

ACTUALIZACION POR TEMAS

La atención selectiva I: teorías, estructuras cerebrales, y mecanismos neuroquímicos implicados

Sergio Meneses Ortega*
Simón Brailowsky Klipstein**

Summary

In order that the central nervous system (CNS) processes the baggage of sensory information to which it is constantly exposed a selection of the information must be made. The brain processes that make this possible is called *selective attention*.

In this review, we describe the distinct stages involved in the evolution of our concept of selective attention. Initially, for some time, this concept was ignored. This oblivion was due, in part, to the dominant influence of behavioral psychology. The description in 1949 of the arousal reaction produced by electrical stimulation of the reticular formation of the brain stem changed this appraisal. And more recently, with the advent of techniques allowing higher temporal and spatial resolution, the study of brain function in general, and of cognitive processes in particular, has attained a new momentum. Based on theories of information processing, several models have been proposed to explain how the selection of sensory stimulus takes place. The "filter" theories propound that irrelevant signals must be excluded from the analysis in order to attend to the meaningful messages. Information processing theories attribute a different location in the CNS, where the main selection of information takes place. Some theories emphasize the very fine sensory relays as being the most important in the process of selecting relevant information. Other theories suggest that during the processing of information, different types of associations are established according to a specific hierarchy. In this manner, selection occurs at different levels.

Searching for the locus, if any, at which a selection of information takes place, various schools of thought have evolved. There are advocates of the localizationism, globalism or anti-localizationism, while others suggest the existence of a functional hierarchy or a link between distributed systems. The latter derives from Hebb's concept of neuronal assemblies, which eventually was incorporated in Mountcastle's definition of modules of information processing.

Using imaging techniques in patients with localized lesions, or in animal models, it has been possible to determine brain regions participating in attentional processes. Regions with im-

portant interconnectivity with the brain stem, diencephalon and cerebral cortex, appear to form specific neuronal pathways and ensembles involved in attention. Recently, Posner has suggested that cognitive functions are constituted by ensembles of elementary operations occurring at defined brain levels.

In order to determine neurochemical mechanisms involved in selective attention, specific neurotransmitter systems have also been investigated. Particular prominence has been given to the catecholamines, as it has been observed that neurons containing these molecules display variations in the levels of activation associated with various levels of arousal, or with the application of sensory stimuli. Thus, the *locus coeruleus*, a noradrenergic nucleus with widespread projections to the cerebral cortex, has been associated with changes in cortical "signal-to-noise" ratio allowing the selection of relevant stimuli among many signals from the background. Moreover, a relationship has been established between catecholaminergic systems and pathology. In addition, it is possible to induce attentional deficits lesioning these systems.

In the second part of this review we will describe electrophysiological correlates of selective attention. We will address studies using recordings of evoked potentials, unitary activity and otoacoustic response, and will refer to the most frequent attentional alterations in man: hemi-inattention, learning disabilities, and epileptic absences.

Resumen

Para que el sistema nervioso central (SNC) pueda procesar la gran cantidad de información sensorial a la cual está expuesto constantemente, debe efectuarse una selección de la información. Los procesos cerebrales que hacen posible esta selección se conocen como *atención selectiva*.

En esta revisión describimos las distintas etapas por las que ha transcurrido el concepto de atención selectiva. Inicialmente, este concepto fue ignorado durante algún tiempo. Este olvido se debió, en parte, a la influencia dominante del análisis experimental de la conducta. Esta situación cambió con la descripción, en 1949, de la reacción de alertamiento producida por la estimulación eléctrica de la formación reticular del tallo cerebral. Recientemente, con la llegada de técnicas que permiten evaluar el funcionamiento del sistema nervioso con una alta resolución temporal y espacial, el estudio de las funciones cerebrales, en general, y de los procesos cognoscitivos, en particular, ha cobrado un nuevo impulso.

Con base en las teorías del procesamiento de información, se han propuesto varios modelos para explicar cómo se efec-

* Facultad de Psicología, UNAM e Instituto de Neurociencias. Universidad de Guadalajara. Calle Del Rayo 2611, Col. Jardines del Bosque 44520, Guadalajara, Jal.

