

# Neurofisiología de la interacción entre la atención y la memoria episódica: revisión de estudios en modalidad visual

A. Ruiz-Contreras, S. Cansino

## THE NEUROPHYSIOLOGY OF THE INTERACTION BETWEEN ATTENTION AND EPISODIC MEMORY: A REVIEW OF STUDIES INTO THE VISUAL MODE

**Summary.** Introduction. Attention is the process that provides us with the capacity to select perceptions or internal representations for conscious processing and action. Given that episodic memory is where our personal experiences are stored together with the context they take place in, it has been observed that disturbances affecting attention, whether they are due to neurological disorders or experimental manipulation, deteriorate the storage of episodic information. Aims. The aim of this study is to explain, from a neurophysiological perspective, how the processes of attention and memory interact with each other and which areas of the brain are involved in those processes. This objective is motivated by the fact that, despite empirical evidence supporting the interaction between the two processes, to our knowledge no reviews dealing with such an interaction have been published to date in the literature. Development. In this work attention and memory are defined in terms of the neurophysiological changes that take place when the two processes occur. In what follows we offer a description of the systems that constitute attention, as well as those involved in the acquisition and recognition of information in episodic memory. Finally, we propose a possible explanation of how the mechanisms of interaction between these two processes work. Conclusions. The system of attention and the system of episodic memory are brought into play at the same time; the prefrontal cortex, in particular, plays a role in both processes. Attention seems to precede the mechanisms behind the acquisition of information while it is held during recognition. [REV NEUROL 2005; 41: 733-43]

**Key words.** Bottom-up mechanism. Encoding. Recognition. Retrieval. Temporality of attention. Top-down mechanism.

## INTRODUCCIÓN

La atención y la memoria son dos procesos íntimamente ligados y necesarios para nuestro funcionamiento y adaptación en la vida cotidiana. La importancia de la atención radica en que nos proporciona la capacidad para seleccionar –de todas las fuentes de estimulación que tenemos a nuestro alrededor– sólo la información que nos resulta útil o funcional para las tareas o acciones que desempeñamos. La memoria, en cambio, nos permite almacenar la información que adquirimos sobre el mundo para después recuperarla y utilizarla [1-3]. La memoria se ha clasificado, en función de su temporalidad, en memoria sensorial, a corto plazo y a largo plazo [por ejemplo, 4]. Dentro de este último tipo de ‘almacén’, se ha considerado que la memoria se puede clasificar en declarativa y no declarativa [5]. La memoria declarativa es el almacén consciente de conocimientos, hechos o episodios, mientras que la no declarativa es una memoria que supone cambios conductuales y funcionales producto de la experiencia o el aprendizaje [6]. De igual forma, la memoria declarativa se ha subdividido en el almacén de hechos o conocimientos acerca del mundo (memoria semántica) y en la memoria que contiene la información sobre episodios o experiencias personales junto con el contexto espaciotemporal en que ocurrieron (memoria episódica) [2]. Tanto los procesos de atención

como los de memoria están regulados por el sistema nervioso central. Los estudios con pacientes quizá representen una evidencia de que, al menos durante la adquisición de la información, estos dos procesos tienen una secuencia serial. Por ejemplo, se ha informado de que niños y adultos con trastorno de déficit de atención presentan un detrimento en la adquisición –o codificación– de nueva información [7,8], lo que se traduce en un deterioro en la memoria. De igual forma, otros estudios han demostrado la interacción entre ambos procesos. En sujetos jóvenes sin trastornos neurológicos se ha observado que cuando realizan dos tareas diferentes simultáneamente (tareas de atención dividida, por ejemplo, memorizar rostros mientras se cuenta el total de series de puntos que aparecen contingentemente a los rostros) durante la adquisición de información episódica, la recuperación posterior de esta información se reduce significativamente, frente a cuando los sujetos realizan sólo una tarea durante la adquisición [9,10]. Por otro lado, la lesión del lóbulo temporal medial (LTM) –región cerebral importante para la consolidación de la memoria episódica [11]– no se asocia a alteraciones en tareas de atención [6]. Estas evidencias sugieren que diferentes sistemas intervienen en cada uno de estos procesos, que la interferencia de la atención afecta a la memoria episódica y que probablemente la atención es un proceso que precede a la memoria durante la adquisición de la información. En el presente contexto, ‘sistema’ se concibe como el conjunto de diversas regiones cerebrales que participan en el desarrollo de una misma función. El objetivo de la presente revisión es describir cuáles son los sistemas neuronales que están involucrados en la atención y en la memoria episódica, cómo ocurre la interacción entre los sistemas de ambos procesos, así como la temporalidad en la que ambos transcurren durante el procesamiento de la información. Esta revisión integra los comunicados de investigación y revisiones publicados principalmente durante los últimos diez años sobre atención y memoria episódica con humanos. La mayoría de los estudios incluyen mediciones neurofi-

