

MECANISMOS CEREBRALES DE LA REORIENTACIÓN ATENCIONAL INVOLUNTARIA: POTENCIAL DE DISPARIDAD (MMN), N1 Y P3a

Carles Escera

Universitat de Barcelona

Se presenta un modelo neurocognitivo que propone dos mecanismos cerebrales para la captura involuntaria de la atención dirigida, basado en datos de Potenciales Evocados (PEs). El modelo sostiene que los estímulos que destacan repentinamente en el entorno acústico activan un mecanismo detector de transiciones asociado al componente supratemporal de N1, que dispara una "llamada" a la atención dirigida. Cambios acústicos sutiles activan un segundo mecanismo que dispara una señal de disparidad (Potencial de Disparidad: *Mismatch Negativity*, MMN) como resultado de la comparación no coincidente del estímulo cambiante con una huella del entorno acústico desarrollada en la memoria ecoica. El modelo propone, finalmente, que la reorientación consumada de la atención dirigida se manifiesta electrofisiológicamente en el componente P3a de los PEs.

Brain mechanisms of involuntary switching of attention: Mismatch negativity (MMN), N1, and P3a. A neurocognitive model proposing two brain mechanisms for the involuntary capture of directed attention is presented. This model is mostly based on event-related brain potential (ERP) data. The model proposes that new stimuli appearing in the acoustic environment activate a transient-detector mechanism associated with the supratemporal N1 component of the auditory ERP, triggering a "call" for directed attention. The model also proposes that subtle changes in the acoustic stream activate a second mechanism based in the process generating the Mismatch Negativity (MMN). This mechanism works on the basis of a comparison between the afferent sensory input and a neural representation of the acoustic environment developed in the echoic memory. Finally, the model proposes that the P3a component is an electrophysiological index of the actual involuntary reorientation of attention to changes in the environment.

Recientes avances tecnológicos en investigación cerebral (técnicas de neuroimagen) han abierto un amplio espectro de posibilidades sin precedentes para el estudio de las

bases fisiológicas de la función cerebral cognitiva normal y sus patologías (Gazzaniga, 1989; Posner, Petersen, Fox y Raichle, 1988). Una línea central en este ámbito de investigación es el registro no invasivo de Potenciales Evocados (PEs) y de Campos Magnéticos Evocados (CMEs) relacionados con las funciones cognitivas (Näätänen, Ilmoniemi y Alho, 1994). Los PEs son cambios en el voltaje cerebral registrados me-

Correspondencia: Carles Escera
Departament de Psiquiatria i Psicobiologia Clínica
Universitat de Barcelona
Passeig de la Vall d'Hebron, 171
08035 Barcelona (Spain)
E-mail: cescera@psi.ub.es

diente electrodos situados sobre la superficie del cuero cabelludo, que reflejan el procesamiento intrínseco de la información llevado a cabo por agrupaciones de neuronas de localización precisa (Hillyard y Picton, 1987; Regan, 1989). La principal ventaja de los PEs, y de los CMEs, en relación a otros métodos neurocognitivos, es que permiten registrar la activación neuronal asociada al procesamiento cerebral con una precisión del milisegundo. Además, con la utilización de los procedimientos apropiados de análisis de la distribución topográfica del potencial registrado sobre el cuero cabelludo, y el cálculo de sus dipolos generadores equivalentes (Gómez, Escera, Cilveti, Polo, Díaz y Portavella, 1992; Perrin, Pernier, Bertrand y Echallier, 1989; Scherg y von Cramon, 1986), es posible formular hipótesis sobre las áreas cerebrales subyacentes activadas durante las operaciones cognitivas de procesamiento (véase, por ejemplo, Heinze, Mangun, Burchert, Hinrichs, Scholz, Münte, Gös, Scherg, Johannes, Hundeshagen, Gazzaniga y Hillyard, 1994). En relación a los PEs, el registro de los CMEs presenta la ventaja de que, al no distorsionarse el campo magnético por los procesos de conducción desde sus fuentes generadoras hasta los sensores de registro -como ocurre con los PEs-, su capacidad para localizar estas fuentes es mucho más precisa (Näätänen y cols., 1994). Sin embargo, presenta el inconveniente de que sólo es sensible a corrientes generadas tangencialmente a la superficie del pericráneo -es decir, por dipolos situados en las cisuras cerebrales-, y, por lo tanto, no puede detectar posibles generadores situados en las circunvoluciones cerebrales, que sí son detectables mediante los registros de PEs. En consecuencia, se ha propuesto el uso combinado de ambas técnicas como medio para obtener la máxima información espacio-temporal sobre el procesamiento cerebral de la información en el cerebro humano (Wiksw, Gevins y Williamson, 1993).

En este texto se presentan los trabajos realizados mediante el registro de PEs y CMEs sobre los mecanismos cerebrales de la reorientación involuntaria de la atención dirigida. Los resultados de estos trabajos dan soporte a la implicación del componente supratemporal de N1 y el Potencial de Disparidad (*Mismatch Negativity*, MMN) en los mecanismos neuronales disparadores de la conmutación atencional, y al componente P3a como manifestación electrofisiológica de la reorientación efectiva de la atención dirigida. Igualmente, se discutirá la localización cerebral de estos componentes de PEs, para proponer un modelo neurocognitivo sobre los mecanismos cerebrales de la conmutación atencional y la orientación.

Atención involuntaria

Es una experiencia común que, hallándonos profundamente concentrados en la realización de cualquier actividad interesante, nuestra atención puede ser involuntariamente atraída por la repentina ocurrencia de algún sonido estridente o significativo en el entorno. Este fenómeno, referido como el de la atención automática por James (1890), fue puesto experimentalmente de manifiesto por Cherry (1953), cuyos sujetos experimentales informaron haber percibido cambios en la voz que narraba un mensaje irrelevante por un oído, cuando debían atender al mensaje narrado por el otro oído. Dawson y colaboradores utilizaron una estrategia diferente para estudiar experimentalmente los mecanismos de la atención involuntaria, basada en el uso de la llamada tarea secundaria (Dawson, 1990). En estos experimentos, los sujetos deben realizar una tarea primaria, por ejemplo detectar estímulos auditivos de cierto tono presentados en una secuencia de tonos repetitivos, a la vez que deben responder a estímulos relevantes ocasionalmente presentados en una tarea secundaria (por ejemplo, a desteste-

llos luminosos de determinado color). Los resultados de estos trabajos evidenciaron tiempos de reacción más largos para estímulos relevantes en la tarea secundaria cuando éstos seguían a cambios irrelevantes inesperados en los estímulos repetitivos presentados en la tarea principal (Dawson, Fillion y Schell, 1989; Fillion, Dawson, Schell y Hazlett, 1991; Woodward, Brown, March y Dawson, 1991). Estas demoras en el tiempo de reacción a estímulos designados como consecuencia de cambios irrelevantes en la tarea principal sugieren distracción causada por la captura involuntaria de la atención inicialmente dirigida hacia la tarea secundaria.