** Instituto de Fisiología Celular. Departamento de Neurociencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, D.F.

túa la selección de estímulos sensoriales. Las teorías del "filtro" proponen que las señales irrelevantes deben ser excluidas del análisis con el fin de atender los mensajes de interés. Estas teorías difieren en el nivel del SNC, en el que ocurre la selección de la información. En un caso se propone que la selección de información importante ocurre en los primeros relevos de la vía sensorial. Otras teorías sugieren que durante el procesamiento de información se establecen diferentes tipos de asociaciones de acuerdo con una jerarquía específica. De esta manera, la selección se llevaría a cabo en diferentes niveles.

Se han desarrollado varias líneas de pensamiento que buscan el sitio en el cual ocurre la selección de información. Hay defensores de las teorías localizacionistas, globalistas o antilocalizacionistas, mientras que otros proponen la existencia de una jerarquía funcional o de sistemas distribuidos. Esta última idea deriva del concepto de ensamble neuronal propuesto por Hebb, el cual fue incorporado en la definición de Mountcastle de los módulos de procesamiento de información.

Empleando técnicas de imagenología en pacientes con lesiones localizadas o en modelos animales, ha sido posible determinar las regiones cerebrales que participan en los procesos de atención. Se ha propuesto que estas regiones se encuentran en distintos niveles del sistema nervioso central—en el tallo cerebral, el diencefalo y la corteza cerebral— y presentan entre sí una gran interconectividad, formando circuitos o ensamblajes neuronales específicos relacionados con la atención. Recientemente, Posner sugirió que las funciones cognitivas están constituidas por ensamblajes de operaciones elementales que ocurren en regiones cerebrales específicas.

Con el fin de determinar los mecanismos neuroquímicos relacionados con la atención selectiva, se han investigado sistemas específicos de neurotransmisión. Se ha puesto particular énfasis en el papel de las catecolaminas, ya que se ha observado que las neuronas que poseen estos neurotransmisores muestran variaciones en sus niveles de activación relacionados con los distintos niveles de alertamiento o con la aplicación de estímulos sensoriales significativos. Así, el *locus coeruleus*, un núcleo noradrenérgico con proyecciones amplias hacia la corteza cerebral, ha sido asociado con los cambios ocurridos en la relación señal/ruido, lo cual permite que se haga la selección de estímulos relevantes entre las muchas señales que se encuentran en el ambiente. Más aún, se ha establecido que hay una relación entre los sistemas catecolaminérgicos y las alteraciones que se observan generalmente en la clínica. Además, lesionando estos sistemas es posible inducir déficits de atención.

En la segunda parte de la revisión describiremos los correlatos electrofisiológicos de la atención selectiva. Analizaremos los estudios en los que se registran los potenciales provocados, la actividad unitaria y la respuesta otoacústica, y nos referiremos a las alteraciones de la atención más frecuentes en el ser humano: la hemi-inatención, las alteraciones del aprendizaje y las ausencias de origen epiléptico.

1. Introducción

Dentro de los temas que estudian las ciencias cognitivas, el concepto de atención ocupa actualmente un lugar central. Sin embargo, a lo largo de la historia ha habido épocas en las cuales se ha ignorado este proceso debido, en parte, a la influencia de las teorías que rechazaban los conceptos "mentalistas" para definir los procesos psicológicos, o por aquellas que suponían que las facultades de la mente eran sólo el producto de la experiencia, de manera que la atención implicaba un grado de reactividad "espontánea".

Los antecedentes del estudio de la atención se remontan a William James (13), quien señaló que los es-

tímulos no impactan de manera pasiva a los organismos, lo que crea la experiencia, sino que se filtran de acuerdo con el interés de las personas, de manera que, de los millones de estímulos que están presentes en los sentidos, sólo "entran en la experiencia" aquellos que a las personas les interesa atender.

En 1949 Moruzzi y Magoun demostraron el papel fundamental que desempeña la formación reticular del tallo cerebral para mantener el estado de alerta.

