transitorias de las principales neuronas piramidales desencadenadas por un estímulo específico, los fenómenos de ERD/ERS pueden verse como generados por cambios en uno o más parámetros que controlan las oscilaciones en las redes neuronales (Fig. 1). Debemos indicar brevemente cuáles son las propiedades generales de dichas oscilaciones. Dos tipos de factores determinan las propiedades de las oscilaciones del EEG (Lopes da Silva, 1991; Singer, 1993):

1. las propiedades intrínsecas de la membrana de las neuronas y la dinámica de los procesos sinápticos;

2. la fuerza y el alcance de las interconexiones entre los elementos de la red, a menudo formadas por la retroalimentación

1388-2457/99/\$ - see front matter © 1999 Elsevier Science Ireland Ltd. Todos los derechos reservados. PII: S 1388 - 2457(99)00141-8

CLINPH 99617

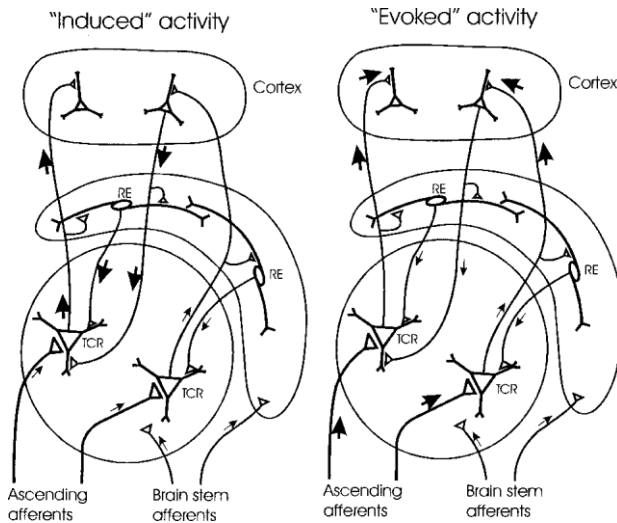


Fig. 1. Esquema de la generación de la actividad inducida (ERD/ERS) y evocada (ERP), donde la primera es altamente específica de la frecuencia. TCR células de relevo talámico; RE núcleo talámico reticular.

bucles. Se pueden distinguir diferentes tipos de bucles de retroalimentación: que implican a tálamo-cortical o cortico-cortical, ya sea a corta o a larga distancia;

3. las influencias moduladoras de los sistemas neurotransmisores generales o locales.

Las redes neuronales pueden mostrar diferentes estados de sincronía, con oscilaciones a diferentes frecuencias. De hecho, encontramos (Lopes da Silva et al., 1970; Lopes da Silva, 1991) que desde las mismas áreas corticales en el perro se podían registrar ritmos alfa o actividades beta/gamma, los primeros cuando el animal estaba tranquilamente despierto con los ojos cerrados y los segundos cuando prestaba atención a una pantalla visual esperando un estímulo que indicara una recompensa alimentaria. La primera actividad rítmica era común en toda la corteza visual y en el núcleo talámico correspondiente, mientras que la segunda era mucho más variable, tanto en el espacio como en la frecuencia. Cuando las poblaciones neuronales muestran un comportamiento resonante, es decir, presentan oscilaciones, éstas tienden a reclutar neuronas en áreas corticales más grandes en el caso de las frecuencias bajas, como en el ejemplo anterior para el ritmo alfa, y a estar más restringidas espacialmente en el caso de las frecuencias más altas, como para los ritmos beta/gama. En este último caso, la corteza parece estar organizada funcionalmente como un mosaico de conjuntos neuronales caracterizados por oscilaciones sincrónicas de frecuencia relativamente alta que pueden mostrar una gran variabilidad en las frecuencias dominantes. En resumen, podemos suponer que los ERPs representan las respuestas de las neuronas corticales debido a cambios en la actividad aferente, mientras que los ERD/ERS reflejan cambios en la actividad de las interacciones locales entre las neuronas principales y las interneuronas que controlan los componentes de frecuencia del EEG en curso.

Para la investigación con ERD/ERS se recomienda:

1. al referirse a la ERD/ERS del EEG/MEG es necesario especificar la banda de frecuencia;

2. el término ERD sólo tiene sentido si la línea de base medida unos segundos antes del evento representa una ritmicidad vista como un pico claro en el espectro de potencia. Del mismo modo, el término ERS sólo tiene sentido si el evento da lugar a la aparición de un componente rítmico y, por lo tanto, a un pico espectral que inicialmente no era detectable (Lopes da Silva y Pfurtscheller, 1999).

2. Especificidad de frecuencia de las oscilaciones cerebrales

En general, la frecuencia de las oscilaciones cerebrales está correlacionada negativamente con su amplitud, lo que significa que la amplitud de las fluctuaciones disminuye al aumentar la frecuencia. Por ejemplo, el ritmo mu rolándico con una frecuencia entre 8 y 13 Hz tiene una amplitud mayor que el ritmo beta central con frecuencias en torno a 20 Hz. El ritmo beta también tiene una amplitud mayor que las oscilaciones en torno a los 40 Hz. Dado que la amplitud de las oscilaciones es proporcional al número de elementos neuronales sincrónicamente activos (Elul, 1972), los conjuntos celulares que oscilan lentamente comprenden más neuronas que las células que oscilan rápidamente (Singer, 1993). Esto es válido no sólo cuando se comparan las oscilaciones alrededor de 10, 20 y 40 Hz, sino también para los componentes dentro de las bandas de frecuencia individuales. Un estudio de simulación realizado por Lopes da Silva et al. (1976) puede ayudar a explicar la relación entre la amplitud y la frecuencia de las oscilaciones cerebrales (Fig. 2). Con un número creciente de neuronas interconectadas y con ello un número creciente de neuronas activadas coherentemente, la amplitud aumenta y la frecuencia disminuye. El componente alfa inferior de la Fig. 2 tiene una magnitud de pico espectral mayor que el componente alfa superior. Para más detalles, véase también Lopes da Silva y Pfurtscheller (1999) y Pfurtscheller y Lopes da Silva (1999).

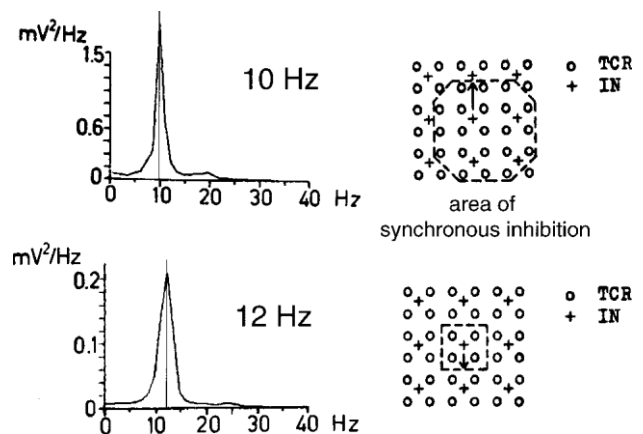


Fig. 2. Resultados de un estudio de simulación que muestra la relación entre la frecuencia y la interconectividad de las neuronas. La zona de inhibición sincrónica está marcada. TCR células de relevo talámicas; IN interneuronas, (modificado de Lopes da Silva et al., 1976).

Tabla 1
Cuantificación de la ERD/ERS en el dominio del tiempo utilizada en diferentes laboratorios. (Modificado de Pfurtscheller et al., 1999)

Método de cuantificación de la ERD	Referencias
Método de la potencia de la banda	Pfurtscheller y Aranibar (1979); Boiten et al. (1992); Dujardin et al. (1993); Klimesch et al. (1994); Toro et al. (1994); Aftanas et al. (1996); Defebvre et al. (1996); Krause et al. (1996); Sterman et al. (1996); Zhuang et al. (1997); Magnani et al. (1998)
Método de la varianza entre ensayos	Kalcher y Pfurtscheller (1995); Klimesch et al. (1998)
Modelos autorregresivos y descomposición espectral	Florian y Pfurtscheller (1995)
Transformación de Hilbert	Burgess y Gruzeliier (1996); Clochon et al. (1996)
Demodulación compleja	Nogawa et al. (1976)
Método de evolución temporal-espectral (TSE)	Salmelin et al. (1995)
Perturbación espectral relacionada con eventos (ERSP)	Makeig (1993); Wei et al. (1998)
Aumento de la potencia relacionada con la tarea (TRPI), potencia relacionada con la tarea disminución (TRPD)	Gerloff et al. (1998)

3. Cuantificación de la ERD/ERS en el tiempo y el espacio

3.1. Evolución temporal de la ERD/ERS

Una de las características básicas de las mediciones de la ERD/ERS es que la potencia del EEG/MEG dentro de las bandas de frecuencia identificadas se muestra en relación (como porcentaje) con la potencia de las mismas derivaciones del EEG/MEG registradas durante el periodo de referencia o línea de base unos segundos antes de que se produzca el evento. Dado que los cambios relacionados con el evento en el EEG/MEG en curso necesitan tiempo para desarrollarse y recuperarse, especialmente cuando se trata de ritmos de banda alfa, el intervalo entre dos eventos consecutivos debe durar al menos algunos segundos. En el caso de los estudios de movimientos voluntarios de las extremidades, un intervalo entre eventos

de al menos 10 s aproximadamente; en el caso de una tarea de tiempo de reacción en el periodo anterior, el intervalo debe

ser aún más largo.

El método clásico para calcular el curso temporal de la ERD

incluye los siguientes pasos:

1. filtrado de paso de banda de todos los ensayos relacionados con eventos;
2. Elevación al cuadrado de las muestras de amplitud para obtener muestras de potencia;
3. Promedio de las muestras de potencia en todos los ensayos;

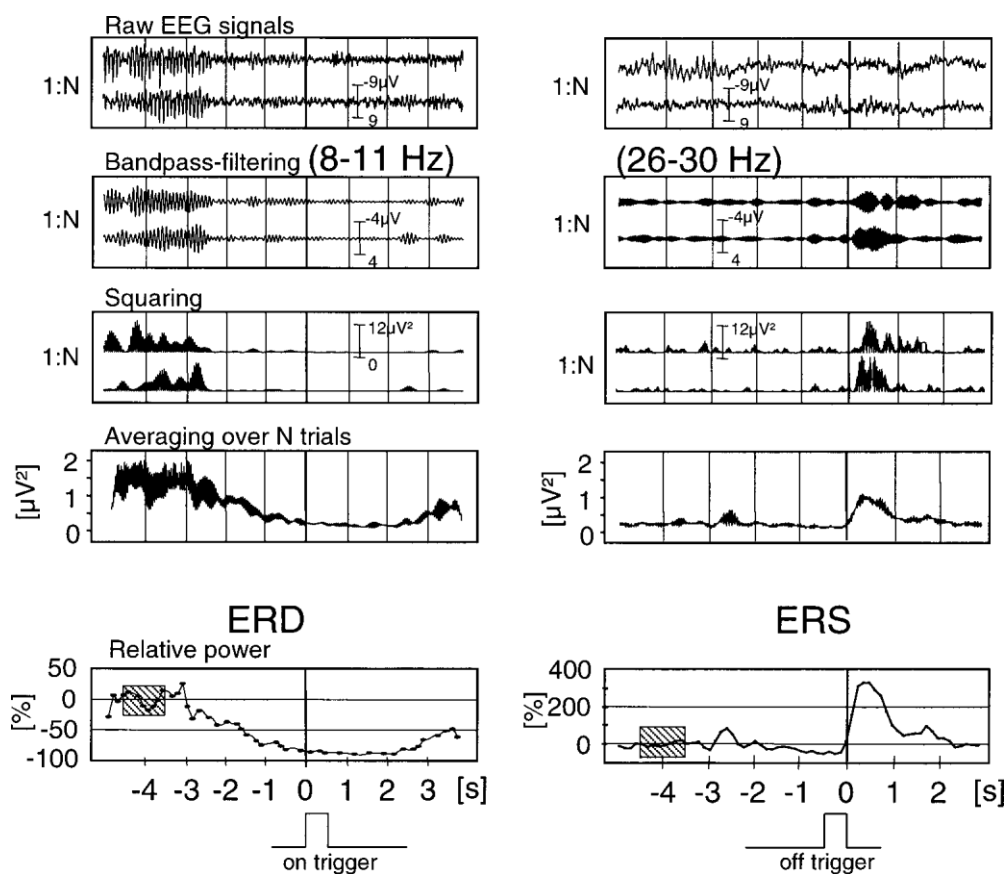


Fig. 3. Principio del procesamiento ERD (panel izquierdo) y ERS (panel derecho). Una disminución de la potencia de la banda indica ERD y un aumento de la potencia de la banda ERS. Obsérvese la diferencia de activación con el procesamiento ERD y ERS (modificado de Pfurtscheller, 1999).