Aceptado tras revisión externa: 20.06.05.

Laboratorio de Neurocognición. Facultad de Psicología. Universidad Nacional Autónoma de México. México DF, México.

Correspondencia: Dra. Selene Cansino. Laboratorio de Neurocognición. Facultad de Psicología. Universidad Nacional Autónoma de México. Avda. Universidad, 3004. Col. Copilco Universidad. México DF 04510, México. Fax: +52 555 616 07 78. E-mail: selene@servidor.unam.mx

Este trabajo recibió el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (36203-H) y de la Universidad Nacional Autónoma de México, Dirección General de Asuntos del Personal Académico (PAPIIT IN304202).

© 2005, REVISTA DE NEUROLOGÍA

siológicas sin distinción de la técnica empleada, desde experimentos microfisiológicos con registros multicelulares hasta macrofisiológicos con técnicas de neuroimagen. Los estudios citados evaluaron principalmente el sistema visual.

## ATENCIÓN

Una cualidad de la atención es facilitar la representación o la extracción de las características de un estímulo [12]. La atención se puede definir como una amplificación en la tasa de disparo o como un aumento de la actividad en un área cerebral particular involucrada en el procesamiento de un estímulo [13,14] –como un rostro [15]– o de cierta característica de un estímulo –como su color [16,17], movimiento [17,18] o ubicación espacial [19]– en comparación con la actividad de línea base o con la de un estímulo no atendido. Por ejemplo, Haeney y Schiller [16] encontraron, en un estudio con monos *rhesus*, un aumento de alrededor del 20% en la respuesta del 70% de las neuronas registradas en la corteza visual extraestriada V4 en el giro fusiforme (región asociada al procesamiento del color) mientras los monos permanecían ‘atentos’ para detectar la presentación de un patrón visual particular dentro de una secuencia en que se presentaban otros dos patrones visuales. En humanos, a través de la técnica de resonancia magnética funcional (RMf) se ha demostrado una mayor respuesta hemodinámica, medición indirecta de la activación neuronal, en las áreas V4 y V5 del surco temporal inferior (región asociada al procesamiento del movimiento) mientras los sujetos atendían al movimiento radial de una serie de puntos en comparación con los que atendían a un color [17]. La figura muestra la ubicación aproximada de las regiones cerebrales que se discuten a lo largo del documento. Otro estudio con RMf encontró un aumento en la respuesta hemodinámica en la región V1, así como en regiones parietales y frontales, cuando los sujetos debían detectar, después de una señal auditiva, si un anillo sobre un fondo de bajo contraste se había o no presentado. Esta activación se observó tanto cuando se presentó o no el anillo, lo que sugiere que la señal auditiva provocaba expectativa en el sujeto para procesar el estímulo, independientemente de su aparición [20]. Cabe mencionar que la atención no siempre se asocia a una mayor activación, sino que también puede ocurrir paralelamente una disminución de la actividad en otras regiones cerebrales [21]. Esto es, aumenta la actividad en regiones cerebrales que procesan el estímulo seleccionado (por ejemplo, corteza visual primaria) y disminuye la activación en regiones que no se asocian con el procesamiento de dicho estímulo (por ejemplo, corteza auditiva primaria).