En 1953, Cherry (9) dio un nuevo impulso al estudio de los procesos relacionados con la atención selectiva al desarrollar un diseño experimental denominado repetición o seguimiento en una tarea de escucha dicótica. En este tipo de tareas se les dan a los sujetos, simultáneamente en cada oído, dos mensajes diferentes, y se les pide que repitan concurrentemente uno de ellos; al final de la presentación se interroga al sujeto sobre algunos aspectos del mensaje presentado en cada oído con el fin de determinar el grado de procesamiento ocurrido. Los sujetos son capaces de hacer comentarios sobre el mensaje presentado en el oído al que atendieron, mientras que del mensaje presentado en el oído que no atendieron sólo pueden recordar los aspectos generales, como por ejemplo, el tipo de voz.

Posteriormente, Cherry describió el proceso de la atención selectiva en términos del efecto del *cocktail party*. Imaginaba una situación común, una fiesta, en la cual una persona rodeada de una gran cantidad de estímulos, puede atender selectivamente a los mensajes de la persona con quien conversa (atención enfocada), filtrando la información irrelevante, al tiempo que es capaz de detectar mensajes significativos, como su propio nombre, que proviene de otras fuentes (atención dividida).

Pero ¿cómo podemos enfocar fuentes particulares de información y, al mismo tiempo, permanecer sensibles a la ocurrencia de estímulos de otras fuentes? Se ha propuesto que el proceso de atención selectiva es aquél que nos permite seleccionar información relevante del medio, para analizarlo ulteriormente. Sin embargo, aunque la selección de información sensorial es el aspecto que experimentalmente más se ha estudiado, el proceso de atención selectiva puede abarcar aspectos más amplios, como son la selección de sensaciones, pensamientos, recuerdos o actos motores. Además, la atención selectiva guarda una estrecha relación con otros procesos cognoscitivos, ya que representa un prerrequisito para que ocurran los procesos de aprendizaje y de memoria y, a su vez, se ve influida por éstos y por aspectos relacionados con la motivación y la emoción.

El estudio de la neurobiología de la atención ha resurgido en los últimos años debido al desarrollo de las teorías cognitivas y a la aparición de técnicas que nos permiten evaluar el funcionamiento del sistema nervioso central, como son: el registro de la actividad de neuronas individuales, el registro eléctrico o magnético de los potenciales relacionados a acontecimientos y las técnicas de imagenología, como la tomografía por emisión de positrones o la resonancia magnética nuclear dinámica.

2. El problema de la definición

Tanto en el lenguaje ordinario como en el científico, el término "atención" tiene varios significados, de modo que el primer problema al que nos enfrentamos es al de su definición.

Este problema se debe, en parte, a que la atención es un proceso multifactorial, por lo que algunos autores proponen una definición muy amplia que intenta abarcar todos los aspectos del proceso, mientras que otros la definen haciendo referencia únicamente a uno de ellos. Un ejemplo del primer caso lo tenemos en la definición propuesta por Heilman y cols. (12): *La atención... es el mecanismo por el cual nos preparamos para procesar estímulos, enfocamos lo que vamos a procesar, determinamos qué tanto serán procesados y decidimos si éstos demandan una acción.*

Otros autores (17) determinan primero los subprocesos de que consta la atención para después definir cada uno de ellos. Según Posner, una primera distinción que surge de este proceso taxonómico sería diferenciar entre un estado general de alerta (llamado nivel de vigilancia, nivel de despertar o estado de alerta) y otro en el cual la atención está claramente orientada hacia el procesamiento de información (llamada atención selectiva) (fig. 1).

En el caso de la atención selectiva, el organismo responde de manera específica a aquellos estímulos que sean relevantes para la ejecución de la tarea que esté desarrollando el sujeto, e implica la selección de algunas de las múltiples entradas sensoriales que simultáneamente recibe el organismo (12). Fisiológicamente, la atención selectiva se manifestaría por un cambio selectivo en la excitabilidad de los circuitos cerebrales encargados del procesamiento de la información; algunos de éstos serían excitados, mientras que otros serían inhibidos.