Cuadro 2

Métodos para el mapeo de parámetros EEG/MEG (modificado de van Burik et al., 1999)

Método	Referencia
Laplaciano de superficie	
Derivación de la fuente	Hjorth (1975)
Referencia media local	Thickbroom et al. (1984)
Estimación local en superficie realista	Huiskamp (1991); Le et al. (1994)
Splines esféricos	Perrin et al. (1987)
Splines 3d en superficie esférica y elipsoidal	Law et al. (1993)
Splines 3d en superficie realista	Babiloni et al. (1996)
Imágenes corticales	
Conductor de volumen esférico	Kearfott et al. (1991); Edlinger y otros (1998)
Modelo de cabeza realista, FEM	Gevens et al. (1991)
Imagen de la fuente distribuida	
Primera introducción para el MEG	Ha-ma-la-inen y Ilmoniemi (1984)
Aplicado a la MEG espontánea	Wang et al. (1993)
Aplicado para el análisis ERD/ERS	van Burik et al. (1998); van Burik y Pfurtscheller (1999)

4. promediando las muestras de tiempo para suavizar los datos y reducir la variabilidad.

Este procedimiento da como resultado un curso temporal de los valores de potencia de la banda, incluyendo también los cambios de potencia en fase y sin fase. Para la discriminación de ambos tipos de cambios de potencia, el procedimiento descrito anteriormente debe complementarse con otro en el que se omita el paso de elevar al cuadrado las amplitudes filtradas, como se indica a continuación:

1. filtrado de paso de banda;
2. cálculo de la varianza punto a punto entre ensayos;
3. con una media de tiempo.

La diferencia entre ambos procedimientos de cálculo de la ERD/ERS es descrita por Kalcher y Pfurtscheller (1995). Se descubrió que en el caso de los componentes de frecuencia más bajos (bandas alfa y theta inferiores), un aumento de potencia con bloqueo de fase debido a la ERP puede enmascarar la disminución de potencia sin bloqueo de fase (ERD) cuando se utiliza el método "clásico" de potencia de banda. Los diferentes métodos utilizados hoy en día para la cuantificación de la ERD/ERS se resumen en la Tabla 1.

Para obtener los valores porcentuales de la ERD/ERS, la potencia dentro de la banda de frecuencias de interés en el periodo posterior al evento viene dada por A , mientras que la de la línea base o periodo de referencia anterior viene dada por R . La ERD o la ERS se definen como el porcentaje de disminución o aumento de potencia, respectivamente, según la expresión $ERD\% = (A - R)/R \times 100$.¹ Para la visualización del curso temporal de

ERD/ERS, se recomienda una escala que muestre los cambios de potencia con 0% en el periodo de referencia o la potencia relativa con 100% en el periodo de referencia. El procedimiento total de cálculo de la ERD/ERS se muestra en la Fig. 3 con un ejemplo de ERD dominante en la banda alfa en el lado izquierdo y un ejemplo con ERS dominante en la banda beta en el lado derecho. Se pueden encontrar más detalles en otro lugar (Pfurtscheller et al., 1999).

3.2. Cartografía espacial de la ERD/ERS

Las señales de EEG multicanal se registran normalmente contra un electrodo de referencia común. Por lo tanto, los datos dependen de la referencia. Para convertir los datos brutos dependientes de la referencia en datos libres de referencia, existen diferentes métodos que han sido discutidos en detalle por Lopes da Silva et al. (1993); Pfurtscheller (1992); Pfurtscheller et al. (1994b): (i) Referencia media común (ii) Referencia laplaciana (iii) Referencia media local. Los mapas sin referencia (por ejemplo, el laplaciano de superficie) suelen mostrar un patrón más focal en comparación con los mapas referenciales y son especialmente recomendables cuando se analizan datos correspondientes a una tarea de movimiento.

Para el mapeo espacial de la ERD/ERS se dispone de diferentes métodos como, por ejemplo, el cálculo del laplaciano de superficie, la imagen cortical y la imagen de fuente distribuida. Las referencias a los diferentes métodos de desenfoque, ya sea utilizando un modelo de cabeza realista o un modelo esférico, se resumen

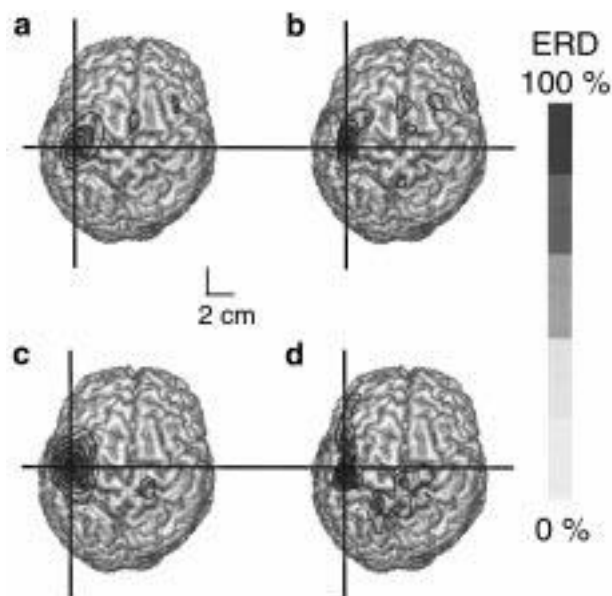


Fig. 4. Distribuciones de ERD calculadas antes de un movimiento de la mano derecha. Los mapas se ven desde arriba. (a) Laplaciano de superficie Spline calculado sobre un modelo de cabeza realista. (b) Laplaciano de superficie Spline calculado sobre un modelo de cabeza esférico y mostrado sobre un modelo de cabeza realista. Obsérvese el foco de ERD sobre el área de representación cortical del hemisferio izquierdo. (c) Resultados de la estimación lineal basados en un modelo de cabeza realista. (d) Resultados de la estimación lineal basados en un modelo de cabeza esférica y visualizados sobre el modelo de cabeza realista. El valor máximo de la ERD en (d) se encuentra 0,5 cm después en comparación con (c). La ERD está escalada a su valor máximo para cada método, (modificado de van Burik et al., 1999).

¹ En publicaciones anteriores se utilizaba la siguiente definición $ERD\% = (R - A)/R \times 100$. Con esta definición se obtienen números negativos para el ERS%. Dado que la ERD se define como la disminución de la potencia y la ERS como el aumento de la potencia, es más preciso utilizar la siguiente expresión $ERD\% = (A - R)/R \times 100$.

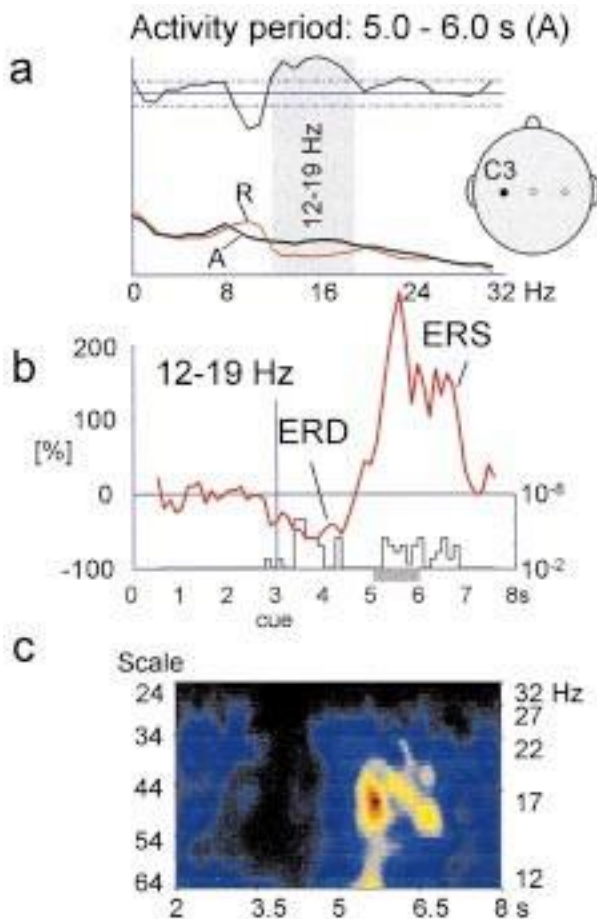


Fig. 5. (a) Espectros logarítmicos de potencia de 1-s superpuestos, calculados en el periodo de referencia (*R*) y en el periodo de actividad (*A*) durante el movimiento del dedo provocado por la señal, así como la diferencia entre los dos espectros con intervalos de confianza del 95% indicados por las líneas de puntos. Se ha marcado la gama de frecuencias que muestra un aumento significativo de la potencia. (b) Evolución temporal de la potencia de la banda indicada en (a) desencadenada según el inicio de la señal (línea vertical) y nivel de significación (prueba de signos *P* de 10^{-2} a 10^{-8}) para los cambios de potencia (función escalonada). Una disminución de la potencia indica ERD y un aumento de la potencia ERS. La línea horizontal marca la potencia de la banda en el periodo de referencia. (c) Escalograma que muestra los coeficientes de wavelet promediados al cuadrado y sobre todos los ensayos para el intervalo de tiempo de 2 a 8 s (eje *x*). La escala (eje izquierdo) que va de 24 a 64 corresponde a un rango de frecuencia (eje derecho) de 12 a 32 Hz. Escala de color de "negro" (mínimo) a "rojo" (máximo): El máximo está marcado con una cruz.

en la Tabla 2. Para una descripción detallada, véase van Burik y Pfurtscheller (1999); van Burik et al. (1999).

Un ejemplo de mapas ERD calculados con superficie

En la Fig. 4 se muestra la estimación laplaciana y lineal antes del movimiento de la derecha. Para el cálculo, se ha utilizado una (a,c) y un modelo de cabeza esférica (b,d). Como puede verse, sólo hay diferencias marginales en el

ubicación del foco de la ERD con estos diferentes métodos.

sis es cómo determinar los límites superior e inferior del filtro paso banda. Se pueden utilizar los siguientes métodos:

1. detección de la banda de frecuencias más reactiva basada en la comparación de dos espectros de potencia a corto plazo;
2. transformada wavelet continua (CWT);
3. definición de las bandas de frecuencia en relación con la frecuencia del pico espectral.

4.1. Comparación de los espectros de potencia de corta duración

El primer método se basa en la comparación de dos espectros de potencia de 1 s calculados a lo largo de una serie de ensayos de EEG relacionados con eventos. Un espectro se calcula para el periodo de referencia (*R*) elegido unos segundos antes de que se produzca un evento, y el otro se calcula para el periodo de actividad (*A*). En una tarea de movimiento, este periodo activo puede elegirse como un periodo durante la fase de planificación antes del inicio del movimiento, durante la ejecución del movimiento o durante la fase de recuperación después del inicio del movimiento. La curva de diferencia entre los 2 espectros de potencia logarítmica de los periodos *A* y *R*, junto con el intervalo de confianza del 95%, puede utilizarse para determinar los componentes de frecuencia significativos, que muestran un aumento de potencia (ERS) o una disminución de potencia (ERD) en el periodo activo en comparación con el periodo de referencia.

Un ejemplo de un movimiento del dedo derecho a ritmo de taco

se muestra en la Fig. 5. Los dos espectros de potencia de 1 s mostrados se calculan en el periodo de referencia (línea fina) y en el periodo de actividad de 5,0-6,0 s (línea gruesa, Fig. 5a). La curva de diferencia de los dos espectros logarítmicos muestra un intervalo con un aumento significativo de la potencia. Una barra gris ilumina la banda de frecuencia correspondiente. El curso temporal de la ERD calculado para la banda de frecuencia específica del sujeto se muestra en la Fig. 5b. La función de paso, superpuesta bajo la curva de ERD, indica la importancia de los cambios de potencia de la banda en intervalos de 125 ms (prueba de signos, detalles en Pfurtscheller, 1992). La ERS más significativa se encontró en la banda de 12-19 Hz. Este ejemplo demuestra bastante bien la importancia de seleccionar bandas de frecuencia específicas para cada sujeto.