Originariamente, los procesos de reorientación involuntaria de la atención dirigida fueron explicados a partir de datos conductuales (Kahneman y Treisman, 1984) y por la teoría del reflejo de orientación (Sokolov, 1963). Según esta teoría, se forma en el cerebro un modelo del entorno basado en las características repetitivas de éste, y se activa una respuesta o reflejo de orientación cuando la estimulación no se ajusta a dicho modelo. Cuando esto ocurre, un hipotético sistema detector de cambios activa una "llamada" para la captura de la atención dirigida y la reasignación de los recursos de procesamiento hacia el suceso cambiante, que podría ser potencialmente relevante (Öhman, 1979, 1992). Este mecanismo explicaría, por ejemplo, la distracción del rendimiento observada en los experimentos con tarea secundaria descritos más arriba. Otros trabajos experimentales han mostrado, además, que la conmutación involuntaria de la atención puede ser provocada también por estímulos súbitamente novedosos de inicio brusco en un entorno constante, o por el fin de estímulos monótonos de larga duración (Folk, Remington y Johnston, 1992; Gati y Ben-Shakhar, 1990; Hikosaka, Miyauchi y Shimojo, 1993; Öhman, 1979; Theeuwes, 1994; Yantis, 1993).

Recientemente, se ha propuesto un modelo neurocognitivo basado en los resultados de la investigación con PEs y CMEs sobre los mecanismos cerebrales que disparan el proceso de captura involuntaria de la atención dirigida (Escera, 1993; Escera, Alho, Winkler y Näätänen, 1997; Näätänen, 1990, 1992). Este modelo propone que los estímulos novedosos, que suponen un cambio abrupto en el entorno acústico, activan un mecanismo detector de transiciones, reflejado en el componente supratemporal de la onda N1 de los PEs auditivos. El modelo propone, además, que ligeras variaciones en la estimulación auditiva repetitiva activan un mecanismo detector de cambios asociado a la generación del potencial de disparidad (MMN). En los apartados que siguen, se discutirán los datos que sustentan estas propuestas conceptuales, a la vez que se defenderá la implicación de un tercer PE, el llamado P3a, en los mecanismos cerebrales de la orientación atencional.

Componente supratemporal de N1 y sistema detector de transiciones

En un trabajo que ahora es ya un clásico, Näätänen y Picton (1987) analizaron detenidamente la estructura de componentes de la onda N1 de los PEs. Por componente de PE se entiende la contribución de un proceso cerebral generador particular al potencial registrado sobre el cuero cabelludo. Por ejemplo, la activación de un área cortical localizada por un patrón específico de aferencias (Näätänen, 1990), una fuente de variabilidad controlada (Donchin, Ritter y McCallum, 1978), o una fuente de potencial, en tanto que entidad generadora de actividad neuroeléctrica o dipolo (Gómez y cols., 1992; Scherg y von Cramon, 1986). Por lo tanto, mientras que una onda o pico del PE puede constituir un punto de referencia empírico en el registro, múltiples componentes pueden contribuir simultáneamente al po-

tencial registrado, debiéndose recurrir a las estrategias metodológicas apropiadas para aislar los diferentes componentes, tales como la manipulación experimental de los posibles factores determinantes o el análisis de las posibles fuentes generadoras.

Según Näätänen y Picton (1987), al menos tres componentes exógenos y tres componentes endógenos pueden activarse simultáneamente en la generación de la onda N1 auditiva. Por componentes exógenos se entiende aquellos que dependen de las características físicas de la estimulación utilizada para activarlos, tales como la intensidad o duración de los estímulos o su tasa de presentación. Entre éstos, considerados como los auténticos componentes de N1, Näätänen y Picton (1987) identifican un componente supratemporal, un componente no específico y el llamado complejo T, y asocian los dos primeros de esta lista a los mecanismos relacionados con la atención automática. Por componentes endógenos se entiende aquellos que son insensibles a las características físicas de los estímulos, dependiendo de factores de sujeto, tales como el estado de alerta, la atención, la motivación, etc., o del valor informativo del estímulo, tal como su relevancia para una posible tarea que el sujeto realizara. De los componentes endógenos que coinciden temporalmente con N1, dos de ellos se activan en paradigmas de atención selectiva: se trata de las contribuciones temporal y frontal al Potencial de Acoplamiento (*Processing Negativity*) (Escera, 1996; Näätänen y Picton, 1987), y el tercer componente es el potencial de disparidad (Escera, 1997a, 1997b; Näätänen y Picton, 1987).

El componente supratemporal de N1 se genera por dipolos situados bilateralmente en la corteza supratemporal auditiva (Vaughan y Ritter, 1970; Giard, Perrin, Echallier, Thévenet, Froment y Pernier, 1994), y su amplitud aumenta progresivamente a medida que aumenta el intervalo entre estímulos

(Davis, Mast, Yoshie y Zerlin, 1966; Hari, Kaila, Katila, Tuomisto y Varpula, 1982; Ritter, Vaughan y Costa, 1968). Este componente es sensible a los aspectos transitorios de la estimulación, tales como la duración de su pendiente ascendente o descendente (*rise/fall times*) (Davis y Zerlin, 1966; McMillan, 1973; Pfefferbaum, Buchsbaum y Gips, 1971), o al inicio o final abrupto del estímulo, mientras que apenas se ve alterado en función de variaciones en las características específicas de éste, tales como su intensidad, frecuencia, duración, etc. (Butler, 1972; Davis y Zerlin, 1966; Parasuraman, Richer y Beatty, 1982). Considerando estos datos, se ha propuesto que el significado funcional del proceso generador del componente supratemporal de N1 estaría asociado a la generación de una señal cerebral de captura atencional para la percepción consciente de los estímulos auditivos, más que al análisis de las características físicas de los estímulos que lo activan (Näätänen, 1990, 1992; Näätänen y Picton, 1987).