Estos dos elementos de la atención están íntimamente relacionados: la detección de un estímulo relevante incrementa el estado de activación general y, a su vez, el estado de alerta afecta la eficiencia en la selección de estímulos significativos.

Estos elementos de la atención pueden, a su vez, dividirse en otros componentes; por ejemplo, en atención involuntaria y atención voluntaria. En el caso de la atención involuntaria hay dos líneas de evidencia que la sustentan; se ha observado que los estímulos que se

presentan sobre la fovea son procesados aun cuando el sujeto no los atiende de manera consciente o su atención esté dirigida hacia otros estímulos en la periferia o hacia otras dimensiones del estímulo presentado; la otra línea de evidencia indica que los estímulos irrelevantes a la tarea afectan el procesamiento de información relevante (22). En el caso de la atención selectiva voluntaria, las personas dirigen su atención hacia los elementos del ambiente que son importantes para la tarea que están llevando a cabo.

Según Posner y Petersen (17), la atención voluntaria en el sistema visual contiene dos elementos: detección y orientación. La detección es la percepción de información, mientras que la orientación la definen en términos de la foveación de un estímulo que produce un aumento en la agudeza sensorial con el fin de mejorar su procesamiento, aunque experimentalmente se ha demostrado que en la orientación de la atención no necesariamente interviene la foveación de un estímulo, ya que puede orientarse la atención mientras los ojos permanecen fijos.

Cada uno de estos elementos puede dividirse a su vez; por ejemplo, en el caso de la orientación se postulan tres elementos: desatender el foco de atención actual, mover la atención hacia otra fuente y fijarla sobre la nueva fuente, eliminando las influencias distractoras de otros elementos.

La importancia de establecer un análisis taxonómico de la atención radica en que cada uno de los elementos que la constituyen pueden definirse de una manera más específica, al igual que las estructuras cerebrales y los mecanismos neurofisiológicos implicados.

3. Teorías de la atención

Se han postulado varias teorías para explicar los procesos de atención selectiva. Con base en la teoría del procesamiento de la información, Broadbent (6) estableció una serie de principios que son comunes a algunas de las teorías propuestas:

- 1) La capacidad de los organismos tienen un límite para procesar la información sensorial que llega simultáneamente a los órganos de los sentidos.
- 2) Debido a esto, se debe seleccionar la información relevante de entre todos los demás estímulos.

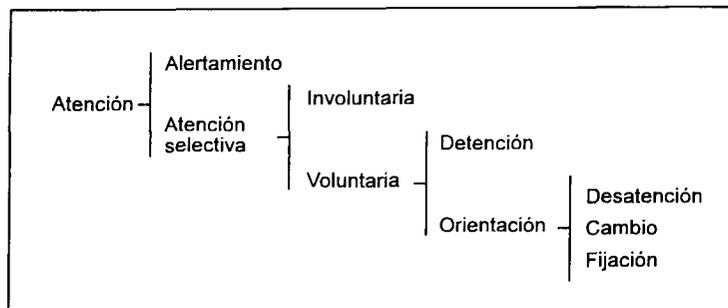


Figura 1. Algunos elementos presentes en el proceso de atención, según la taxonomía propuesta por Posner y Petersen (17).

3) En la medida en que se procesa información acerca de una modalidad sensorial o de una de las dimensiones del estímulo (ej. la forma), como rasgo relevante para la ejecución, otros estímulos u otras dimensiones del mismo (ej. el color) serán procesados con menor grado de profundidad.

Dentro de las principales teorías que se han postulado tenemos las llamadas teorías del filtro, las cuales sostienen que, debido a la gran cantidad de información sensorial que recibimos, debe ocurrir una selección de la información relevante, reduciendo así la carga sobre los sistemas de procesamiento. Las variantes de esta teoría difieren fundamentalmente en el sitio donde postulan que ocurre el bloqueo de la información irrelevante y los mecanismos de acción del filtro. Según Broadbent (6), la selección que se hace de los estímulos ocurre en las primeras etapas del procesamiento; por ejemplo, en la modalidad auditiva se basa en las características físicas de los estímulos (la frecuencia, la intensidad o la dirección). Según otros autores (10), las señales de entrada reciben un análisis perceptual completo y la selección ocurre en una etapa tardía del procesamiento, cuando se va a seleccionar la respuesta.