4.2. Transformación continua de ondas (CWT)

La CWT compara una señal con versiones dilatadas y desplazadas de una ondícula básica *lj* según la siguiente integral (Chui, 1994):

$$Wljf(b, a) = \int_{-\infty}^{\infty} f(t)lj^*(t)dt$$

La cantidad de dilatación de la ondícula *lj* está representada por la escala *a* y el desplazamiento de la ondícula por el parámetro *b*:

$$lj_{b,a}(t) = |a|^{-1/2} lj \frac{t-b}{a}$$

4. Determinación de las bandas de frecuencia específicas del sujeto

Una de las cuestiones más importantes en el análisis de la ERD/ERS-

Las características únicas de la CWT se revelan por la resolución temporal y de frecuencia de la transformada a una escala específica a . Cuando w_0 es la frecuencia central de la

embargo, hay que tener en cuenta que

espectro de la wavelet básica, entonces la frecuencia central de la wavelet dilatada a escala a será w_o/a . Aplicando la CWT a escala a , se obtiene información espectral local de las señales a la frecuencia w_o/a con una resolución temporal de $2\sqrt{a}$ por lo que

\sqrt{a} es el radio de la ondícula (duración media cuadrática) y \sqrt{a} el ancho de banda RMS. Esto es lo que hace que la CWT sea tan adecuada para el análisis del EEG: las frecuencias altas (escala baja) se analizan con una resolución temporal alta y una resolución de frecuencia baja, mientras que las frecuencias bajas (escala alta) se analizan con una baja resolución temporal y una alta resolución de frecuencia (Pasterkamp, Informe técnico, Universidad de Twente, febrero de 1999).

También se aplicó la transformación Wavelet a los mismos datos utilizados en la Fig. 5a. El escalograma para la escala $a = 24$ a $a = 64$ y la ventana de tiempo 2-8 s se muestra en la Fig. 5c. El pico encontrado a 16,5 Hz marca el máximo del rebote beta (beta ERS) en el segundo 5,7. El pico de frecuencia del ERS beta a 16,5 Hz es mucho más preciso que cuando se encuentra con el método espectral, como se muestra en la Fig. 5a.

4.3. Determinación de las bandas de frecuencia dependientes de la frecuencia de pico

Debido a las grandes diferencias interindividuales de la frecuencia alfa, grandes porciones de la potencia de la banda alfa pueden quedar fuera de una ventana de frecuencia fija, lo que puede dar lugar a interpretaciones erróneas. Para evitar estos y otros problemas relacionados que surgen con las ventanas de frecuencia fijas, el grupo de Klimesch (Klimesch et al., 1998; Doppelmayr et al., 1998) sugiere el uso de una frecuencia media del centro de gravedad (centroide) del pico alfa $f(i)$ como punto de anclaje para ajustar las bandas de frecuencia individualmente. Se pueden definir cuatro bandas de frecuencia con una anchura de 2 Hz en relación con $f(i)$ que cubren el rango de frecuencias theta y alfa tradicional de unos 4-12 Hz (dependiendo de la $f(i)$ real de cada sujeto). El grupo de Klimesch denomina las bandas de frecuencia obtenidas por este método como: theta ($f(i) - 6$ a $f(i) - 4$); alfa inferior 1 ($f(i) - 4$ a $f(i) - 2$); alfa inferior 2 ($f(i) - 2$ a $f(i)$) y alfa superior ($f(i)$ a $f(i) + 2$). La ERD se calcula dentro de estas bandas de frecuencia determinadas individualmente. A diferencia del grupo de Klimesch, recomendamos que las bandas de frecuencia se indiquen siempre explícitamente en Hz y no utilizando el término "alfa", especialmente en aquellos casos en los que las bandas de interés se encuentran fuera de los límites de las bandas de frecuencia clásicas y bien definidas, o se solapan con ellas.

5. ERD en tareas de memoria y movimiento

Los ritmos de la banda alfa demuestran una desincronización relativamente amplia (ERD) en tareas de percepción, juicio y memoria (Van Winsum y otros, 1984; Sergeant y otros, 1987; Pfurtscheller y Klimesch, 1992; Klimesch y otros, 1992, 1993, 1994; Aftanas y otros, 1996; Serman y otros, 1996). Un aumento de la complejidad de la tarea o de la atención se traduce en una mayor magnitud de la ERD (Boiten et al., 1992; Dujardin et al., 1993). Sin

que la ERD se mide en porcentaje de potencia respecto al intervalo de referencia y, por tanto, depende de la cantidad de actividad rítmica en este intervalo.

Es importante señalar que la desincronización de la banda alfa no es un fenómeno unitario. Si se distinguen diferentes bandas de frecuencia dentro del rango de la banda alfa extendida, se pueden observar al menos dos patrones distintos de desincronización alfa. La desincronización alfa más baja (en el rango de unos 7-10 Hz) se obtiene en respuesta a casi cualquier tipo de tarea. Está extendida topográficamente por amplias zonas del cuero cabelludo y probablemente refleja las demandas generales de la tarea y los procesos atencionales. La desincronización alfa superior (μ) (en el rango de unos 10-12 Hz) está muy a menudo restringida topográficamente y se desarrolla durante el procesamiento de la información sensorial-semántica por encima de las áreas parieto-occipitales (Klimesch et al., 1993, 1994, 1996a, 1997). El grado de desincronización está estrechamente relacionado con los procesos de memoria semántica. Por ejemplo, durante la codificación semántica de palabras, los buenos ejecutores de la memoria mostraron una ERD significativamente mayor en la banda alfa inferior en comparación con los malos ejecutores (Klimesch et al., 1996a; Sterman et al., 1996). Una explicación de este hallazgo puede ser que se requiere un mayor nivel de atención y alerta durante la codificación. En contraste con las actividades de la banda alfa, la actividad de la banda theta puede ser responsable de la codificación de nueva información (Klimesch et al., 1996b; Klimesch, 1999).

En una tarea de memoria auditiva, no se encontró una desincronización localizada de la banda alfa en el EEG en curso (Krause et al., 1996; Karrasch et al., 1998). Esta ausencia de desincronización de la banda alfa en el EEG durante la presentación del conjunto de memoria puede explicarse por la localización anatómica de la corteza auditiva en el plano supratemporal. La desincronización del EEG debida únicamente al procesamiento auditivo directo es, por tanto, difícil de detectar en el EEG registrado en el cuero cabelludo. Por el contrario, en las grabaciones de MEG se informó de una desincronización localizada en la corteza auditiva tras los estímulos auditivos (Tiihonen et al., 1991).

El movimiento voluntario da lugar a una desincronización circunscrita en las bandas alfa superior y beta inferior, localizadas cerca de las áreas sensoriomotoras (Pfurtscheller y Aranibar, 1979; Pfurtscheller y Berghold, 1989; Derambure et al., 1993; Toro et al., 1994; Stancák y Pfurtscheller, 1996b; Leocani et al., 1997). Esta desincronización comienza unos 2 s antes del inicio del movimiento en la región contralateral de Rolandia y se vuelve bilateralmente simétrica inmediatamente antes de la ejecución del movimiento. Es interesante que el curso temporal de la desincronización del μ contralateral es casi idéntico con el movimiento rápido y lento de los dedos, aunque ambos movimientos, el rápido y el lento, son bastante diferentes. El movimiento rápido está preprogramado y no requiere retroalimentación de la periferia, mientras que el movimiento lento depende de la entrada reafirmante de los receptores cinestésicos evocados por el propio movimiento (Stancák y Pfurtscheller, 1996a). El análisis de la ERD alfa y beta mediante grabaciones

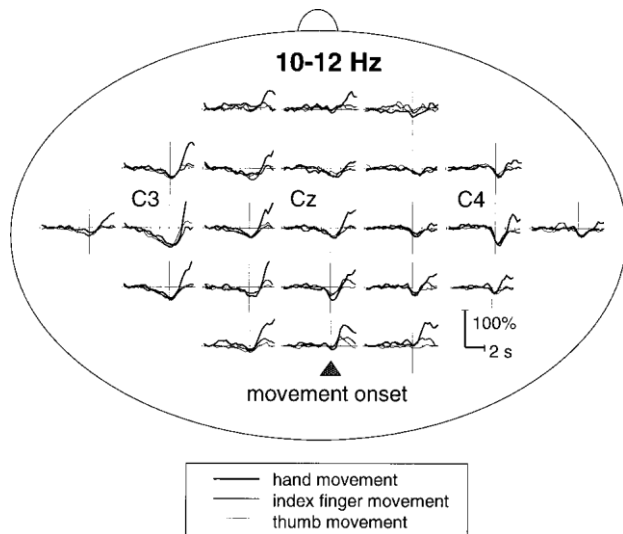


Fig. 6. Representación topográfica de las curvas promedio de ERD de tres experimentos de movimiento. Los datos se disparan con el inicio del movimiento (línea vertical). El intervalo de referencia (línea base) está marcado por una línea horizontal. (Modificado de Pfurtscheller et al., 1999).

La ERD beta era a menudo más discreta y somatotópicamente específica que la ERD alfa (Crone et al., 1998a).

La ERD del mu dominante contralateral no sólo es independiente de la duración del movimiento, sino que también es similar con el dedo índice, el pulgar y el movimiento de la mano. En la Fig. 6 se ofrece un ejemplo de un estudio de datos de grupo (Pfurtscheller et al., 1998a). Una interpretación de estos hallazgos es que la desincronización contralateral del mu antes del movimiento refleja una preactivación relativamente inespecífica, un cebado o un preajuste de las neuronas en las áreas motoras que no sólo es bastante independiente de la velocidad (por ejemplo, rápida frente a lenta), sino también del tipo de movimiento próximo (por ejemplo, muñeca frente a dedo).

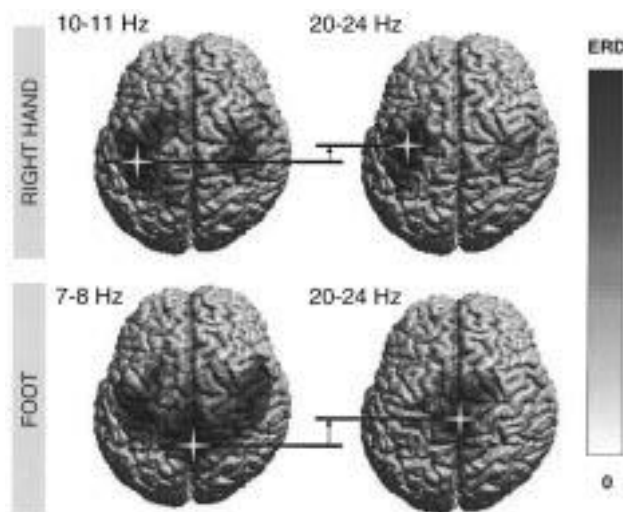


Fig. 7. Mapas de ERD en un modelo de cabeza realista de un sujeto durante el movimiento voluntario de la mano derecha (panel superior) y del pie (panel inferior). Los datos se muestran para las bandas de frecuencia específicas del sujeto que muestran la mayor disminución de potencia. Los mapas representan un intervalo de tiempo de 125 ms. La cruz blanca marca la ERD máxima.

Mientras que una ERD mu circunscrita del área de la mano puede encontrarse en casi todos los sujetos (Pfurtscheller y Aranibar, 1979; Pfurtscheller y Berghold, 1989), una ERD mu del área del pie localizada cerca del área primaria del pie entre ambas hemisferas es menos frecuente (Pfurtscheller et al., 1997a). En la Fig. 7 se presenta un ejemplo de desincronización del área del pie relativamente extendida en la banda de 7-8 Hz y una ERD circunscrita a la banda de 20-24 Hz. Para comparar, también se muestra una desincronización mu del área de la mano en la banda de 10-11 Hz, con una desincronización beta en la banda de 20-24 Hz. Es interesante que la localización de la ERD beta sea ligeramente más anterior en comparación con la mayor ERD mu con el movimiento de la mano y del pie y que la ERD de 7-8 Hz con el movimiento del pie se encuentre no sólo sobre el pie sino también sobre el área de representación de la mano. Esto puede interpretarse de la siguiente manera: el ritmo mu se genera principalmente en el área somatosensorial post-rolándica y el ritmo beta central (al menos algunos componentes del mismo) en el área motora pre-rolándica. Una investigación de los ritmos mu y beta del área de la mano sobre la base de ensayos individuales también reveló un foco ligeramente más anterior del ritmo beta (Pfurtscheller et al., 1994). Las mediciones MEG realizadas por Salmelin et al. (1995) revelaron un resultado similar. Interpretaron el ritmo mu de 10 Hz como localizado en el área somatosensorial primaria y el ritmo beta de 20 Hz como localizado en el área motora.