El componente no específico de N1 es aún más sensible al intervalo entre estímulos que el componente supratemporal (Hari y cols., 1982; Velasco y Velasco, 1986), y, a diferencia de éste último, puede ser activado por estímulos de diferentes modalidades sensoriales (Lehtonen, 1973; Velasco y Velasco, 1986; Velasco, Velasco y Olvera, 1985), no habiéndose determinado todavía con exactitud la localización de sus fuentes generadoras (Hari y cols., 1982; Velasco y Velasco, 1986; Velasco y cols., 1985). Por tanto, Näätänen y Picton (1987) proponen que el significado funcional del componente no específico de N1 estaría relacionado con la activación de un episodio transitorio de alerta después de la ocurrencia de un suceso potencialmente relevante, cuyo propósito sería el de facilitar las respuestas sensoriales y motoras apropiadas hacia el estímulo desencadenante.

Resultados obtenidos con posterioridad a la revisión de Näätänen y Picton sugieren una posible contribución a la onda N1 de generadores localizados en el lóbulo frontal (Giard y cols., 1994; Scherg, Vajsar y Picton, 1990). De confirmarse la existencia de estos generadores frontales, este cuarto componente exógeno de N1 podría estar también relacionado con los mecanismos de la atención automática, al estar ubicadas en los lóbulos frontales las estructuras cerebrales responsables de la respuesta de orientación (Fuster, 1989; Giard y cols., 1994; Mesulam, 1981, 1990).

Sin embargo, el componente de N1 que de momento parece recibir mayor soporte empírico como relacionado con la señal que dispara la captura involuntaria de la atención dirigida es el componente supratemporal. En efecto, Escera y colaboradores estudiaron los efectos distractores de estímulos auditivos irrelevantes sobre el rendimiento a estímulos visuales a los que precedían en un corto intervalo de tiempo. Cuando los estímulos auditivos que precedían a los visuales fueron sonidos novedosos irrelevantes, se observó un incremento significativo en el tiempo de reacción a estos estímulos visuales, en comparación al tiempo de reacción a esos mismos estímulos cuando siguieron a estímulos auditivos estándar (Escera y Alho, 1997; Escera y cols. 1997; Jääskeläinen, Alho, Escera, Winkler, Sillanauke y Näätänen, 1996). Los estímulos novedosos provocaron además un aumento significativo de la amplitud del componente supratemporal de N1 (Escera y Alho, 1997; Escera y cols., 1997). La asociación entre distracción conductual y aumento de amplitud del componente supratemporal de N1 sugiere la participación de este componente en la generación de la señal cerebral para la captura atencional involuntaria. Esta señal cerebral habría atraído involuntariamente la atención sobre los estímulos auditivos irrelevantes, provocando una “desatención” de la tarea

visual o efecto distractorio, con el consiguiente detrimento sobre el rendimiento.

En definitiva, los resultados expuestos hasta ahora sugieren que el componente supratemporal de N1 estaría relacionado con un mecanismo detector transitorio encargado de disparar una señal cerebral para la captura involuntaria de la atención. Este mecanismo se activaría por estímulos novedosos de aparición brusca en el entorno acústico, y constituiría el mecanismo fisiológico cerebral responsable de captura atencional guiada por estímulos.

Potencial de disparidad y sistema detector de cambios

El potencial de disparidad (MMN) se genera con la presentación de estímulos auditivos extraños (de baja probabilidad) que constituyan un cambio físico en relación a la estimulación estándar repetitiva, como por ejemplo en tono, intensidad, duración, localización espacial, etc. (véase para revisiones: Escera, 1997a, 1997b; Escera y Grau, 1996; Näätänen, 1992). Los generadores neuroeléctricos del potencial de disparidad se hallan localizados en la corteza auditiva supratemporal (véase revisión en Alho, 1995), según revelan los resultados obtenidos en estudios magnetoencefalográficos (Hari, Hämäläinen, Ilmoniemi, Kaurokanta, Reinikainen, Salminen, Alho, Näätänen y Sams, 1984), de modelado de dipolos generadores (Giard, Lavikainen, Reinikainen, Perrin, Bertrand, Pernier y Näätänen, 1995; Giard, Perrin, Pernier y Bouchet, 1990; Scherg y cols., 1990), y registros intracerebrales en animales (Csépe, Karmos y Molnár, 1987; Javitt, Schroeder, Steinschneider, Arezzo y Vaughan, 1992) y sujetos humanos (Kropotov, Näätänen, Sevostianov, Alho, Reinikainen y Kropotova, 1995). Además, a diferencia de otros componentes de PEs, los sistemas neuroquímicos implicados en la generación del potencial de dis-

paridad han empezado a ser identificados (Javitt, Schroeder, Steinschneider, Arezzo, Ritter y Vaughan, 1994; Serra, Escera, Sánchez-Turet, Sánchez-Sastre y Grau, 1996).

Según Näätänen (1990, 1992), el potencial de disparidad se genera automáticamente, es decir, independientemente de la dirección de la atención del sujeto, cada vez que un estímulo aferente no coincide con una representación sensorial de las características físicas de la estimulación repetitiva, mantenida en la memoria ecoica. Se ha propuesto, pues, que esta señal de disparidad generada como resultado de la comparación no coincidente entre estímulo aferente y representación sensorial del entorno acústico actuaría de señal disparadora de un proceso de conmutación atencional, que se activaría cada vez que un nuevo estímulo suponga un cambio en el entorno que pudiera resultar potencialmente relevante (Näätänen, 1990, 1992). A pesar de su automaticidad, sin embargo, los resultados de varios experimentos sugieren que el potencial de disparidad es de origen endógeno. En primer lugar, se ha demostrado que este potencial aumenta de amplitud cuando se disminuye la intensidad (Näätänen, Paavilainen, Alho, Reinikainen, y Sams, 1989a) o la duración (Näätänen, Paavilainen y Reinikainen, 1989b) del estímulo extraño utilizado para evocarlos, en relación al estímulo estándar. Una respuesta de este tipo descarta cualquier posible participación de un generador exógeno, cuya magnitud de activación está directamente relacionada con la energía física de los estímulos desencadenantes. En segundo lugar, se ha establecido una relación cuantitativa entre la latencia del potencial de disparidad y el proceso voluntario, consciente, de discriminar los estímulos que lo activan. En efecto, Tiitinen y colaboradores demostraron la existencia de una relación constante entre la latencia del potencial de disparidad obtenida en una situación pasiva y el tiempo de reacción a los mismos estímulos utili-

zados para obtener la onda cuando el sujeto había de discriminarlos en una condición activa (Tiitinen, May, Reinikainen y Näätänen, 1994; véase Escera, 1997b, para una discusión más detallada sobre la naturaleza endógena del potencial de disparidad).