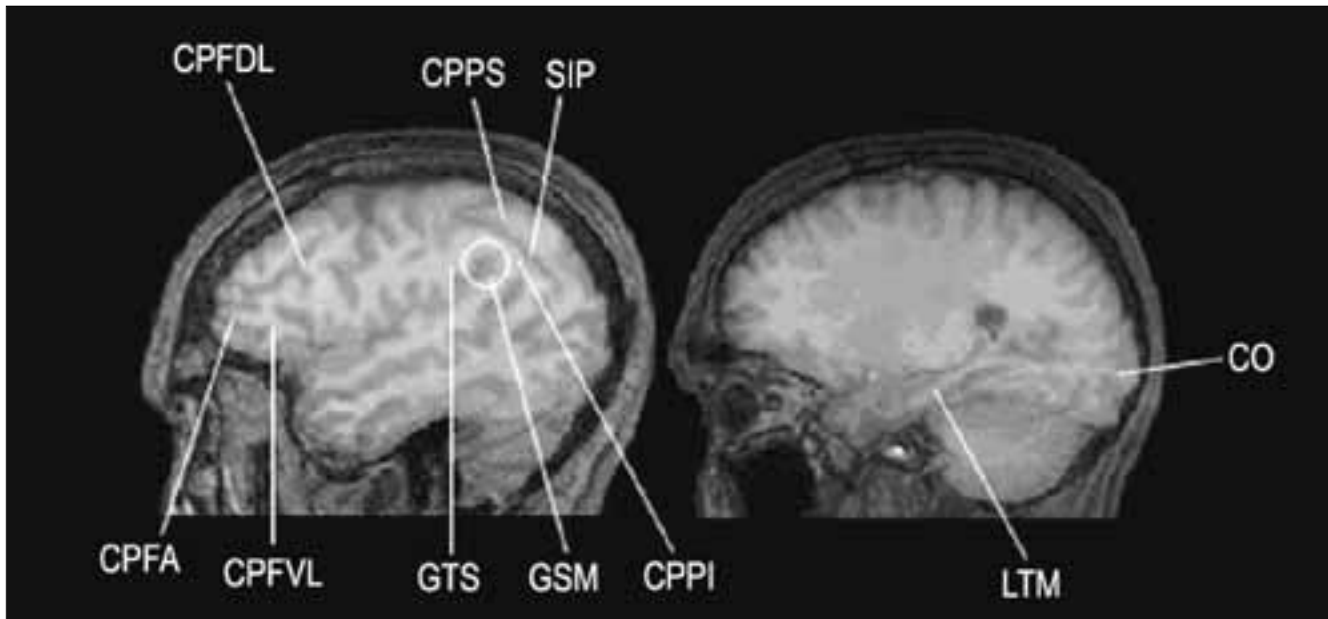
Dentro del estudio de la atención, conceptualmente se han definido dos mecanismos de procesamiento: *top-down* (arriba-abajo) y *bottom-up* (abajo-arriba) [22,23]. El mecanismo *top-down* representa los procesos de selección dirigidos a metas particulares, lo que produce una mayor activación neuronal de la entrada sensorial relevante para así discriminar el estímulo de interés de aquellos no relevantes para conseguir la meta (por ejemplo, no escuchar el ruido ambiental al leer este documento). Este sistema está regulado por las expectativas, las metas o los conocimientos previos propios del sujeto e involucra la participación conjunta de la corteza prefrontal y de la corteza parietal posterior superior y surco intraparietal, lo que constituye el sistema frontal-parietal [22,23]. En cambio, el mecanismo de selección *bottom-up* se asocia a los procesos que intervienen cuando la atención se dirige a un estímulo particular debido a

que sobresalen ciertas características del estímulo, como su infrecuencia, su novedad, su intensidad o su relevancia en el contexto en que aparece (por ejemplo, el timbre de un móvil durante una clase). El mecanismo de selección *bottom-up* está controlado por el sistema parietal-frontal: corteza parietal posterior inferior, unión temporoparietal y corteza prefrontal [22,23]. Ambos mecanismos actúan de forma conjunta [24]. Existen varios paradigmas para probar experimentalmente estos dos mecanismos de atención. Por ejemplo, el *top-down* se puede evaluar cuando se le pide al sujeto que detecte la presentación de un estímulo y se le indica previamente en qué región de la pantalla aparecerá [por ejemplo, 25]; en tanto que el sistema de procesamiento *bottom-up* se puede evaluar al detectar la presentación repentina de una letra ‘O’ (un estímulo novedoso y sobresaliente) entre un conjunto de letras ‘E’ dispuestas a lo largo de toda la pantalla [por ejemplo, 26].