En un estudio electrofisiológico con electrodos subdurales, Arroyo et al. (1993) informaron sobre ritmos mu no sólo bloqueados selectivamente con los movimientos de brazos y piernas, sino también con el movimiento de la cara. Por lo tanto, se puede hipotetizar que, además de una gran variedad de ritmos alfa occipitales (Grey Walter en Mulholland et al. (1969)), también existe una variedad de ritmos mu rolándicos.

6. Aparición simultánea de ERD y ERS en las bandas alfa y beta inferior

Una entrada visual no sólo provoca una desincronización de los ritmos alfa occipitales, sino también un aumento o sincronización de los ritmos mu centrales. Brechet y Lecas (1965) informaron de un aumento del ritmo mu durante la estimulación del parpadeo, Koshino y Niedermeyer (1975) de un aumento (sincronizado) de los ritmos Rolandic durante la visión de patrones y Pfurtscheller (1992) de un aumento de la potencia alfa central en una tarea de lectura. Lo contrario, un aumento de los ritmos alfa occipitales y la desincronización de los ritmos mu centrales, se encuentra, por ejemplo, durante el movimiento voluntario de la mano a su propio ritmo (Pfurtscheller, 1992).

Un ejemplo de un estudio de grupo en nueve sujetos normales

La realización del movimiento de la mano al ritmo de uno mismo demuestra una ERD localizada contralateral del ritmo mu y una ERS localizada occipital del ritmo alfa (Fig. 8a).

Es interesante observar que, tras la finalización del movimiento, la región central muestra una ERS localizada (para más detalles, véase la sección 7). Este comportamiento antagónico puede ocurrir no sólo entre dos modalidades diferentes sino también dentro de la misma modalidad.

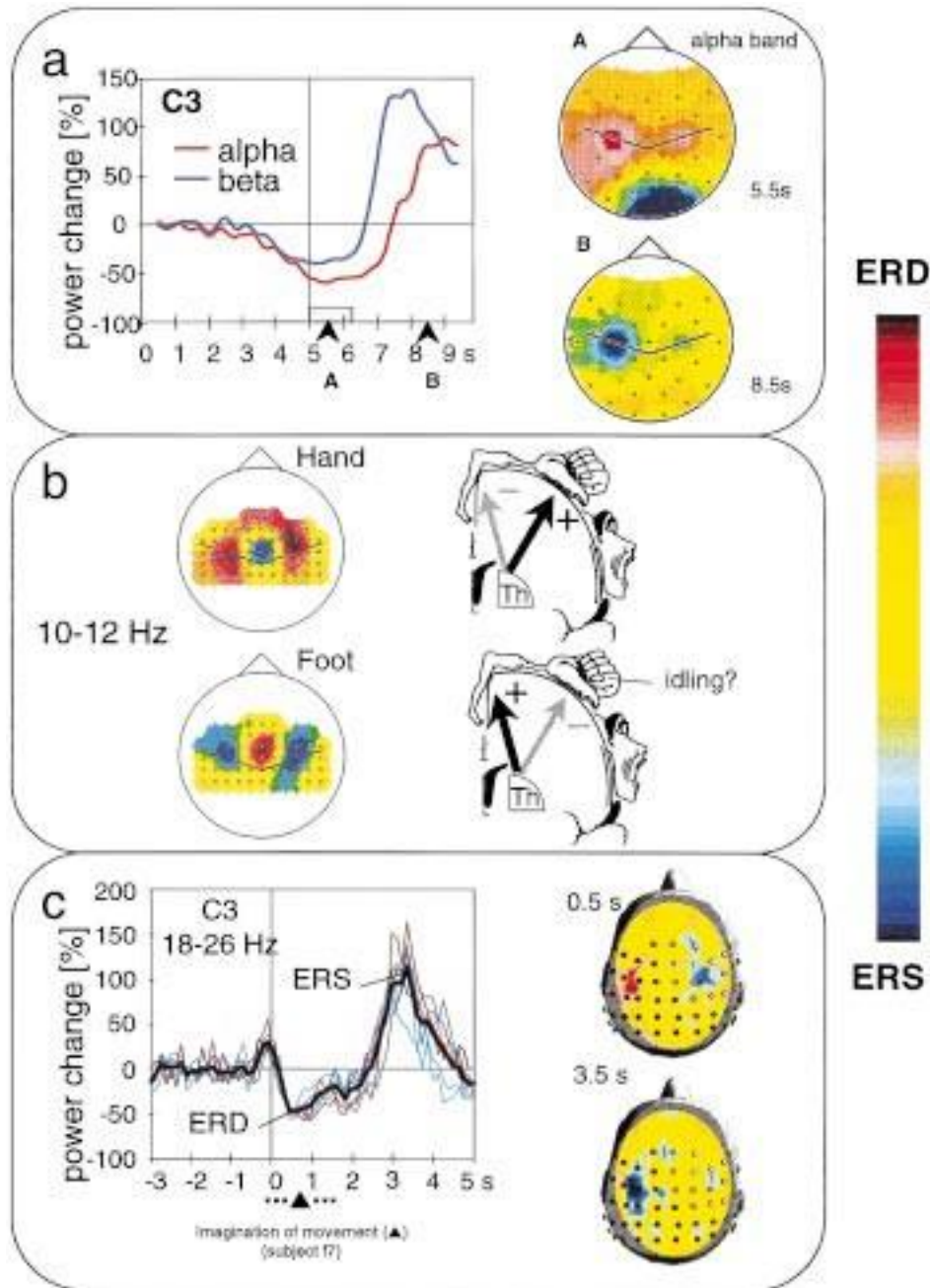


Fig. 8. (a) Curvas de ERD promedio ($n = 9$) calculadas en las bandas alfa y beta en una tarea de movimiento de la mano derecha (lado izquierdo). Mapas de promedios generales calculados para un intervalo de 125 ms durante el movimiento (A) y después del desplazamiento del movimiento en el período de recuperación (B) (lado derecho). (b) Mapas que muestran la ERD y la ERS para un intervalo de 125 ms durante el movimiento voluntario de la mano (izquierda, panel superior) y el movimiento del pie (izquierda, panel inferior). A la derecha se muestra el homúnculo motor con un posible mecanismo de activación/desactivación cortical activado por estructuras talámicas. (c) Curvas superpuestas de ERD con rebote beta de ocho sesiones con imágenes motoras derechas en un sujeto. Banda de frecuencia analizada 18-26 Hz, EEG registrado desde la posición del electrodo C3. Además de las curvas individuales, también se representa la curva media de ERD (lado izquierdo). Mapas de ERD de una sesión que muestran simultáneamente la ERD contralateral y la ERS ipsilateral durante y la ERS contralateral después de las imágenes motoras (lado derecho). Las posiciones de los electrodos del cuero cabelludo están marcadas, (modificado de Pfurtscheller et al., 1997c). El "rojo" indica la disminución de la potencia o ERD y el "azul" el aumento de la potencia o ERS.

Por ejemplo, el movimiento voluntario de la mano puede dar lugar a una ERD del área de la mano y simultáneamente a una ERS del área del pie, y el movimiento voluntario del pie puede dar lugar a un patrón opuesto, como se muestra en la Fig. 8b (Pfurtscheller y Neuper, 1994; Pfurtscheller et al., 1997a). Común para el área de la mano mejorada ritmo mu durante el procesamiento de la información visual

y durante el movimiento del pie es que en ambos casos el área de la mano no está directamente implicada en la tarea y, por tanto, la red del área de la mano puede estar en un estado desactivado.

Una posible explicación del comportamiento antagónico de la ERD y la ERS en la banda alfa y beta inferior se representa en la Fig. 8b, lado derecho. Las estructuras talámicas (interacción entre

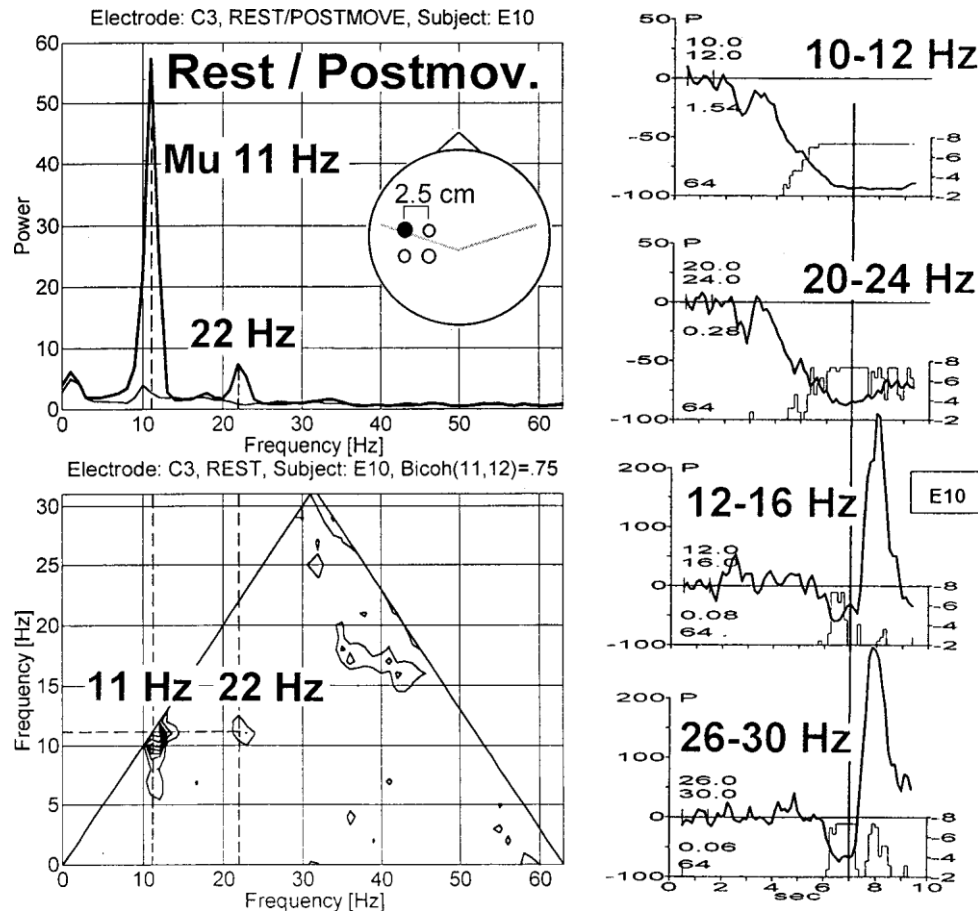


Fig. 9. Ejemplos de espectros de potencia de 1-s calculados a partir de datos de EEG (electrodo C3) registrados durante el reposo (línea gruesa) y durante el movimiento (línea fina; panel superior izquierdo). El espectro de referencia muestra dos picos a 11 y 22 Hz que se atenúan con el movimiento. La bicoherencia muestra un acoplamiento de fase cuadrático entre 11 y 22 Hz con una coherencia máxima de 0,79 (panel inferior izquierdo). Evolución temporal de los cambios de potencia de banda calculados en las bandas de frecuencia indicadas (lado derecho). El desplazamiento del movimiento brusco está marcado con una línea vertical en el segundo 7. Además de los cambios de potencia (línea gruesa), se indican los niveles de significación de los cambios de potencia (línea fina). La escala de la derecha indica los niveles de significación de 10^{-2} a 10^{-8} (prueba de signos); la escala de la izquierda indica el porcentaje de cambios de potencia (modificado de Pfurtscheller et al., 1997b).

Los núcleos talámicos de relevo y las células del núcleo reticular talámico) activan dichas áreas corticales implicadas en un determinado momento para el procesamiento de la información relevante y desactivan al mismo tiempo otras áreas corticales que no se utilizan para realizar la tarea. Un estudio de simulación que apoya este modelo de "ERD focal/ERS circundante" es reportado por Suffczynski et al. (1999).

Otro ejemplo de la aparición simultánea de ERD y ERS en la banda beta se presenta en la Fig. 8c. La imagen del movimiento de la mano derecha puede ir acompañada de una ERD beta contralateral y una ERS beta ipsilateral. Ambos patrones están circunscritos y localizados cerca de las áreas de la mano (Pfurtscheller y Neuper, 1997).