Treisman (21), por su parte, propuso una alternativa a las hipótesis descritas, en la cual, la información no relevante va recibiendo una atenuación, más que un bloqueo a lo largo de las distintas etapas del procesamiento; de esta manera, la localización del filtro es flexible y depende del análisis que se vaya realizando de los estímulos, de acuerdo con una jerarquía específica para cada tipo de información.

Algunos autores no comparten la idea de las capacidades limitadas en el procesamiento (19); estos teóricos asumen que todos los estímulos que llegan al *sensorium* son completamente procesados y van estableciendo asociaciones con otros elementos, de acuerdo con la experiencia de los sujetos. Bajo esa perspectiva se postula que el concepto de atención selectiva no es necesario para explicar, por ejemplo, los procesos de aprendizaje discriminativo.

4. Estructurales cerebrales que participan en los procesos de atención

El problema de la localización de las funciones en el cerebro de los seres humanos ha sido uno de los temas centrales en la historia de las neurociencias. Al respecto, se han originado diversas teorías o propuestas, entre las que sobresalen: las teorías localizacionistas, las teorías globalistas o antilocalizacionistas, la teoría sobre la jerarquía funcional y la teoría de los sistemas distribuidos. Sobre esta última, Donald Hebb (11) postuló el concepto de "conjunto o agrupación neuronal", como la unidad estructural y funcional del sistema nervioso, y propuso que las funciones cognitivas dependen de grupos neuronales distribuidos que tienen cierto grado de excitación mutua. Posteriormente, esta teoría fue apoyada y ampliada por Mountcastle (16), quien definió la organización modular de cada uno de los elementos de la red, hacien-

do énfasis en el procesamiento que ocurre en cada uno de los módulos.

Una hipótesis más reciente, postulada por Posner y cols. (18), sostiene que las funciones cognitivas están constituidas por conjuntos de operaciones elementales, dependientes de regiones cerebrales específicas.

Con esta perspectiva se ha tratado de establecer cuáles son las estructuras cerebrales encargadas de los distintos procesos de que consta la atención y se propone que esta función depende de una red neural amplia, de modo que no puede ser considerada la propiedad exclusiva de una sola estructura, aunque tampoco la del cerebro operando como un todo (17). Estos autores sostienen que el sistema de atención del cerebro se encuentra separado anatómicamente de los sistemas sensoriales y motores, aunque interactúa con éstos; esta separación se manifiesta por el hecho de que estos sistemas pueden realizar sus operaciones específicas aun cuando la atención esté orientada hacia otra parte.

Con base en los estudios de pacientes con lesiones cerebrales, de sujetos normales evaluados por medio de las técnicas de visualización del funcionamiento cerebral y del registro de la actividad de células aisladas en diferentes regiones del cerebro de primates, han sido implicadas varias áreas cerebrales en los procesos de atención.

En orden ascendente, éstas incluyen: el techo del mesencéfalo, la región mesopontina de la formación reticular, los núcleos reticulares talámicos y el pulvinar talámico, el cuerpo estriado, el hipocampo, la corteza del cíngulo, la parte inferior del lóbulo parietal, la región del surco temporal superior y la corteza prefrontal. Estas regiones presentan una gran interconectividad, lo cual concuerda con la idea de que la atención selectiva depende de una red neuronal (15).

En virtud de que la atención puede dividirse en subprocesos, sería importante conocer qué estructuras pueden asignarse a cada uno de ellos, con la posibilidad de que una estructura pueda participar en varias funciones. Así, se ha postulado que el techo del mesencéfalo, la formación reticular mesopontina y los núcleos reticulares talámicos participan en el mantenimiento de la atención; la corteza prefrontal y del cíngulo, en la orientación o selección sensorial; el hipocampo, en la detección y registro de la secuencia temporal de los acontecimientos, así como en procesos que permiten que el organismo aprenda a ignorar los estímulos irrelevantes; y el cuerpo estriado, la corteza parietal y el surco temporal superior, en el enfoque de los acontecimientos ambientales (15).