Es importante señalar que la corteza prefrontal no sólo participa en procesos de atención, sino que además, por tratarse de un área de asociación, interviene en otras funciones cognitivas, como el control cognitivo [27], la memoria de trabajo [28], la recuperación de información episódica [29] y la capacidad para alternar simultáneamente entre diferentes tareas [30]. El control cognitivo [27] se define como el conjunto de mecanismos necesarios para que un individuo recupere y trabaje con representaciones internas a fin de conseguir una meta [27]. Este control depende de varias regiones de la corteza prefrontal. La memoria de trabajo se incluye dentro de los procesos de control cognitivo y se define como un sistema de procesamiento para almacenar, mantener y recuperar simultáneamente la información a fin de utilizarla en tareas complejas como la comprensión del lenguaje, el aprendizaje o el razonamiento [31]. La corteza prefrontal en sus regiones dorsolateral y ventrolateral se activan cuando los sujetos deben manipular información (por ejemplo, reordenar tres palabras en función de su agrado) en su memoria de trabajo, frente a cuando los sujetos sólo deben mantenerla disponible (repetir las tres palabras); en este último caso, sólo se activa la corteza prefrontal ventrolateral [28]. En la presente revisión únicamente se describe la participación de la corteza prefrontal en procesos de atención.

### **Mecanismo de atención top-down**

Una de las funciones atribuidas a la corteza prefrontal es la selección durante la atención. La selección se refiere a la capacidad de elegir de forma activa información sobre algún estímulo o algún atributo del estímulo y, paralelamente, inhibir el procesamiento de otras cualidades del estímulo u otros estímulos [32]. La activación de la corteza prefrontal, medida a través de RMf, se ha asociado con la selección, manipulación y control de la información [33]. Particularmente, la corteza prefrontal dorsolateral de forma bilateral se ha asociado al proceso de atención debido a que se activa cuando los sujetos realizan simultáneamente dos tareas con estímulos de diferente modalidad frente a cuando los sujetos desarrollan sólo una de las tareas [21,34,35]; lo anterior también ha sugerido que la activación de la corteza prefrontal no depende de la modalidad del estímulo, ya que ésta se presenta ante varias modalidades sensoriales [14,35]. De igual forma, se ha observado un aumento en la actividad de la corteza prefrontal dorsolateral durante el desarrollo de tareas que demandan una alta concentración por parte de los sujetos para detectar la presencia de un estímulo específico, como detectar un conjunto de letras sin sentido dentro de una



**Figura.** Ubicación aproximada de las regiones cerebrales implicadas en los procesos de atención y memoria en una imagen de RM de un cerebro humano. A la izquierda, en la región anterior se observa la corteza prefrontal anterior (CPFA), la corteza prefrontal dorsolateral (CPFDL) y la corteza prefrontal ventrolateral (CPFVL). Posterior a la cisura central se muestra la corteza parietal posterior que incluye la corteza parietal posterior superior (CPPS) y la corteza parietal posterior inferior (CPPI); el surco intraparietal (SIP) divide a la CPPS y a la CPPI. Hacia la región temporal se ubica, en el círculo, la unión temporoparietal, que incluye el giro temporal superior (GTS) y el giro supramarginal (GSM). A la derecha, se observa al lóbulo temporal medial (LTM) que incluye el hipocampo; mientras que hacia la región posterior se muestra la corteza occipital (CO), donde se encuentran las diferentes regiones de la corteza visual.

secuencia de palabras [36]. Wager y Smith [32] sugirieron que la región anterior y dorsolateral de la corteza prefrontal se encargan de seleccionar los estímulos relevantes para la tarea y de mantener esta selección a pesar de que aparezcan estímulos novedosos [37]. Al parecer, durante el proceso de atención la corteza prefrontal modula la corteza parietal posterior y otras regiones cerebrales a fin de favorecer la selección hacia un tipo particular de estímulos.