7. Beta posterior al movimiento ERS

Una señal cerebral oscilante interesante, con una relación señal-ruido relativamente buena en el EEG del cuero cabelludo humano, es la

ERS beta post-movimiento. Estas oscilaciones beta inducidas se encuentran en el primer segundo después de la terminación de un movimiento voluntario, cuando el ritmo mu Rolandic todavía muestra un patrón desincronizado de baja amplitud. Esta actividad de baja amplitud, con un enfoque alrededor del área de representación sensoriomotora correspondiente, da lugar a oscilaciones beta incrustadas con una buena relación señal/ruido. Ejemplos de oscilaciones beta post-movimiento de diferentes sujetos con frecuencias alrededor de 14, 19 y 23 Hz se muestran en otro lugar (Pfurtscheller et al., 1997b; Fig. 3 y Fig. 5).

Hay que tener especial cuidado con la identificación de las bandas beta reactivas. La razón de ello es que el ritmo mu rolandico, que muy a menudo tiene forma de arco (Gastaut, 1952), presenta en la mayoría de los casos 2 picos en el espectro de potencia

- uno en los rangos de frecuencia alfa y otro en los beta (Fig. 9, lado izquierdo). En estos casos no es sencillo concluir que existen dos ritmos independientes. Si los dos picos espectrales están o no relacionados armónicamente puede comprobarse calculando la bicoherencia (Kim y Powers, 1979). Un

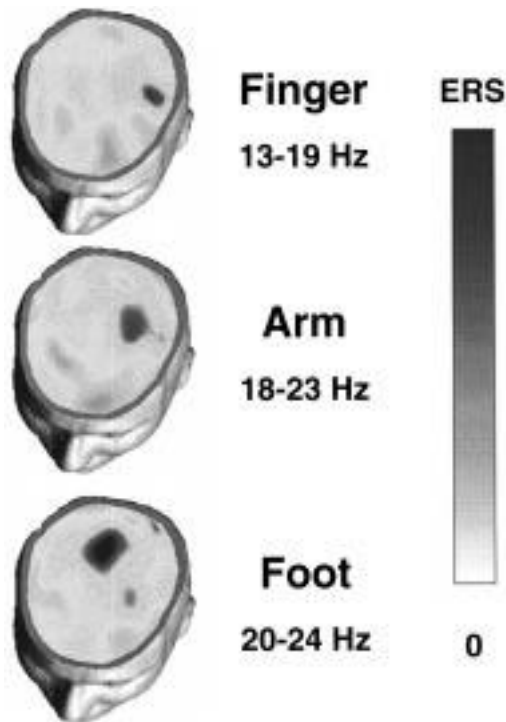


Fig. 10. Localización específica del movimiento de la ERS beta en un sujeto que muestra una organización somatotópica de las oscilaciones beta tras el movimiento de los dedos, los brazos y los pies. Obsérvense las diferentes bandas de frecuencia específicas del sujeto, más bajas con el movimiento del dedo y más altas con el movimiento del brazo y del pie, respectivamente. El color negro indica la ubicación de la ERS máxima.

En la Fig. se muestra un ejemplo de este espectro de potencia con picos a 11 y 22 Hz y los correspondientes gráficos de bicoherencia.

9. La interpretación del gráfico de bicoherencia es que el 79% ($BICOH = 0,79$) de la potencia a 22 Hz puede explicarse por el acoplamiento no lineal con la onda de 11 Hz. En la Fig. 9, lado derecho, se muestran los cursos temporales de potencia para las bandas de frecuencia 10-12, 20-24, 12-16 y 26-30 Hz. El acoplamiento no lineal de las oscilaciones de 11 y 22 Hz está documentado por las curvas ERD similares en las bandas de frecuencia de 10-12 y 20-24 Hz. Un comportamiento diferente, en cambio, se encuentra en las bandas beta de 12-16 y 26-30 Hz. Estas dos bandas de frecuencia también muestran componentes de frecuencia armónica y están acopladas de forma no lineal (Pfurtscheller et al., 1997b).

La ERS beta post-movimiento (Pfurtscheller et al., 1996) presenta las siguientes características:

1. el ERS beta tiene una organización somatotópica (Salmelin et al., 1995; Neuper y Pfurtscheller, 1996);
2. el ERS beta es significativamente mayor con el movimiento de la mano en comparación con el de los dedos (Pfurtscheller et al., 1998a);
3. el ERS beta se encuentra no sólo después de un movimiento realmente ejecutado sino también después de un movimiento imaginado (Neuper y Pfurtscheller, 1999);
4. el máximo de la ERS beta coincide con una menor excitabilidad de las neuronas de la corteza motora (Chen et al., 1998).

La ERS beta posterior al movimiento es un fenómeno relativamente robusto y se encuentra en casi todos los sujetos después del movimiento de los dedos, manos, brazos y pies (Pfurtscheller et al., 1998a; Pfurtscheller et al., 1999). Es dominante sobre el área sensoriomotora primaria contralateral y tiene un máximo alrededor de 1000 ms después del inicio del movimiento. Las ráfagas beta pueden incluir componentes de frecuencia en una sola banda o en múltiples bandas de frecuencia, por lo que cada persona tiene sus propios componentes de frecuencia beta específicos para cada sujeto. Para el movimiento de los dedos, el mayor ERS beta se encontró en la banda de 16-21 Hz, (Pfurtscheller et al., 1997b) y para el movimiento de los pies en la banda ligeramente superior de 19-26 Hz (Neuper y Pfurtscheller, 1996).

Un ejemplo para la organización somatotópica de la poste movimiento beta ERS con el movimiento de los dedos, los brazos y los pies se da en la Fig. 10. Esto se corresponde con los hallazgos de Salmelin et al. (1995) sobre el rebote de los ritmos de 20 Hz en MEG tras el movimiento de los dedos, los pies y la boca. Informaron sobre una organización mototópica de las ráfagas beta y destacaron sus fuentes en la pared anterior del surco central.

Stancák y Pfurtscheller (1997) informaron sobre los cursos de tiempo de la potencia de la banda que muestran la ERS beta posterior al movimiento después de los experimentos de movimiento rápido y lento de los dedos. Aunque ambos tipos de movimiento son bastante diferentes -el primero es preprogramado y el segundo controlado por retroalimentación-

- los patrones de la ERS beta post-movimiento difieren sólo ligeramente, con un mayor rebote en el intervalo de tiempo 0,25-

0,75 s en relación con el inicio del movimiento después de un movimiento rápido que después de un movimiento lento. Esto puede interpretarse como que el aumento de las oscilaciones beta tras la finalización del movimiento depende menos de las aferencias cutáneas y propioceptivas y más de la activación precedente del área motora. Un cambio de las neuronas de la corteza motora de un estado activado a un estado desactivado puede condicionar la aparición de oscilaciones beta (Pfurtscheller et al., 1996). El apoyo a esta hipótesis proviene de los experimentos de imaginación sin actividad EMG (Pfurtscheller et al., 1997c), donde en algunos sujetos también se pudo observar una ERS beta posterior a la imaginación. Este tipo de ERS beta también es muy estable y se encontró en diferentes sesiones con el mismo sujeto (Fig. 8c, lado izquierdo). Además de las curvas de potencia de banda superpuestas para ocho sesiones, la localización topográfica de una sesión se muestra en la Fig. 8c a la derecha. Como puede verse, la ERS beta después de la imaginación muestra una localización similar sobre el área de representación de la mano contralateral en comparación con la ERS beta posterior al movimiento. Un mapeo somatotópico similar de la corteza motora primaria en humanos se encontró en estudios de activación con mediciones del flujo sanguíneo cerebral (Grafton et al., 1991).

Para controlar el movimiento de los dedos interviene un gran número de husos musculares, mientras que para el movimiento de la muñeca se requiere fuerza muscular y, por tanto, hay que activar más masa de fibras musculares. El movimiento de los dedos va acompañado de aferencias cutáneas y propioceptivas, mientras que el movimiento de la

de las articulaciones. Para la activación de una masa muscular mayor, se requiere una población relativamente mayor de neuronas corticales. El hallazgo de oscilaciones beta de mayor amplitud con el movimiento de la muñeca en comparación con el de los dedos puede interpretarse como el cambio de una población más grande de neuronas de la corteza motora de una descarga neural aumentada (activación) durante el acto motor a un estado de disfacilitación o desactivación cortical después de la desactivación del movimiento.

Teniendo en cuenta que, por ejemplo, cada área cortical de los dedos tiene su propia red específica de generación de beta, se espera que el movimiento simultáneo de dos o más dedos dé lugar a una ERS beta mayor que el movimiento de un solo dedo (Pfurtscheller et al., 1999). Por lo tanto, la gran ERS beta tras el movimiento de la muñeca puede explicarse como el resultado de un efecto acumulativo sobre una población mayor de conjuntos neuronales.

De gran importancia para la interpretación de la ERS beta posterior al movimiento es el trabajo de Chen et al. (1998) sobre la estimulación magnética transcranial de la corteza motora y la excitabilidad corticoespinal. Esta excitabilidad corticoespinal se incrementó durante el movimiento del pulgar y disminuyó de 500 a 1000 ms después del desplazamiento de la EMG. El período de disminución de la excitabilidad corticoespinal después del movimiento se corresponde con la aparición de la ERS beta posterior al movimiento y apoya la hipótesis de que la ERS beta puede estar relacionada con un estado de desactivación de la corteza motora.

8. Interpretación de la ERD y la ERS en la banda alfa y beta inferior

El aumento de la excitabilidad celular en los sistemas tálamo-corticales da lugar a un EEG desincronizado de baja amplitud (Steriade y Llinas, 1988). Por lo tanto, la ERD puede interpretarse como un correlato electrofisiológico de las áreas corticales activadas que participan en el procesamiento de la información sensorial o cognitiva o en la producción de la conducta motora (Pfurtscheller, 1992). Una ERD aumentada y/o más extendida podría ser el resultado de la participación de una red neuronal más grande o de más conjuntos celulares en el procesamiento de la información. Los factores que contribuyen a este aumento de la ERD son una mayor complejidad de la tarea, una realización más eficiente de la misma (Sternman et al., 1996; Dujardin et al., 1993; Klimesch et al., 1996a; Boiten et al., 1992) y/o un mayor esfuerzo y atención necesarios en pacientes, ancianos o sujetos con menor coeficiente intelectual (Defebvre et al., 1996; Derambure et al., 1993; Neubauer et al., 1995; Neubauer et al., 1999).

El aprendizaje explícito de una secuencia de movimientos, por ejemplo, la pulsación de teclas con diferentes dedos, va acompañado de un aumento de la ERD mu sobre las regiones centrales contralaterales. Una vez que se ha aprendido la secuencia de movimiento y el movimiento se realiza de forma más "automática", la ERD se reduce. Estos resultados de la ERD sugieren fuertemente que la actividad en las áreas sensoriomotoras primarias aumenta en asociación con el aprendizaje de una nueva tarea motora y disminuye después de que la tarea ha sido aprendida (Zhuang et al., 1997). La implicación del

El área motora primaria en el aprendizaje de secuencias motoras también fue sugerido por Pascual-Leone et al. (1995), quienes estudiaron los mapas de salida motora mediante estimulación magnética transcranial.

El fenómeno opuesto a la ERD es el aumento de un pico espectral en un componente de frecuencia determinado que denominamos sincronización relacionada con eventos o ERS. En este caso, el aumento de la amplitud se basa en el comportamiento cooperativo o sincronizado de un gran número de neuronas (Pfurtscheller et al., 1996b). Cuando los eventos sinápticos sumados son lo suficientemente grandes, los potenciales de campo pueden registrarse no sólo con macroelectrodos dentro de la corteza, sino también con electrodos de superficie sobre el cuero cabelludo. Las grandes ondas alfa o mu en el EEG/MEG necesitan una actividad coherente de conjuntos celulares en al menos varios centímetros cuadrados (Cooper et al., 1965; Lopes da Silva, 1991). Cuando los parches de neuronas muestran una actividad coherente en la banda alfa, es muy improbable que se produzca un procesamiento activo de la información y se puede suponer que las redes correspondientes se encuentran en un estado de desactivación.