5. Mecanismos neuroquímicos de la atención

Además de la descripción de un sistema anatómico responsable de los procesos de atención, se ha intentado determinar la participación de los distintos sistemas neuroquímicos en estas funciones. Se ha puesto particular énfasis en el papel que desempeñan las catecolaminas en los procesos relacionados con la atención (7,8).

Las fibras nerviosas que contienen noradrenalina se originan principalmente en el *locus coeruleus* y establecen conexiones con amplias regiones de la corteza cerebral y con regiones subcorticales, como el hipocampo, estableciendo una distribución laminar; la evidencia experimental sugiere que este sistema está relacionado con el mantenimiento del nivel de alerta (14).

Se ha analizado la asociación que hay entre el estado de alerta y el grado de activación de las neuronas noradrenérgicas del *locus coeruleus*, observándose que mientras más alerta está el animal, mayor actividad se registra en las neuronas de esa región (3).

Por otra parte, se ha observado que la estimulación sensorial incrementa la actividad de estas neuronas, y este efecto depende del estado conductual del animal, apreciándose una disminución en las respuestas cuando se estimula al animal durante el aseo o durante el sueño, y una activación selectiva por estímulos relevantes (2,3).

También se ha estudiado electrofisiológicamente el efecto postsináptico de la noradrenalina, encontrándose que su administración iontóforética inhibe el disparo espontáneo de las células de la corteza cerebral y del hipocampo. Estos resultados sugirieron que la noradrenalina actúa como un neurotransmisor inhibitorio en el sistema nervioso central; sin embargo, se ha reportado que durante la detección de estímulos sensoriales relevantes, la noradrenalina produce un efecto facilitatorio en algunas neuronas corticales (23).

El efecto excitatorio o inhibitorio de la noradrenalina depende del tipo de célula que se registre, por ejemplo, en el giro dentado, la noradrenalina inhibe el disparo espontáneo de las células granulares pero excita a las interneuronas (20), en la corteza cerebral, las neuronas que se encuentran en las capas profundas son excitadas por la noradrenalina, mientras que las

neuronas de las capas superficiales responden a la noradrenalina con inhibición (1). Con estos datos se ha propuesto que la función del sistema noradrenérgico es la de mejorar la relación señal-ruido, al reducir la actividad espontánea (ruido) y facilitar la actividad relacionada con el estímulo (señal).

En otros trabajos, se ha observado que la inactivación del sistema dopaminérgico, sea por la lesión del área ventral tegmental, de la sustancia nigra o de las fibras dopaminérgicas, produce déficits de atención que pueden revertirse por la administración de agonistas dopaminérgicos. Estas alteraciones serán analizadas en la sección 7.

Habría que mencionar que algunas de las propiedades que se observan en el sistema noradrenérgico, en particular, el carácter difuso de sus proyecciones y el efecto inhibitorio sobre la actividad espontánea de las neuronas sobre las que se proyecta, también se presentan en el sistema dopaminérgico y se ha propuesto que este puede ser el sistema que facilite la entrada sensorial para que interactúe con las subrutinas motoras requeridas para la acción, así como el mecanismo que produzca la iniciación del procesamiento cognoscitivo (4).

Otros sistemas de neurotransmisores también desempeñan un papel importante en los procesos de atención; tal es el caso de los aminoácidos excitadores, del ácido gamma-aminobutírico (GABA) y de otros péptidos, entre los que se encuentran algunas hormonas como la ACTH (5).

Agradecimientos

Este trabajo se hizo con el apoyo de la DGAPA y del PADEP, de la UNAM. Los autores expresan su agradecimiento al Dr. Steven Hillyard, de la Universidad de California en San Diego, por sus valiosos comentarios a este trabajo.