La participación del proceso generador del potencial de disparidad en los mecanismos de la conmutación atencional involuntaria se sustenta en los resultados de por lo menos tres líneas experimentales. En primer lugar, el proceso generador del potencial de disparidad es de naturaleza pre-atencional, pues no se ve afectado por el grado de implicación atencional del sujeto en el procesamiento de los estímulos auditivos que lo generan (Alho, Woods, Algazi y Näätänen, 1992; Escera y cols., 1997; Duncan y Kaye, 1987). En segundo lugar, se han descrito contribuciones neuroeléctricas al potencial de disparidad localizadas en la corteza frontal (Alho, Woods, Algazi, Knight y Näätänen, 1994; Giard y cols., 1990), que, como es conocido, participa en los mecanismos voluntarios e involuntarios de control atencional (Fuster, 1989; Mesulam, 1981, 1990). En tercer lugar, el potencial de disparidad suele ir acompañado, en ciertas circunstancias, por una reacción del sistema nervioso vegetativo típica de la respuesta de orientación (Lyytinen, Blomberg y Näätänen, 1992).

Sin embargo, los resultados que sugieren de forma más convincente la participación del proceso generador del potencial de disparidad en un mecanismo de captura atencional, basado en la detección de cambios, fueron obtenidos por Schröger (1996). En su experimento, los sujetos debían discriminar estímulos auditivos presentados por un oído, a la vez que ignoraban los estímulos presentados por el otro. El tiempo de discriminación de los estímulos relevantes fue mayor cuando estos estímulos siguieron a estímulos extraños en el canal irrelevante, es decir, estímulos que suponían un cambio

en relación a la estimulación repetitiva. Este resultado sugiere que el cambio en la estimulación auditiva irrelevante había capturado la atención del sujeto. El efecto distractorio obtenido fue mayor para diferencias de tono mayores entre estímulos extraños y estímulos estándar, es decir, para una mayor magnitud en el cambio que suponía el estímulo extraño. Además, el efecto apareció solamente cuando los estímulos irrelevantes precedían a los relevantes en un corto intervalo de tiempo, de 200 ms, pero no cuando este intervalo fue mayor, de 560 ms. El análisis de los PEs durante la realización de la tarea puso de manifiesto que, como era de esperar, los estímulos extraños activaron el potencial de disparidad, que fue de mayor amplitud para mayores diferencias entre estímulos extraños y estándar. La relación entre generación del potencial de disparidad y distracción conductual, el aumento paralelo del efecto distractorio al aumentar la amplitud de este potencial, y la restricción del efecto sólo para estímulos cambiantes que precedían en un corto intervalo de tiempo a los relevantes, sugiere convincentemente la implicación del proceso generador del potencial de disparidad -la detección del cambio auditivo- en un mecanismo cerebral que dispara una señal para la captura involuntaria de la atención (Schröger, 1996).

Los resultados obtenidos por Schröger fueron similares a los obtenidos en una serie de experimentos relacionados, en la que los estímulos relevantes fueron presentados en la modalidad visual (Escera y Alho, 1997; Escera y cols., 1997; Jääskeläinen y cols., 1996). En efecto, en estos experimentos los sujetos debían discriminar entre estímulos visuales de dos categorías diferentes que iban precedidos por estímulos auditivos irrelevantes. Cuando los estímulos auditivos cambiaban de tono, el tiempo de discriminación a los estímulos visuales subsiguientes sufrió una demora significativa. Además, los sujetos cometieron un número significativa-

mente mayor de errores en la tarea de discriminación. La observación de este último efecto fue importante, porque permitió diferenciar los efectos distractorios causados por los estímulos extraños de los efectos distractorios causados por los estímulos novedosos, que no afectaron al porcentaje de acierto en la tarea de discriminación (Escera y Alho, 1997; Escera y cols. 1997; véase apartado anterior). En base a estos efectos distractorios diferenciales, y al análisis de los PEs generados por los estímulos causantes de ellos, se pudo inferir la participación de dos mecanismos diferentes para la captura atencional: el mencionado detector de transiciones, asociado al componente supratemporal de N1 y activado por los estímulos novedosos, y un mecanismo detector de cambios, asociado al potencial de disparidad y activado por los estímulos extraños.

P3a y respuesta de orientación

Un tercer PE que ha sido relacionado con los procesos de atención automática y orientación es el llamado P3a. Este PE se obtiene con la presentación de estímulos extraños irrelevantes en la secuencia de estímulos que atiende el sujeto, así como con la presentación de sonidos novedosos, ya sea en la secuencia atendida o fuera del foco de la atención. Por sonidos novedosos se entienden sonidos ambientales estridentes, tales como un portazo, la rotura de un vaso, el timbre de un teléfono, etc., de aparición repentina e inesperada en una secuencia de estímulos repetitivos. El componente P3a se distingue del clásico componente P300 o P3b, evocado por estímulos extraños relevantes para la tarea que realiza el sujeto (estímulos designados o *target*), por su latencia más corta y por una distribución pericraneal de su amplitud situada más frontalmente (Courchesne, Hillyard y Galambos, 1975; Ford, Roth y Kopell, 1976; Squires, Squires y Hillyard, 1975).

El componente P3a, a diferencia del componente supratemporal de N1 y del potencial de disparidad, parece ser independiente de la modalidad sensorial que se utilice para su obtención. En efecto, estudios realizados con pacientes que presentaban lesiones cerebrales revelaron que la generación de P3a se hallaba contribuida por agrupaciones neuronales situadas en el hipocampo (Knight, 1996) y en la zona de la unión de los lóbulos temporal y parietal, tanto si los estímulos utilizados para su obtención eran de modalidad auditiva (Knight, Scabini, Woods y Clayworth, 1989), somatosensorial (Yamaguchi y Knight, 1991, 1992) o visual (Knight, 1991). Trabajos adicionales revelaron, además, contribuciones a P3a desde agrupaciones neuronales situadas en los lóbulos frontales, según datos obtenidos del estudio de pacientes con lesiones frontales (Knight, 1984), o a partir del análisis topográfico de la distribución pericraneal de la amplitud de P3a (Friedman y Simpson, 1994; Friedman, Simpson y Hamberger, 1993), o del modelado de sus dipolos generadores (Mecklinger y Ullsperger, 1995).