Es interesante señalar que aproximadamente el 85% de las neuronas corticales son excitatorias, siendo el 15% restante inhibitorias (Braitenberg y Schuz, 1991). Sin embargo, la inhibición en las redes neuronales es muy importante, no sólo para optimizar las demandas de energía, sino también para limitar y controlar los procesos excitatorios. Klimesch (1996) sugirió que los ritmos sincronizados de la banda alfa durante la inactividad mental (ralentí) pueden ser importantes para introducir potentes efectos inhibitorios, que podrían actuar para bloquear una búsqueda de memoria y evitar que entre en partes irrelevantes de las redes neuronales.

Adrian y Matthews (1934) describieron un sistema que no recibe ni procesa información sensorial como un "sistema inactivo". Chase y Harper (1971) interpretaron la sincronización localizada de componentes de 12-14 Hz en gatos despiertos como el resultado de "áreas corticales inactivas". La inactividad cortical puede denotar, por tanto, un área cortical de al menos unos centímetros² que no está implicada en el procesamiento de la entrada sensorial o en la preparación de la salida motora. En este sentido, los ritmos alfa occipitales pueden considerarse como "ritmos ociosos" de las áreas visuales y los ritmos mu como "ritmos ociosos" de las áreas sensoriomotoras (Kuhlman, 1978).

Las ráfagas de ritmos sensoriomotores sincronizados (SMR) no sólo se observan en los gatos durante la vigilia sin movimiento, sino también en el sueño tranquilo (Sternman et al., 1970; Howe y Sternman, 1972). Los husos de sueño durante las primeras fases del sueño parecen estar relacionados con un bloqueo de la transmisión sináptica a través del tálamo (Steriade y Llinas, 1988).

Sin embargo, hay que mencionar que también hay informes sobre ritmos de banda alfa inducidos (sincronizados) antes de los estímulos omitidos (Basar et al., 1989). Este aumento alfa a corto plazo se encuentra cuando un sujeto esperaba un estímulo sensorial definido. Asimismo, Klimesch et al. (1992) informaron de un aumento de la potencia en la banda alfa inferior antes del estímulo imperativo en una tarea de juicio de categoría. Estos hallazgos no están en contradicción con la hipótesis de la marcha-, en la que se supone que siempre hay, en el

mismo instante de tiempo, áreas corticales activadas y
desactivadas

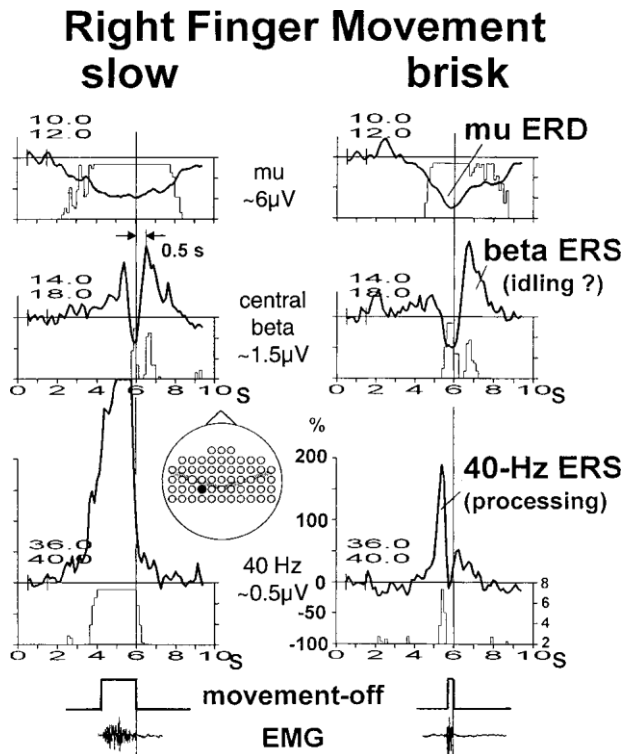


Fig. 11. Cursos temporales de ERD/ERS de un sujeto calculados durante un movimiento voluntario lento (lado izquierdo) y rápido de los dedos (lado derecho). Se muestran los datos de tres bandas de frecuencia (10-12, 14-18 y 36-40 Hz). Los datos se disparan con respecto al desplazamiento del movimiento (línea vertical en el segundo 6). Obsérvese los diferentes cursos de tiempo y duración de la ERD mu, la ERS beta y la ERS gamma. Las amplitudes aproximadas (raíz cuadrada de las potencias de las bandas) para las bandas mu, beta y gamma son de 6, 1,5 y 0,5 μV , respectivamente.

durante la realización de una tarea específica. O, en otras palabras, siempre hay electrodos del cuero cabelludo que muestran ritmos sincronizados y desincronizados de la banda alfa (beta) en el mismo momento de tiempo (Pfurtscheller, 1992; Westphal et al., 1993; Hughes et al., 1995 y ejemplos en la Fig. 8).

9. ERS en la banda gamma

Además de las oscilaciones en las bandas alfa y beta inferior, también se encuentran oscilaciones inducidas en la banda de frecuencias alrededor de 40 Hz. Dichas oscilaciones se han notificado con estimulación visual (Gray et al., 1988) y en una tarea de movimiento (Murthy y Fetz, 1992; Rougeul et al., 1979; Pfurtscheller et al., 1993) y pueden estar relacionadas con la unión de la información sensorial y la integración sensoriomotora, respectivamente. Las oscilaciones en el rango alfa y beta inferior serían demasiado lentas para servir como señales portadoras para la unión en un nivel superior de procesamiento. Sin embargo, las oscilaciones en la banda gamma parecen apropiadas para establecer un rápido acoplamiento o sincronización entre conjuntos celulares espacialmente separados (Singer, 1993).

La existencia de al menos tres tipos diferentes de oscilaciones

En la Fig. 11 se documentan las oscilaciones en la misma ubicación de los electrodos sobre el área sensoriomotora contralateral de la mano durante el levantamiento rápido y lento del dedo. Además de una desincronización mu (10-12 Hz) y una sincronización beta posterior al movimiento (14-18 Hz), también están presentes oscilaciones gamma inducidas (36-40 Hz). Estas oscilaciones de 40 Hz revelan su máximo poco antes del inicio del movimiento y durante la ejecución del mismo, respectivamente, mientras que la ERS beta tiene su máximo después del inicio del movimiento. Son interesantes las diferentes amplitudes de las oscilaciones mu, beta central y gamma, con la mayor amplitud (raíz cuadrada de la potencia) con mu y la menor con la actividad gamma. Se pueden encontrar más detalles sobre las oscilaciones gamma relacionadas con el movimiento en el hombre (Pfurtscheller et al., 1993; Salenius et al., 1996).

En contraste con los ritmos de la banda alfa, las oscilaciones gamma reflejan una etapa de procesamiento activo de la información. Un requisito previo para el desarrollo de las ráfagas gamma puede ser la desincronización de los ritmos de la banda alfa. El ejemplo de la Fig. 11 muestra que las oscilaciones gamma y beta inducidas están incrustadas en la actividad desincronizada de la banda alfa, con movimientos tanto rápidos como lentos. En este contexto es interesante señalar que recientemente Crone et al. (1998b) encontraron que cuando se utilizan registros electrocorticográficos (ECoG), la topografía cortical de las ERS gamma es más consistente con la anatomía funcional de los mapas corticales sensoriomotora que las ERD alfa o beta.

Focos separados de actividades gamma sincronizadas que ocurren

en regiones corticales que están muy separadas -a menudo incluso en lóbulos diferentes- pueden mostrar una alta correlación durante la realización de tareas cognitivas o motoras. Bressler et al. (1993) informaron de aumentos relacionados con la tarea en la coherencia de alta frecuencia en el neocórtex de los monos durante la realización de una tarea de discriminación de patrones; las actividades de la banda gamma en el córtex estriado y motor se correlacionaron brevemente cuando se produjo una respuesta motora y no se correlacionaron cuando no se produjo ninguna respuesta. Andrew y Pfurtscheller (1996) informaron de un aumento fásico de la coherencia de las oscilaciones de 40 Hz entre la corteza sensoriomotora contralateral y la corteza supletoria.

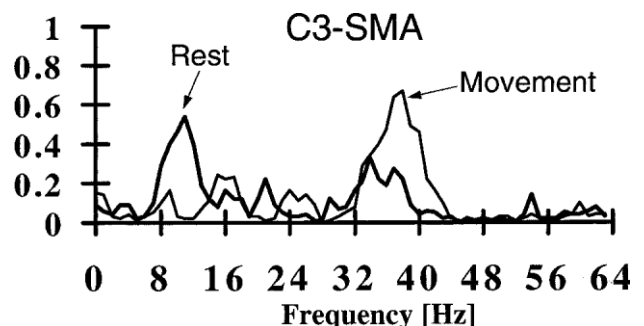


Fig. 12. Función de coherencia (coherencia al cuadrado) calculada a partir de épocas de 1 s en el intervalo de referencia antes del movimiento voluntario de la mano derecha (línea gruesa) y durante el movimiento (línea fina). Datos registrados en la zona de la mano izquierda (posición

del electrodo C3) y en las zonas medio-frontales (posición del electrodo unos 5 cm anterior a Cz).

de las áreas motoras sensoriales durante la realización de movimientos unilaterales de los dedos. En cambio, no se encontraron cambios en la coherencia de 40 Hz entre las áreas sensoriomotoras izquierda y derecha durante el movimiento. Estos resultados sugieren que el aumento de la coherencia en la banda gamma está funcionalmente relacionado con la tarea realizada. La Fig. 12 muestra dos funciones de coherencia calculadas entre las áreas sensoriomotoras primarias y las áreas motoras suplementarias, una calculada en el periodo de referencia unos segundos antes de la inicialización de un movimiento de dedos autodirigido y la otra durante la ejecución del movimiento. En el periodo de referencia (condición de reposo), existe un acoplamiento lineal de ritmos en la banda alfa entre ambas áreas, mientras que durante el movimiento se encuentra un acoplamiento lineal en la banda gamma. Sin embargo, es cuestionable si los cambios en la coherencia reflejan siempre cambios en el acoplamiento funcional (Florian et al., 1998).

10. ERD/ERS en trastornos neurológicos

La cuantificación de la desincronización relacionada con el movimiento puede mejorar el diagnóstico de los déficits funcionales en pacientes con trastornos cerebrovasculares y la enfermedad de Parkinson (EP). Se ha demostrado que existe una alta correlación entre los hallazgos morfológicos y funcionales en los trastornos cerebrovasculares. La ERD está reducida o abolida en el hemisferio afectado. Basándose en las mediciones de la ERD durante el movimiento voluntario de la mano fue posible, por ejemplo, diferenciar entre lesiones vasculares superficiales y profundas (Pfurtscheller et al., 1981). En el caso de la EP, la ERD previa al movimiento está menos lateralizada sobre el área sensoriomotora contralateral y comienza más tarde que en los sujetos de control (Defebvre et al., 1993; Defebvre et al., 1994; Defebvre et al., 1996; Defebvre et al., 1998; Magnani et al. 1998). Además de la ERD, la ERS beta post-movimiento también se ve afectada en la EP cuando un sujeto ejecuta un movimiento a su propio ritmo con una mano (Diez et al., 1999; Pfurtscheller et al., 1998b). La ERS beta es de menor magnitud y está retrasada en comparación con los controles. Asumiendo que la ERS beta es una medida de la recuperación del área motora primaria después del movimiento, la ERS beta reducida debería indicar su recuperación deteriorada en los pacientes con EP. Los cambios en la ERD en la epilepsia con ataques motores focales fueron reportados por Derambure et al. (1997). Para más detalles, véase Pfurtscheller y Lopes da Silva (1999), capítulos 24-27.

Agradecimientos

La investigación ha sido financiada en parte por el Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung (proyectos P11 571MED y P12 407MED) y el Instituto Ludwig Boltzmann de Informática Médica y Neuroinformática.