El lóbulo parietal se divide principalmente en dos regiones: la corteza somatosensorial y la corteza parietal posterior. En esta última se distinguen cuatro subregiones asociadas con la atención: el surco intraparietal, la corteza parietal posterior superior, la corteza parietal posterior inferior y la unión temporoparietal (Figura). La región parietal posterior se ha asociado generalmente con el procesamiento de la información espacial [38], aunque también participa en procesos de atención [39-41]. El surco intraparietal es el que marca la división entre ambas subregiones parietales, superior e inferior, mientras que la unión temporoparietal incluye el giro supramarginal y el giro temporal superior. El surco intraparietal y la corteza parietal posterior superior están involucrados en el mecanismo *top-down*, mientras que la corteza parietal posterior inferior y la unión temporoparietal en el de *bottom-up*. La función de la corteza parietal inferior y la unión temporoparietal se describirán en el apartado siguiente: 'Mecanismo de atención *bottom-up*'.

La función del surco intraparietal en el sistema *top-down* es la de detectar la presencia de un estímulo particular durante el desarrollo de una tarea [12,42]. Por ejemplo, cuando se presentan estímulos que distraen la atención de los sujetos, las neuronas de la región intraparietal aumentan su tasa de disparo [43], por lo que se sugirió que una de sus funciones es la de suprimir el procesamiento de los estímulos irrelevantes y focalizar hacia el estímulo relevante [40,42]. Se ha propuesto que el surco in-

traparietal y la corteza parietal posterior superior participan cuando ocurre un cambio de atención hacia un estímulo que varía su ubicación espacial [38,44], en el mantenimiento de la atención hacia un estímulo periférico [45], en tareas de atención dividida [21], en la integración de características físicas de un estímulo y en el rastreo de puntos en movimiento [44]. Wojciulik et al [40] demostraron que el surco intraparietal participa en procesos de atención visual en general y no sólo en procesos de atención específicos, como atender a una cualidad particular del estímulo, por ejemplo, su posición espacial. En tres tareas de atención diferentes, que no involucraron el lenguaje y que difirieron tanto en el tipo de estímulos (colores, rostros y letras) como en la consigna dada a los sujetos, Wojciulik et al [40] demostraron que se activó el surco intraparietal, en sus regiones occipital transversal y anterior, sin importar las diferencias entre las tareas ni entre los tipos de estímulos, lo que sugiere que esta región parietal tiene una función más general sobre la atención y no es exclusiva para la atención asociada a claves espaciales de los estímulos.

De igual forma, la corteza parietal posterior superior también genera una mayor activación cuando los sujetos atienden hacia la presentación de un estímulo visual en particular, cuyas características se han definido antes de iniciar el estudio [21, 42]; esta activación no es exclusiva para la información espacial, sino que también se genera cuando los sujetos atienden a otros rasgos del estímulo, como el color [19]. Esta función de la corteza parietal posterior superior de responder a otras cualidades del estímulo, además de a la información espacial, quedó también demostrada por Pollmann et al [46], quienes en un experimento probaron que la información presentada previamente deja una marca visual (huella mnemónica), lo que favorece la selección de los estímulos nuevos en una siguiente presentación del mismo patrón de estímulos; en este estudio, se mostraron

visualmente a los sujetos letras en diferentes posiciones; inmediatamente después, se mostraron esas mismas letras más el estímulo al que el sujeto debía responder en una posición nueva (una letra 'H' en color azul). La corteza parietal posterior superior se activó durante la primera presentación visual, lo que sugiere que esta región se asoció con la codificación de ese patrón visual; además, esta región se activó durante la presentación del estímulo novedoso (segundo patrón visual), junto con el surco intraparietal y el surco temporal posterior. La activación de la corteza parietal posterior superior durante el segundo patrón visual se interpretó como el rechazo activo hacia el procesamiento de los estímulos viejos para favorecer la codificación de los estímulos nuevos que demandaba la tarea, mientras que la activación del surco intraparietal se asoció con la detección del estímulo nuevo.