Los resultados que en conjunto indican la contribución de al menos dos zonas de la corteza cerebral a la generación de P3a fueron confirmados en un trabajo reciente, donde se evidenció en los mismos registros, por primera vez, que la onda P3a obtenida por estímulos auditivos novedosos era generada por al menos dos subcomponentes diferentes (Escera y cols., 1997). En efecto, este trabajo se observó un componente inicial de P3a, con una latencia aproximada de 230 ms, con un máximo de amplitud sobre las áreas centrales, y que invertía de polaridad en los registros obtenidos en las áreas posteriores e inferiores. Esta distribución del potencial y la inversión de polaridad sobre las zonas posteriores sugiere generadores localizados en la unión de los lóbulos parietal y temporal (c.f. Scherg y von Cramon, 1986), y explica por tanto los resultados que

mostraron la contribución de estas áreas a la generación de P3a (Knight, 1991; Knight, Scabini, Woods y Clayworth, 1989; Yamaguchi y Knight, 1991, 1992). El segundo subcomponente de P3a, de latencia mayor, sobre los 315 ms, no invirtió de polaridad en ninguno de los electrodos, y presentó una distribución de potencial máxima sobre las áreas frontales del hemisferio derecho. Esta distribución sugiere generadores localizados en el lóbulo frontal, y confirma los datos que indican el origen frontal de P3a (Friedman y Simpson, 1994; Friedman y cols., 1993; Knight, 1984; Mecklinger y Ullsperger, 1995).

Se ha propuesto que el componente P3a podría estar relacionado con los mecanismos de la atención automática, y en particular que su generación podría ser un reflejo electrofisiológico de la respuesta de orientación (Courchesne y cols., 1975; Ford y cols., 1976; Knight, 1984; Squires y cols., 1975). La asociación entre P3a y orientación se ha fundamentado en su generación por sonidos novedosos y por la localización frontal de sus generadores (o al menos de parte de ellos) (Escera y cols., 1997; Friedman y Simpson, 1994; Friedman y cols., 1993; Knight, 1984; Mecklinger y Ullsperger, 1995). La participación de los procesos generadores de P3a en los mecanismos de la orientación se sustenta también por los datos que revelaron un incremento en el tiempo de reacción a estímulos designados que iban precedidos por sonidos novedosos en el oído no atendido (Grillon, Courchesne, Ameli, Geyer y Braff, 1990; Woods, 1992). Cuando los estímulos novedosos ocurrieron en el canal atendido, que contenía los estímulos relevantes, el potencial P3a obtenido fue de mayor amplitud y los tiempos de reacción a los estímulos designados subsiguientes sufrieron un mayor demora (Woods, 1992). La modulación atencional de la amplitud de P3a (Escera y cols., 1997; Holdstock y Rugg, 1995; Woods, 1992),

junto a la habituación que experimenta este potencial con la repetición del estímulo que lo activa (Courchesne, 1978; Friedman y Simpson, 1994; Knight, 1984), sugiere que, por lo menos su componente tardío, estaría asociado a la respuesta de orientación a estímulos novedosos. Es decir, el potencial P3a constituiría una señal electrofisiológica de la frontera entre los procesos cerebrales involuntarios, asociados a los generadores de N1 y del potencial de disparidad, que lanzan una llamada automática para la atención dirigida, y la refocalización de la atención voluntaria hacia esos estímulos. En otras palabras, este componente podría constituir la primera señal electrofisiológica cerebral de la percepción consciente de estímulos originariamente no atendidos.

Conclusiones: Un modelo neurocognitivo para la atención involuntaria

En los apartados anteriores se han revisado los trabajos que, mediante el registro de PEs (y CMEs), han abordado el estudio de los mecanismos cerebrales de la reorientación automática de la atención dirigida. La principal ventaja del uso de los PEs en esta empresa es que el registro de la actividad eléctrica cerebral asociada a los fenómenos de la distracción de la atención permite identificar los acontecimientos cerebrales que han tenido lugar entre la aparición de los estímulos y los efectos conductuales observados. En otras palabras, permiten formular hipótesis y proponer modelos sobre los mecanismos fisiológicos determinantes de esos efectos comportamentales (Figura 1).

De acuerdo con los resultados expuestos en los apartados anteriores, por lo menos dos mecanismos cerebrales serían los responsables de disparar un proceso automático de captura atencional, cuya finalidad sería la reorientación de la atención voluntaria hacia algún suceso acústico potencialmente

relevante ocurrido fuera del foco de la atención dirigida. En efecto, los datos revisados sugieren que cuando ocurre un estímulo novedoso, tal como el timbre de un teléfono, o

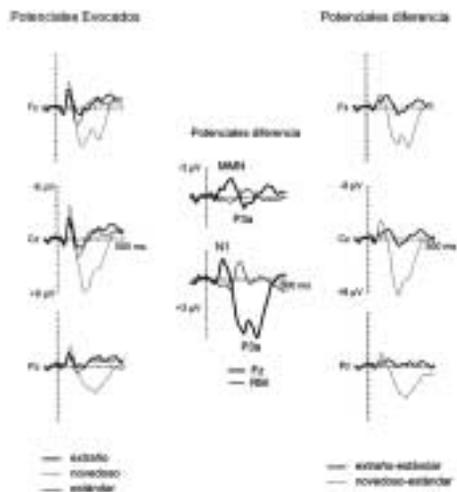


Figura 1. Potenciales evocados por el cambio acústico o la novedad sonora. El panel de la izquierda muestra los registros sobre el cuero cabelludo (mediante 3 electrodos diferentes, Fz, Cz y Pz) de los PEs por estímulos estándar (80%, 600 Hz; trazo fino), estímulos extraños o raros (10%, 700 Hz; trazo grueso continuo), y estímulos novedosos (10%; trazo grueso discontinuo). El panel de la derecha muestra las ondas diferencia resultantes de sustraer el PE por los estímulos estándar del PE por los estímulos extraños (trazo continuo) o del PE por los estímulos novedosos (trazo discontinuo). Esta operación permite eliminar la activación neuronal común al procesamiento del estímulo estándar y al extraño o novedoso, y facilita la identificación del procesamiento adicional que reciben estos dos últimos tipos de estímulo (Sams y cols., 1985). El panel central muestra la estructura de componentes de los PEs implicados en la atención automática en Fz y RM (un electrodo situado sobre la apófisis mastoidea derecha). Obsérvese como el estímulo extraño generó una onda MMN de latencia 145 ms sobre Fz, y que invertía de polaridad en RM (trazados superiores). El estímulo novedoso generó una onda N1 de gran amplitud, debida a la activación de sus generadores supratemporales, según sugiere la inversión de polaridad en RM del potencial registrado, que fue seguida de una onda P3a de gran amplitud, en la que pueden observarse sus dos componentes. Datos tomados de Escera y cols. (1997)

la rotura de un plato, el contenido energético intenso de este estímulo activa un mecanismo detector de transiciones, que se manifiesta electrofisiológicamente en el componente supratemporal de N1. Este mecanismo es el mismo que se activa cuando, en un entorno silencioso, ocurre un sonido de pequeña magnitud, o cuando cesa una estimulación continuada. El potencial neuroeléctrico generado en la corteza supratemporal actúa de señal disparadora de un proceso de conmutación atencional, que culmina con la reorientación de la atención dirigida hacia el estímulo novedoso, expresada electrofisiológicamente en el componente P3a que se observa en el registro a continuación de N1 (Figura 1).