Referencias

- Adrian ED, Matthews BH. El ritmo de Berger: cambios potenciales de los lóbulos occipitales en el hombre. *Brain* 1934;57:355-385.
- Aftanas LI, Koshkarov VI, Pokrovskaja VL, Lotova NV, Mordvintsev NY. Procesos previos y posteriores al estímulo en la tarea afectiva y la desincronización relacionada con el evento (ERD): ¿discriminan los estilos de afrontamiento de la ansiedad? *Int J Psychophysiol* 1996;24:197-212.
- Andrew C, Pfurtscheller G. Event-related coherence as a tool for studying dynamic interaction of brain regions. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1996;98:144-148.
- Aroyo S, Lesser RP, Gordon B, Uematsu S, Jackson D, Webber R. Importancia funcional del ritmo mu de la corteza humana: un estudio electrofisiológico con electrodos subdurales. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1993;87:76-87.
- Babiloni F, Babiloni C, Carducci F, Fattorini L, Onorati P, Urbano A. Spline Laplacian estimated of EEG potentials over a realistic magnetic resonance-constructed scalp surface model. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1996;98:363-373.
- Basar E, Basar-Eroglu C, Ro-schke J, Schutt A. El EEG es una señal cuasi-determinativa que anticipa tareas sensoriales-cognitivas. En: Basar E, Bullock TH, editores. *Brain dynamics, progress and perspectives*, Berlín: Springer, 1989. pp. 43-71.
- Berger H. Ueber das Elektrenkephalogramm des Menschen II. *J Psychol Neurol* 1930;40:160-179.
- Boiten F, Sergeant J, Geuze R. Event-related desynchronization: the effects of energetic and computational demands. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1992;82:302-309.
- Braitenberg V, Schuz A. *Anatomy of the cortex*. Nueva York: Springer, 1991.
- Brechet R, Lécasble R. Reactivity of mu-rhythm to flicker. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1965;18:721-722.
- Bressler SL, Coppola R, Nakamura R. Coherencia cortical multirregional episódica en múltiples frecuencias durante la realización de una tarea visual. *Nature* 1993;366:153-156.
- Burgess AP, Gruzelier JH. The reliability of event-related desynchronization: a generalisability study analysis. *Int J Psychophysiol* 1996;23:163-169.
- Chase MH, Harper RM. Somatomotor and visceromotor correlates of operantly conditioned 12-14 c/s sensorimotor cortical activity. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1971;31:85-92.
- Chen R, Yassen Z, Cohen LG, Hallett M. The time course of corticospinal excitability in reaction time and self-paced movements. *Ann Neurol* 1998;44:317-325.
- Chui C. *An introduction to wavelets*, Academic Press, 1994.
- Clochon P, Fontbonne J, Lebrun N, Etevenon P. A new method for quantifying EEG event-related desynchronization: amplitude envelope analysis. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1996;98:126-129.
- Cooper R, Winter AL, Crow HJ, Grey W. Comparación de la actividad subcortical, cortical y del cuero cabelludo utilizando electrodos de permanencia crónica en el hombre. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1965;18:217-228.
- Crone NE, Miglioretti DL, Gordon B, Sieracki JM, Wilson MT, Uematsu S, Lesser RP. Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. I. Desincronización relacionada con eventos alfa y beta. *Brain* 1998a;121:2271-2299.
- Crone NE, Miglioretti DL, Gordon B, Lesser RP. Functional mapping of human sensorimotor cortex with electrocorticographic spectral analysis. II. Event-related synchronization in the gamma band. *Brain* 1998b;121:2301-2315.
- Defebvre L, Derambure P, Bourriez JL, Jacquesson JM, Dujardin K, Destee A, Guieu JD. Estudio espacio-temporal de la desincronización relacionada con eventos en la enfermedad de Parkinson idiopática. *Adv Neurol* 1993;60:422-428.
- Defebvre L, Bourriez JL, Dujardin K, Derambure P, Destee A, Guieu JD. Spatiotemporal study of Bereitschaftspotential and event-related desynchronization during voluntary movement in Parkinson's disease. *Brain Topogr* 1994;6:237-244.
- Defebvre L, Bourriez JL, Destee A, Guieu JD. Movement-related desyn-

- patrón de cronización que precede al movimiento voluntario en la enfermedad de Parkinson no tratada. *J Neurol, Neurosurg Psychiatry* 1996;60:307-312.
- Defebvre L, Bourriez JL, Derambure P, Duhamel A, Guieu LD, Destee A. Influence of chronic administration of L-DOPA on event-related desyn- chronization of mu rhythm preceding voluntary movement in Parkin- de los niños. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1998;109:161-167.
- Derambure P, Defebvre L, Dujardin K, Bourriez JL, Jacquesson JM, Destee A, Guieu JD. Effect of aging on the spatio-temporal pattern of event-related desynchronization during a voluntary movement. *Electroen- ceph clin Neurophysiol* 1993;89:197-203.
- Derambure P, Bourriez JL, Defebvre L, Cassim F, Josien E, Duhamel A, Destee A, Guieu JD. Activación cortical anormal durante la planificación del movimiento voluntario en pacientes con epilepsia con crisis motoras focales: estudio de desincronización relacionada con eventos del ritmo mu electroencefalográfico. *Epilepsia* 1997;38:655-662.
- Diez J, Ortmayr B, Pichler-Zalaudek K, Reisecker F, Pfurtscheller G. Ereignisbezogene EEG-Desynchronisation und Synchronisation (ERD und ERS) bei ideopathischem Parkinsonsyndrom. *Klin Neuro* 1999;30:15-21.
- Doppelmayr M, Klimesch W, Pachinger T, Ripper B. Individual differences in brain dynamics: important implications for the calculation of event- related band power. *Biol Cybern* 1998;79:49-57.
- Dujardin K, Derambure P, Defebvre L, Bourriez JL, Jacquesson JM, Guieu JD. Evaluation of event-related desynchronization (ERD) during a recognition task: effect of attention. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1993;86:353-356.
- Edlinger G, Wach P, Pfurtscheller G. On the realization of an analytic high resolution EEG. *IEEE Trans Biomed Eng* 1998;45:736-745.
- Elul R. La génesis del EEG. *Int Rev Neurobiol* 1972;15:227-272.
- Florian G, Pfurtscheller G. Dynamic spectral analysis of event-related EEG data. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1995;95:393-396.
- Florian G, Andrew C, Pfurtscheller G. ¿Los cambios en la coherencia reflejan siempre cambios en el acoplamiento funcional? *Electroenceph clin Neurophy- siol* 1998;106:87-91.
- Gastaut H. Etude electrocorticographique de la reactivite des rythmes rolandiques. *Rev Neurol* 1952;87:176-182.
- Gerloff C, Hadley J, Richard J, Uenishi N, Honda M, Hallett M. Acoplamiento funcional y activación regional de las áreas motoras corticales humanas durante los movimientos de los dedos simples, de ritmo interno y de ritmo externo. *Brain* 1998;121:1513-1531.
- Gevens A, Le L, Brickett P, Reutter B, Desmond J. Seeing through the skull: advanced EEGs use MRIs to accurately measure cortical activity from the scalp. *Brain Topogr* 1991;4:125-131.
- Grafton ST, Woods RP, Mazziotta JC, Phelps ME. Mapeo somatotópico de la corteza motora primaria en humanos: estudios de activación con flujo sanguíneo cerebral y tomografía por emisión de positrones. *J Neurophysiol* 1991;66:735-742.
- Gray CM, Ko-nig P, Engel A, Singer W. Las respuestas oscilatorias en la corteza visual del gato muestran una sincronización intercolumnar que refleja las propiedades globales del estímulo. *Nature* 1988;338:334-337.
- Ha-ma-la-inen M, Ilmoniemi R. Interpretación de los campos magnéticos del cerebro: estimaciones de las distribuciones de corriente. Informe técnico de la Universidad Tecnológica de Helsinki. Nr. TKK F-A599 (1984).
- Hjorth B. An online transformation of EEG scalp potentials into ortho- gonal source derivations. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1975;39: 526-530.
- Howe RC, Sterman MB. Cortical-subcortical EEG correlates of suppressed motor behavior during sleep and waking in the cat. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1972;32:681-695.
- Hughes JR, Ikram A, Fino JJ. Características de las ondas viajeras en diversas condiciones. *Clin Electroencephalogr* 1995;26:7-22.
- Huiskamp G. Difference formulas for the surface Laplacian on a triangu- lated surface. *J Comput Physics* 1991;95:477-496.
- Kalcher J, Pfurtscheller G. Discriminación entre la actividad EEG relacionada con eventos de fase bloqueada y no bloqueada. *Electroenceph clin Neuro- physiol* 1995;94:381-483.
- Karrasch M, Krause CM, Laine M, Lang AH, Lehto M. Event-related desincronización y sincronización durante una tarea de correspondencia léxica auditiva. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1998;107:112-121.
- Kearfott R, Sidman R, Major D, Hill C. Numerical tests of a method for simulating electrical potentials on the cortical surface. *IEEE Trans Biomed Eng* 1991;38:294-299.
- Kim YC, Powers EJ. Digital bispectral analysis and its applications to nonlinear wave interactions. *IEEE Trans Plasma Sci* 1979;7:120-131.
- Klimesch W. Memory processes, brain oscillations and EEG synchroniza- de la vida cotidiana. *J Psychophysiol* 1996;24:61-100.
- Klimesch W. Cambios de potencia en la banda relacionada con eventos y rendimiento de la memoria. Desincronización relacionada con eventos y fenómenos oscilatorios relacionados del cerebro. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, edición revisada. Amsterdam: Elsevier, 1999. pp. 151-178.
- Klimesch W, Pfurtscheller G, Schimke H. Pre- y poststimulus processes in category judgement tasks as measured by event-related desynchro- nization (ERD). *J Psychophysiol* 1992;6:186-203.
- Klimesch W, Schimke H, Pfurtscheller G. Frecuencia alfa, carga cognitiva y rendimiento de la memoria. *Brain Topogr* 1993;5:1-11.
- Klimesch W, Schimke H, Schwaiger J. Episodic and semantic memory: an analysis in the EEG theta and alpha band. *Electroenceph clin Neuro- physiol* 1994;91:428-441.
- Klimesch W, Schimke H, Doppelmayr M, Ripper B, Schwaiger J, Pfurtscheller G. Event-related desynchronization (ERD) and the Dm- effect: does alpha desynchronization during encoding predict later recall perforce? *Int J Psychophysiol* 1996a;24:47-60.
- Klimesch W, Doppelmayr M, Russegger H, Pachinger T. Theta band power in the human scalp EEG and the encoding of new information. *NeuroReport* 1996b;7:1235-1240.
- Klimesch W, Doppelmayr M, Pachinger Th, Russegger H. Event-related desynchronization in the alpha band and the processing of semantic information. *Cogn Brain Res* 1997;6:83-94.
- Klimesch W, Russegger H, Doppelmayr M, Pachinger T. A method for the calculation of induced band power: implications for the significance of brain oscillations. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1998;108:123-130.
- Koshino Y, Niedermeyer E. Enhancement of rolandic mu-rhythm by pattern vision. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1975;38:535-538.
- Krause CM, Lang AH, Laine M, Kuusisto M, Po-m B. Event-related EEG desynchronization and synchronization during an auditory memory task. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1996;98:319-326.
- Kuhlman WN. Functional topography of the human mu rhythm. *Electro- enceph clin Neurophysiol* 1978;44:83-93.
- Law S, Nunez P, Wijesinghe R. High resolution EEG using spline gener- ated surface Laplacians on spherical and ellipsoidal surfaces. *IEEE Trans Biomed Eng* 1993;40:145-153.
- Le J, Menon M, Gevins A. Estimación local de la derivación laplaciana de superficie en una superficie del cuero cabelludo con forma realista y su rendimiento en datos ruidosos. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1994;92:433-441.
- Leocani L, Toro C, Manganotti P, Zhuang P, Hallett M. Event-related coherence and event-related desynchronization/synchronization in the 10 Hz and 20 Hz EEG during self-paced movements. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1997;104:199-206.
- Lopes da Silva FH. Mecanismos neuronales subyacentes a las ondas cerebrales: de las membranas neuronales a las redes. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1991;79:81-93.
- Lopes da Silva FH. Diagnóstico EEG asistido por ordenador: reconocimiento de patrones y mapeo cerebral. En: Niedermeyer W, Lopes da Silva F, editores. *Electroencefalografía: principios básicos, aplicaciones clínicas y campos relacionados*, 3. Baltimore: Williams and Wilkins, 1993. pp. 1063- 1086.
- Lopes da Silva FH, Pfurtscheller G. Basic concepts on EEG synchroniza- tion and desynchronization. Desincronización relacionada con eventos y fenómenos oscilatorios relacionados del cerebro. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, edición revisada. Amsterdam: Elsevier, 1999. pp. 3-11.
- Lopes da Silva FH, van Rotterdam A, Storm van Leeuwen W, Tielen AM.