REFERENCIAS

1. ARMSTRONG-JAMES M, FOX K: Effects of ionophoresed noradrenaline on the spontaneous activity of neurons in rat primary somatosensory cortex. *J of Physiol*, 335:427-447, 1983.
2. ASTON-JONES G, RAJKOWSKI J, KUBIAK P, ALEXINSKY T: *Locus coeruleus* neurons in monkey are selectively activated by attended cues in a vigilance task. *J of Neurosci*, 14:4467-4480, 1994.
3. ASTON-JONES G, BLOOM F: Activity of norepinephrine-containing *locus coeruleus* neurons in behaving rats anticipates fluctuations in the sleep waking cycle. *J of Neurosci*, 1:876-886, 1981.
4. BLOOM F, SCHULMAN J, KOOB G: *Catecholamines and Behavior. Handbook of Experimental Pharmacology*. Trendelenburg U, Weiner N (Eds). Springer-Verlag, Berlin, 1989.
5. BORN J, FEHM H, VOIGT K: ACTH and attention in humans: A review. *Neuropsychobiol*, 15:165-186, 1986.
6. BROADBENT D: *Perception and Communication*. Pergamon, Londres, 1958.
7. CLARK C, GEFFEN G, GEFFEN L: Catecholamines and attention I: Animal and clinical studies. *Neurosci Biobehav Rev*, 11:341-352, 1987a.
8. CLARK C, GEFFEN G, GEFFEN L: Catecholamines and attention II: Pharmacological studies in normal humans. *Neurosci Biobehav Rev*, 11:353-364, 1987b.
9. CHERRY C: Some experiments on the recognition of speech, with one and with two ears. *J Acoustic Soc Amer*, 25:975-979, 1953.
10. DEUTSCH J, DEUTSCH D: Attention: some theoretical considerations. *Psychol Rev*, 70:80-90, 1963.
11. HEBB D: *The Organization of Behavior*. John Wiley & Sons. Nueva York, 1949.
12. HIELMAN K, WATSON R, VALENSTEIN E, GOLDBERG M: Attention: Behavior and neural mechanisms. En: Mountcastle V (Ed.) *Handbook of Physiology. The Nervous System*. Vol. V, Part I, American Physiology Society, 461-481, Bethesda, 1987.
13. JAMES W: *The Principles of Psychology*. Henry Holt and Co. Nueva York, 1890.
14. MASON S: Noradrenaline and selective attention: a review of the model and the evidence. *Life Sci*, 27:617-631, 1980.
15. MIRSKY A: Behavioral and psychophysiological markers of disordered attention. *Env Health Perspectives*, 74:191-199, 1987.
16. MOUNTCASTLE V: An organizing principle for cerebral function: The unit module and the distributed system. En: Edelman G, Mountcastle V (Eds.) *The Mindful Brain*. MIT Press, 7-50, Cambridge, 1978a.
17. POSNER M, PETERSEN S: The attention system of the human brain. *Ann Rev Neurosci*, 13:25-42, 1990.

18. POSNER M, PETERSEN S, FOX P, RAICHLE M: Localization of cognitive operations in the human brain. *Science*, 240:1627-1631, 1988.
19. RILEY D, LEITH C: Multidimensional psychophysics and selective attention in animals. *Psychol Bull*, 83:138-160, 1976.
20. ROSE G, PANK K: Differential effect of norepinephrine upon granule cells and interneurons in the dentate gyrus. *Brain Res*, 488:353-356, 1989.
21. TREISMAN A: Verbal cues, language, and meaning in selective attention. *Am J Psychol*, 77:206-219, 1964.
22. TREISMAN A, KAHNEMAN D, BURKELL J: Perceptual objects and the cost of filtering. *Percept & Psychophysics*, 33:527-532, 1983.
23. WATERHOUSE B, SESSLER F, CHENG J, WOODWARD D, AZIZI S, MOISES H: New evidence for a gating action of norepinephrine in central neuronal circuits of mammalian brain. *Brain Res Bull*, 21:425-432, 1988.