Por otro lado, cuando en la estimulación acústica repetitiva aparece cualquier variación sutil, la cual puede no ser de suficiente magnitud energética como para activar el sistema detector de transiciones, se activa un mecanismo detector de cambios que detecta la disparidad entre el estímulo aferente y el modelo del entorno mantenido en la memoria ecoica. Este mecanismo se asocia a la generación del potencial de disparidad, que constituiría la señal cerebral para la

captura atencional. En algunas circunstancias, se ha observado que, cuando el cambio acústico es relativamente grande, o cuando la tarea que el sujeto realiza no es muy exigente, el potencial de disparidad suele ir acompañado de un potencial P3a de pequeña amplitud (Duncan y Kaye, 1987; Sams, Paavilainen, Alho y Näätänen, 1985), lo que sugiere que incluso esos cambios sutiles habrían provocado reorientación automática de la atención dirigida. El potencial de disparidad suele ir acompañado también de un segundo pico negativo en el registro (Figura 1) (Alho y cols., 1992, 1994; Escera y cols., 1997; Näätänen, Simpson y Loveless, 1982), que es interpretado como señal de que el cerebro continúa analizando el cambio estimular con el fin de establecer su posible relevancia (Escera y cols., 1997).

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado parcialmente por el contrato BIOMED-2 BMH4-CT96-0819, COBRAIN, suscrito con la Unión Europea (IV Programa Marco) y la ayuda EU96-0038 del Plan Nacional de I+D, Área de Salud.

Referencias

- Alho, K. (1995). Cerebral generators of mismatch negativity (MMN) and its magnetic counterpart (MMNn) elicited by sound changes. *Ear and Hearing*, 16, 38-51.
- Alho, K., Woods, D.L., Algazi, A., Knight, R.T. y Näätänen, R. (1994). Lesions of frontal cortex diminish the auditory mismatch negativity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 91, 353-362.
- Alho, K., Woods, D.L., Algazi, A. y Näätänen, R. (1992). Intermodal selective attention: II. Effects of attentional load on processing of auditory and visual stimuli in central space. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 82, 356-368.
- Butler, R.A. (1972). The auditory evoked response to stimuli producing periodicity pitch. *Psychophysiology*, 9, 233-237.
- Cherry, E.C. (1953). Some experiments on the recognition of speech with one and with two ears. *Journal of the Acoustical Society of America*, 29, 975-979.
- Courchesne, E. (1978). Changes in P3 waves with event repetition: Long-term effects on scalp distribution and amplitudes. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 45, 468-482.

- Courchesne, E., Hillyard, S.A. y Galambos, R. (1975). Stimulus novelty task relevance and the visual evoked potentials in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 39, 131-143.
- Csépe, V., Karmos, G. y Molnár, M. (1987). Evoked potential correlates of stimulus deviance during wakefulness and sleep in cat -animal model of mismatch negativity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 66, 571-578.
- Davis, H., Mast, T., Yoshie, N. y Zerlin, S. (1966). The slow response of the human cortex to auditory stimulus: Recovery process. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 21, 105-113.
- Davis, H. y Zerlin, S. (1966). Acoustic relations of the human vertex potentials. *Journal of the Acoustical Society of America*, 39, 109-116.
- Dawson, M.E. (1990). Psychophysiology at the interface of clinical science, cognitive science, and neuroscience. *Psychophysiology*, 27, 243-255.
- Dawson, M.E., Fillion, D.L. y Schell, A.M. (1989). Is elicitation of the autonomic orienting response associated with allocation of processing resources. *Psychophysiology*, 26, 560-572.
- Donchin, E., Ritter, W. y McCallum, W.C. (1978). Cognitive psychophysiology: the endogenous components of the ERP. En E. Callaway, P. Tueting y S.H. Koslow (Eds.), *Event-related potentials in man* (pp. 349-441). Nueva York: Academic Press.
- Duncan, C.C. y Kaye, W.H. (1987). Effects of chlonidine on event-related potential measures of information processing. En R. Johnson, J.W. Rohrbaugh y R. Parasuraman (Eds.), *Current trends in event-related potential research (EEG supplement 40)* (pp. 527-531). Amsterdam: Elsevier.
- Escera, C. (1993). Attention and brain function, por R. Näätänen (1992). *Anuario de Psicología*, 58, 119-122.
- Escera, C. (1996). El sistema atencional humano en audición: Estudio con potenciales evocados. *Cognitiva*, 8, 169-201.
- Escera, C. (1997a). Nuevas aplicaciones clínicas de los potenciales evocados cerebrales: *Mismatch Negativity*. *Medicina Clínica*, 108, 701-708.
- Escera, C. (1997b). Potencial de Disparidad (*Mismatch Negativity*): Características y aplicaciones. *Anuario de Psicología*, 71, 63-80.
- Escera, C. y Alho, K. (1997). Attention capture and orientation elicited by sound change and novelty: Mismatch Negativity and supratemporal N1 triggering mechanisms. *en preparación*.
- Escera, C., Alho, K., Winkler, I. y Näätänen, R. (1998). Neural mechanisms of involuntary attention switching to novelty and sound change in the acoustic environment. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *en prensa*.
- Escera, C. y Grau, C. (1996). Short-term replicability of the mismatch negativity. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 100, 549-554.
- Filion, D.J., Dawson, M.E., Schell, A.M. y Hazlett, E.A. (1991). The relationship between skin conductance orienting and the allocation of processing resources. *Psychophysiology*, 28, 410-424.
- Folk, C.L., Remington, R.W. y Jonhston, J.C. (1994). Involuntary covert orienting is contingent on attentional control settings. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 18, 1030-1044.
- Ford, J.M., Roth, W.T. y Kopell, B.S. (1976). Auditory event-related potentials to unpredictable shifts in pitch. *Psychophysiology*, 13, 32-39.
- Friedman, D. y Simpson, G. (1994). ERP amplitude and scalp distribution to target and novel events: effects of temporal order in young, middle-aged and older adults. *Cognitive Brain Research*, 2, 49-63.
- Friedman, D., Simpson, G. y Hamberger, M. (1993). Age-related changes in scalp topography to novel and target stimuli. *Psychophysiology*, 30, 383-396.
- Fuster, J. (1989). *The prefrontal cortex: anatomy, physiology, and neuropsychology of the frontal lobe*. Nueva York: Raven.
- Gati, I. y Ben-Shakhar, G. (1990). Novelty and significance in orientation and habituation: A feature-matching approach. *Journal of Experimental Psychology: General*, 119, 251-263.
- Gazzaniga, M.S. (1989). Organization of the human brain. *Science*, 245, 947-952.
- Giard, M.H., Lavikainen, J., Reinikainen, K., Perrin, F., Bertrand, O., Pernier, J. y Näätänen, R. (1995). Separate representation of stimulus frequency, intensity, and duration in auditory sensory memory: An event-related potential and dipole-model analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7, 133-143.