- Características dinámicas de los potenciales evocados visuales en el perro. II. Selectividad de la frecuencia beta en los potenciales evocados y en la actividad de fondo. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1970;29:260-268.
- Lopes da Silva FH, van Rotterdam A, Barts P, van Heusden E, Burr W. Models of neuronal populations: the basic mechanisms of rhythmicity. En: Corner MA, Swaab DF, editores. *Perspectives of brain research*, Prog Brain Res, vol. 45, 1976. pp. 281-308.
- Magnani G, Cursi M, Leocani L, Volonte' MA, Locatelli T, Elia A, Comi G. Desincronización relacionada con eventos a la variación negativa contingente y a los paradigmas de movimiento a ritmo propio en la enfermedad de Parkinson. *Mov Disord* 1998;13:653-660.
- Makeig S. Effects of exposure of pure tones on event-related dynamics of the EEG spectrum. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1993;86:283-293.
- Mulholland T. El concepto de atención y el ritmo alfa electroencefalográfico. En: Evans CR, Mulholland TB, editores. *Attention in neurofisiología*, Londres: Butterworth, 1969. pp. 100-127.
- Murthy VN, Fetz EE. Coherent 25- to 35-Hz oscillations in the sensorimotor cortex of awake behaving monkeys. *Proc Natl Acad Sci USA* 1992;89:5670-5674.
- Neubauer A, Freudenthaler HH, Pfurtscheller G. Intelligence and spatio-temporal patterns of event-related desynchronization (ERD). *Intelligence* 1995;20:249-266.
- Neubauer AC, Sange G, Pfurtscheller G. Psychometric intelligence and event-related desynchronization during performance of a letter matching task. Desincronización relacionada con eventos y fenómenos oscilatorios relacionados del cerebro. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, edición revisada. Amsterdam: Elsevier, 1999. pp. 219-231.
- Neuper C, Pfurtscheller G. Post-movement synchronization of beta rhythms in the EEG over the cortical foot area in man. *Neurosci Lett* 1996;216:17-20.
- Neuper C, Pfurtscheller G. Motor imagery and ERD. Desincronización relacionada con eventos y fenómenos oscilatorios relacionados del cerebro. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, edición revisada. Amsterdam: Elsevier, 1999. pp. 303-326.
- Nogawa T, Katayama K, Tabata Y, Ohshio T, Kawahara T. Cambios en la amplitud del EEG inducidos por un estímulo fótico. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1976;40:78-88.
- Pascual-Leone A, Dang N, Cohen LG, Brasil-Neto JP, Cammarota A, Hallett M. Modulación de las respuestas musculares evocadas por la estimulación magnética transcraneal durante la adquisición de nuevas habilidades motoras finas. *J Neurophysiol* 1995;74:1037-1045.
- Perrin F, Bertrand O, Pernier J. Mapeo de la densidad de corriente del cuero cabelludo: valor y estimación a partir de los datos de potencial. *IEEE Trans Biomed Eng* 1987;34:283-288.
- Pfurtscheller G. Visualización gráfica y evaluación estadística de la desincronización relacionada con eventos (ERD). *Electroenceph clin Neurophysiol* 1977;43:757-760.
- Pfurtscheller G. Event-related synchronization (ERS): an electrophysiological correlate of cortical areas at rest. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1992;83:62-69.
- Pfurtscheller G. Quantification of ERD and ERS in the time domain. Desincronización relacionada con eventos y fenómenos oscilatorios relacionados del cerebro. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, edición revisada. Amsterdam: Elsevier, 1999. pp. 89-106.
- Pfurtscheller G, Aranibar A. Event-related cortical desynchronization detected by power measurements of scalp EEG. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1977;42:817-826.
- Pfurtscheller G, Aranibar A. Evaluation of event-related desynchronization (ERD) preceding and following voluntary self-paced movements. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1979;46:138-146.
- Pfurtscheller G, Berghold A. Patrones de activación cortical durante la planificación del movimiento voluntario. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1989;72:250-258.
- Pfurtscheller G, Klimesch W. Topografía funcional durante una prueba visuoverbal
- tarea de juicio estudiada con la cartografía de desincronización relacionada con el evento. *J Clin Neurophysiol* 1992;9:120-131.
- Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH. Event-related desynchronization and related oscillatory phenomena of the brain, *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, revised edition. Amsterdam: Elsevier, 1999.
- Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH. Significado funcional de la desincronización relacionada con eventos (ERD) y de la desincronización (ERS). Desincronización relacionada con eventos y fenómenos oscilatorios relacionados del cerebro. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, edición revisada. Amsterdam: Elsevier, 1999. pp. 51-66.
- Pfurtscheller G, Neuper C. Sincronización relacionada con eventos del ritmo mu en el EEG sobre el área cortical de la mano en el hombre. *Neurosci Lett* 1994;174:93-96.
- Pfurtscheller G, Neuper C. Las imágenes motoras activan el área sensoriomotora primaria en humanos. *Neurosci Lett* 1997;239:65-68.
- Pfurtscheller G, Zalaudek K. Event-related beta synchronization after wrist, finger and thumb movement. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1998;109:154-160.
- Pfurtscheller G, Sager G, Wege W. Correlación entre el TAC y los ritmos EEG sensomotores en pacientes con trastornos cerebrovasculares. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1981;52:473-485.
- Pfurtscheller G, Neuper Ch, Kalcher J. Oscilaciones de 40 Hz durante el comportamiento motor en el hombre. *Neurosci Lett* 1993;162:179-182.
- Pfurtscheller G, Pergenzer M, Neuper C. Visualización de las áreas sensoriomotoras implicadas en la preparación para el movimiento de la mano basada en la clasificación de los ritmos mu y beta en ensayos individuales de EEG en el hombre. *Neurosci Lett* 1994;181:43-46.
- Pfurtscheller G, Neuper C, Berger J. Source localization using event-related desynchronization (ERD) within the alpha band. *Brain Topogr* 1994;6/ 4:269-275.
- Pfurtscheller G, Stanca'k Jr A, Neuper Ch. Post-movement beta synchronization: ¿un correlato de un área motora inactiva? *Electroenceph clin Neurophysiol* 1996a;98:281-293.
- Pfurtscheller G, Stanca'k Jr A, Neuper Ch. Sincronización relacionada con eventos (ERS en la banda alfa - un correlato electrofisiológico de la inactividad cortical: una revisión. *Int J Psychophysiol* 1996b;24:39-46.
- Pfurtscheller G, Stanca'k Jr A, Edlinger G. Sobre la existencia de diferentes tipos de ritmos beta centrales por debajo de 30 Hz. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1997;102:316-325.
- Pfurtscheller G, Neuper Ch, Andrew C, Edlinger G. Ritmos mu del área de los pies y las manos. *J Psychophysiol* 1997;26:121-135.
- Pfurtscheller G, Neuper Ch, Flotzinger D, Pergenzer M. EEG-based discrimination between imagination of right and left hand movement. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1997;103:642-651.
- Pfurtscheller G, Pichler-Zalaudek K, Ortmayr B, Diez J, Reisecker F. Sincronización beta posterior al movimiento en pacientes con la enfermedad de Parkinson. *J Clin Neurophysiol* 1998;15(3):243-250.
- Pfurtscheller G, Pichler-Zalaudek K, Neuper C. ERD y ERS en el movimiento voluntario de diferentes extremidades. Desincronización relacionada con eventos y fenómenos oscilatorios relacionados del cerebro. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, edición revisada. Amsterdam: Elsevier, 1999. pp. 245-268.
- Rougeul A, Bouyer JJ, Dedet L, Debray O. Ritmos somatoparietales rápidos durante la atención focal combinada y la inmovilidad en el babuino y el mono ardilla. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1979;46:310-319.
- Salmelin S, Salmelin R, Neuper Ch, Pfurtscheller G, Hari R. El ritmo cortical humano de 40 Hz está estrechamente relacionado con la ritmicidad de la EMG. *Neurosci Lett* 1996;213:75-78.
- Salmelin R, Ha-ma-la-inen M, Kajola M, Hari R. Segregación funcional de la actividad rítmica relacionada con el movimiento en el cerebro humano. *Neuroimage* 1995;2:237-243.
- Sergeant J, Geuze R, Van Winsum W. Event-related desynchronization and P300. *Psychophysiology* 1987;24:272-277.

- Sayers B, Mc A, Beasley HA, Henshall WR. The mechanism of auditory evoked EEG responses. *Nature* 1974;247:481-483.
- Singer W. Synchronization of cortical activity and its putative role in information processing and learning. *Ann Rev Physiol* 1993;55:349-374.
- Stancák Jr. A, Pfurtscheller G. Cambios en el ritmo de la música en la auto-evaluación rápida y lenta movimientos de los dedos con ritmo. *NeuroReport* 1996a;7:1161-1164.
- Stancák Jr A, Pfurtscheller G. Desincronización relacionada con eventos de los ritmos beta centrales en movimientos de dedos rápidos y lentos de la mano dominante y no dominante. *Cogn Brain Res* 1996b;4:171-184.
- Stancák A, Pfurtscheller G. Efectos de la lateralidad en el movimiento relacionado cambios de los ritmos beta centrales. *J Clin Neurophysiol* 1997;14:419-428.
- Steriade M, Llinas R. The functional states of the thalamus and the associated neuronal interplay. *Phys Rev* 1988;68:649-742.
- Sterman MB, Howe RD, MacDonald LR. Facilitación del sueño por condicionamiento de la actividad electroencefalográfica mientras se está despierto. *Science* 1970;167:1146-1148.
- Sterman MB, Kaiser DA, Veigel B. Spectral analysis of event-related EEG responses during short-term memory performance. *Brain Topogr* 1996;9/1:21-30.
- Suffczynski P, Pijn JMP, Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH. Event-related dynamics of alpha band rhythms: a neuronal network model of focal ERD/surround ERS. Event-related desynchronization and related oscillatory phenomena of the brain. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6. Edición revisada, Amsterdam: Elsevier, 1999; en prensa.
- Thickbroom G, Mastaglia F, Carroll W, Davies H. Source derivation: application to topographic mapping of visual evoked potentials. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1984;59:279-285.
- Tiihonen J, Hari R, Kajola M, Karhu J, Ahlfors S, Tisari S. Ritmo magneto-falográfico de 10 Hz de la corteza auditiva humana. *Neurosci Lett* 1991;129:303-305.
- Toro C, Deuschl G, Thatcher R, Sato S, Kufta C, Hallett M. Desincronización relacionada con eventos y potenciales corticales relacionados con el movimiento en el ECoG y el EEG. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1994;93:380-389.
- van Burik M, Pfurtscheller G. Functional imaging of post-movement beta event-related synchronization. *J Clin Neurophysiol* 1999; en prensa.
- van Burik M, Kno-sche T, Edlinger G, Neuper C, Pfurtscheller G, Peters M. Post-movement beta oscillations studied with linear estimation. *Electroencephalogr clin Neurophysiol* 1998;106:195-198.
- van Burik M, Edlinger G, Pfurtscheller G. Spatial mapping of ERD/ERS. Desincronización relacionada con eventos y fenómenos oscilatorios relacionados del cerebro. En: Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH, editores. *Handbook of electroencephalography and clinical neurophysiology*, vol. 6, edición revisada. Amsterdam: Elsevier, 1999. pp. 107-118.
- van Winsum W, Sergeant J, Gueze R. The functional significance of event-related desynchronization of alpha rhythms in attentional and activating tasks. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1984;58:519-524.
- Vijn PCM, van Dijk BW, Spekreijse H. La estimulación visual redujo la actividad del EEG en el hombre. *Brain Res* 1991;550:49-53.
- Wang J, Kaufman L, Williamson S. Imaging regional changes in the spontaneous activity of the brain: an extension of the minimum-norm least-squares estimate. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1993;86:36-50.
- Wei J, Zhao L, Yan G, Duan R, Li D. The temporal and spatial features of event-related EEG spectral changes in 4 mental conditions. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1998;106:416-423.
- Westphal KP, Gro-zinger B, Diekmann V, Kornhuber HH. Bloqueo del EEG antes y durante los movimientos voluntarios: diferencias entre la condición de ojos cerrados y ojos abiertos. *Arch Ital Biol* 1993;131:25-35.
- Zhuang P, Toro C, Grafman J, Manganotti P, Leocani L, Hallett M. Event-related desynchronization (ERD) in the alpha frequency during development of implicit and explicit learning. *Electroenceph clin Neurophysiol* 1997;102:374-381.