- Giard, M.H., Perrin, F., Pernier, J. y Bouchet, P. (1990). Brain generators implicated in processing of auditory stimulus deviance. A topographic ERP study. *Psychophysiology*, 27, 627-640.
- Giard, M.H., Perrin, F., Echallier, J.F., Thévenet, M., Froment, J.C. y Pernier, J. (1994). Dissociation of temporal and frontal components in the auditory N1 wave: a scalp current density and dipole model analysis. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 92, 238-252.
- Gómez, C., Escera, C., Cilveti, R., Polo, M.D., Díaz, R. y Portavella, M. (1992). Localización neuroeléctrica de procesos cognitivos. *Anuario de Psicología*, 54, 77-96.
- Grillon, C., Courchesne, E., Ameli, R., Geyer, M. y Braff, D.L. (1990). Increased distractibility in schizophrenic patients. *Archives of General Psychiatry*, 47, 171-179.
- Hari, R., Hämäläinen, M., Ilmoniemi, R., Kaukoranta, E., Reinikainen, K., Salminen, J., Alho, K., Näätänen, R. y Sams, M. (1984). Responses of the primary auditory cortex to pitch changes in a sequency of tone pips: Neuro-magnetic recordings in man. *Neuroscience Letters*, 50, 127-132.
- Hari, R., Kaila, K., Katila, T., Tuomisto, T. y Varpula, T. (1982). Interstimulus interval dependence of the auditory vertex response and its magnetic counterpart. Implications for their neural generation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 54, 561-569.
- Heinze, H.J., Mangun, G.R., Burchert, W., Hinrichs, H., Scholz, M., Münte, T.F., Gös, A., Scherg, M., Johannes, S., Hundeshagen, H., Gazzaniga, M.S. y Hillyard, S.A. (1994). Combined spatial and temporal imaging of brain activity during visual selective attention in humans. *Nature*, 372, 543-546.
- Hikosaka, O., Miyauchi, S. y Shimojo, S. (1993). Voluntary and stimulus-induced attention detected as motion sensation. *Perception*, 22, 517-526.
- Hillyard, S.A. y Picton, T.W. (1987). Electrophysiology of cognition. *Handbook of Physiology, the nervous system*, (pp. 519-584). Nueva York: Oxford University Press.
- Holdstock, J.S. y Rugg, M.D. (1995). The effect of attention on the P300 deflection elicited by novel sounds. *Journal of Psychophysiology*, 9, 18-31.
- Jääskeläinen, I., Alho, K., Escera, C., Winkler, I., Sillanauke, P. y Näätänen, R. (1996). Effects of ethanol and auditory distraction on forced choice reaction time. *Alcohol*, 13, 153-156.
- James, W. (1890). *The principles of Psychology*. Nueva York: Holt.
- Javitt, D.C., Doneshka, P., Grochowski, S. y Ritter, W. (1995). Impaired mismatch negativity generation reflects widespread dysfunction in working memory in schizophrenia. *Archives of General Psychiatry*, 52, 550-558.
- Javitt, D.C., Schroeder, C.E., Steinschneider, M., Arezzo, J.C., Ritter, W. y Vaughan, H.G. (1994). Cognitive event-related potentials in human and non-human primates: implications for the PCP/NMDA model of schizophrenia. En G. Karmos, M. Molnár, V. Csépe y Z. Czigler, J.E. Desmedt (Eds.), *Perspectives of Event-Related Potentials Research*. (EEG suppl. 44, pp. 161-175). Amsterdam, Holanda: Elsevier.
- Javitt, D.C., Schroeder, C.E., Steinschneider, M., Arezzo, J.C. y Vaughan, H.G. (1992). Demonstration of mismatch negativity in the monkey. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 83, 87-90.
- Kahneman, D. y Treisman, A.M. (1984). Changing views of attention and automaticity. En R. Parasuraman y D.R. Davis (Eds.), *Varieties of Attention* (pp. 29-61). Londres: Academic Press.
- Kane, N.M., Curry, S.H., Butler, S.R. y Cummins, B.H. (1993). Electrophysiological indicator of awakening from coma. *The Lancet*, 341, 688.
- Knight, R.T. (1984). Decreased response to novel stimuli after prefrontal lesions in man. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 59, 9-20.
- Knight, R.T. (1991). Evoked potential studies of attention capacity in human frontal lobe lesions. En H.S. Levin, H.M. Eisenberg y A.L. Benton (Eds.), *Frontal lobe function and dysfunction* (pp. 139-153). Nueva York: Oxford University Press.
- Knight, R.T. (1996). Contribution of human hippocampal region to novelty detection. *Nature*, 383, 256-259.
- Knight, R.T., Scabini, D., Woods, D.L. y Clayworth, C.C. (1989). Contributions of temporal-parietal junction to the human auditory P3. *Brain Research*, 502, 109-116.

- Kropotov, J.D., Näätänen, R., Sevostianov, A.V., Alho, K., Reinikainen, K. y Kropotova, O.V. (1995). Mismatch negativity to auditory stimulus change recorded directly from the human temporal cortex. *Psychophysiology*, 32, 418-422.
- Lehtonen, J.B. (1973). Functional differentiation between late components of visual evoked potentials recorded at occiput and vertex: Effects of stimulus interval and contour. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 35, 75-82.
- Lyytinen, H., Blomberg, A.P. y Näätänen, R. (1992). Event-related potentials and autonomic responses to a change in unattended auditory stimuli. *Psychophysiology*, 29, 523-534.
- McMillan, N.A. (1973). Detection and recognition of intensity changes in tone and noise: The detection-recognition disparity. *Perception & Psychophysics*, 13, 65-75.
- Mecklinger, A. y Ullsperger, P. (1995). The P300 to novel and target events: a spatio-temporal dipole model analyses. *NeuroReport*, 7, 241-245.
- Mesulam, M.M. (1981). A cortical network for directed attention and unilateral neglect. *Annals of Neurology*, 10, 309-325.
- Mesulam, M.M. (1990). Large-scale neurocognitive networks and distributed processing of attention, language, and memory. *Annals of Neurology*, 28, 597-613.
- Näätänen, R. (1990). The role of attention in auditory information processing as revealed by event-related potentials and other brain measures of cognitive function. *Behavioral and Brain Sciences*, 13, 201-288.
- Näätänen, R. (1992). *Attention and Brain Function*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Näätänen, R., Ilmoniemi, R.J. y Alho, K. (1994). Magnetoencephalography in studies of human cognitive brain function. *Trends in Neuroscience*, 17, 389-395.
- Näätänen, R., Paavilainen, P., Alho, K., Reinikainen, K. y Sams, M. (1989a). Do event-related potentials reveal the mechanism of the auditory sensory memory in the human brain? *Neuroscience Letters*, 98, 217-221.
- Näätänen, R., Paavilainen, P. y Reinikainen, K. (1989b). Do event-related potentials to infrequent decrements in duration of auditory stimuli demonstrate a memory trace in man? *Neuroscience Letters*, 107, 347-352.
- Näätänen, R. y Picton, T. (1987). The N1 wave of the human electric and magnetic response to sound: a review and a analysis of the component structure. *Psychophysiology*, 24, 375-425.
- Näätänen, R., Simpson, M. y Loveless, N.E. (1982). Stimulus deviance and evoked potentials. *Biological Psychology*, 14, 53-98.
- Öhman, A. (1979). The orienting response, attention and learning: An information-processing perspective. En H.D. Kimmel, E.H. van Olst y J.F. Orlebeke (Eds.), *The Orienting Reflex in Humans* (pp. 443-471). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Öhman, A. (1992). Preattentive processing and orienting. En B.A. Campbell, H. Hayne y R. Richardson (Eds.), *Attention and Information Processing in Infants and Adults: Perspectives from Human and Animal Research* (pp. 263-295). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Parasuraman, R. Richer, F. y Beatty, J. (1982). Detection and recognition: Concurrent processes in perception. *Perception & Psychophysics*, 31, 1-12.
- Pekkonen, E., Jousmäki, V., Könönen, M., Reinikainen, K. y Partanen, J. (1994). Auditory sensory memory impairment in Alzheimer's disease: an event-related potential study. *NeuroReport*, 5, 2537-2540.
- Perrin, F., Pernier, J., Bertrand, O. y Echallier, J.F. (1989). Spherical splines for scalp potential and current density mapping. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 72, 184-187.
- Pfefferbaum, A., Buchsbaum, M. y Gips, J. (1971). Enhancement of the average evoked response to onset and cessation. *Psychophysiology*, 8, 332-339.
- Posner, M.I., Petersen, S.E., Fox, P.T. y Raichle, M.E. (1988). Localization of cognitive operations in the human brain. *Science*, 240, 1627-1631.
- Regan, D. (1989). *Human Brain Electrophysiology*. Amsterdam, Holanda: Elsevier.
- Ritter, W., Vaughan, H.G., Jr. y Costa, L.D. (1968). Orienting and habituation to auditory stimuli: A study of short term changes in average evoked responses. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 25, 550-556.
- Sams, M., Paavilainen, P., Alho, K. y Näätänen, R. (1985). Auditory frequency discrimination and event-related potentials. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 62, 437-448.

- Scherg, M., Vajsar, J. y Picton, T.W. (1989). A source analysis of the late human auditory evoked potentials. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 1, 336-355.
- Scherg, M. y von Cramon, D. (1986). Evoked dipole source potentials of the human auditory cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 65, 334-360.
- Schröger, E. (1996). A neural mechanism for involuntary attention shifts to changes in auditory stimulation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 527-539.
- Serra, J.M., Escera, C., Sánchez-Turet, M., Sánchez-Sastre, J. y Grau, C. (1996). The H1-receptor antagonist chlorpheniramine decreases the ending phase of the mismatch negativity of the human auditory event-related potentials. *Neuroscience Letters*, 203, 77-80.
- Sokolov, E.N. (1963). *Perception and the Conditioned Reflex*. Nueva York: Macmillan.
- Squires, N.K., Squires, K.C. y Hillyard, S.A. (1975). Two varieties of long-latency positive waves evoked by unpredictable auditory stimuli. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 38, 387-401.
- Theeuwes, J. (1994). Stimulus-driven capture and attentional set: Selective search for color and visual abrupt onsets. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, 799-806.
- Tiitinen, H., May, P., Reinikainen, K. y Näätänen, R. (1994). Attentive novelty detection in humans is governed by pre-attentive sensory memory. *Nature*, 370, 90-92.
- Vaughan, H.J., Jr. y Ritter, W. (1970). The sources of the auditory evoked responses recorded from the scalp. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 28, 360-367.
- Velasco, M. y Velasco, F. (1986). Subcortical correlated of the somatic, auditory and visual vertex activities. II. Referential EEG responses. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 63, 62-67.
- Velasco, M., Velasco, F. y Olvera, A. (1985). Subcortical correlated of the somatic, auditory and visual vertex activities. I. Bipolar EEG responses and electrical stimulation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 61, 519-529.
- Wiksw, J.P., Gevins, A. y Williamson, S.J. (1993). The future of the EEG and MEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 87, 1-9.
- Woods, D.L. (1992). Auditory selective attention in middle-aged and elderly subjects: an event-related brain potential study. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 84, 456-468.
- Woodward, S.H., Brown, W.S., March, J.T. y Dawson, M.E. (1991). Probing the time-course of the auditory oddball P3 with secondary reaction time task. *Psychophysiology*, 28, 609-616.
- Yamaguchi, S. y Knight, R.T. (1991). Anterior and posterior association cortex contributions to the somatosensory P300. *The Journal of Neurosciences*, 11, 2039-2054.
- Yamaguchi, S. y Knight, R.T. (1992). Effects of temporal-parietal lesions on the somatosensory P3 to lower limb stimulation. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 84, 139-148.
- Yantis, S. (1993). Stimulus-driven attentional capture and attentional control settings. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 19, 676-681.

Aceptado el 19 de mayo de 1997