Es necesario precisar que la activación conjunta de la corteza prefrontal y de la corteza parietal posterior, particularmente la región superior y el surco intraparietal, es necesaria para que ocurra el mecanismo *top-down*. Pero no sólo hay una mayor activación en las regiones prefrontales y parietales durante el mecanismo *top-down*, sino también en regiones asociadas al procesamiento de la cualidad del estímulo, como la corteza visual extraestriada cuando se procesa el movimiento de una serie de puntos. En diferentes investigaciones [17,18,39,41] se ha observado que cuando se le pide al sujeto que atienda visualmente a una cualidad determinada del estímulo (por ejemplo, atender a un rostro o a la imagen de una casa, ambos objetos semitransparentes y sobrepuestos), existe una mayor activación en el área que se encarga de procesar esa cualidad, en comparación con otras áreas que no la procesan: específicamente, se observó una mayor activación en el área fusiforme medial, asociada al procesamiento de caras, cuando los sujetos atendían a las caras y una mayor activación en el área parahipocámpal, responsiva a lugares y casas, cuando los sujetos atendían a las casas [12,39]; sin embargo, ambas regiones respondieron a la presentación de los dos tipos de estímulos [17,39], la diferencia estuvo en la magnitud de la activación. De estos hallazgos se infiere que la activación de las regiones cerebrales asociadas al procesamiento de un estímulo visual que se está presentando depende de su mera aparición. Sin embargo, no siempre es así; esta activación simultánea de diferentes áreas visuales asociadas a la información secundaria o irrelevante depende de la dificultad de la tarea que el sujeto esté desarrollando [47-49]; es decir, en qué medida la cantidad de recursos cerebrales involucrados en la solución de una tarea permite o impide el procesamiento de estímulos irrelevantes. Para demostrar esta premisa, Rees et al [18] presentaron una palabra y alrededor de ella una serie de puntos moviéndose de forma radial, y les pidieron a sus sujetos que realizaran una de dos tareas: una de alta complejidad (detectar si la palabra era bisílaba o trisílaba) y otra de baja complejidad (responder si la palabra estaba escrita en letras mayúsculas o no). La activación en las regiones temporal medial y temporal medial superior (V5), áreas responsivas al movimiento, ocurrió sólo durante la tarea de baja complejidad, mientras que durante la tarea de alta complejidad hubo una supresión de la actividad en estas áreas. Estos resultados demuestran que el procesamiento visual está limitado por la capacidad de atención, evaluada por la complejidad de las tareas impuestas a los sujetos. La capacidad para procesar información irrelevante está determinada por la influencia de la corteza prefrontal dorsolateral sobre las cortezas parietal posterior y occipital ex-

traestriada [44]. La corteza prefrontal dorsolateral aumenta su activación, particularmente las neuronas que proyectan hacia la corteza parietal posterior y a la corteza occipital extraestriada, en condiciones de atención en comparación con una situación en que los estímulos no se atienden [44].

### **Mecanismo de atención bottom-up**

La región parietal posterior inferior y la unión temporoparietal ubicada más lateralmente participan en el mecanismo de selección *bottom-up* [23]. El daño unilateral en la corteza parietal posterior inferior en el hemisferio derecho provoca heminegligencia, neuropatología en que el paciente tiende a ignorar los estímulos contralaterales al área lesionada, por lo que deja de reconocer el lado izquierdo de su cuerpo como propio y por lo tanto deja de asearlo o cuidarlo [14]. Estos pacientes son incapaces de detectar estímulos novedosos en el ambiente, pero no tienen problema para dirigir su atención en función de una meta particular [23]. Una función adjudicada a la corteza parietal posterior inferior, particularmente a la unión temporoparietal, es la de detectar estímulos novedosos en el ambiente, lo que permite reorientar la atención del sujeto, divergiendo la atención inicial hacia el nuevo estímulo [23,46]. La unión temporoparietal, ubicada más lateralmente hacia la región temporal de la neocorteza, también responde con preferencia a estímulos relevantes o novedosos a los que el sujeto no está atendiendo [23,37,50]. Particularmente, las neuronas localizadas en el giro supramarginal y en el giro temporal superior responden a la novedad sin importar si el estímulo se presenta en modalidad visual, auditiva o táctil [50]. Es de destacar que la activación de la corteza parietal posterior inferior no sólo ocurre en el momento mismo en que se presenta el estímulo novedoso, sino también cuando se le pide al sujeto que de su memoria recupere el rostro de una persona y que se fije en un detalle particular de ese rostro (por ejemplo, ¿el presidente tiene labios delgados?), ya sea de la presentación previa de una fotografía (memoria a corto plazo) o bien de la representación interna de este personaje (memoria a largo plazo) [51]. La activación de la corteza parietal posterior inferior resultó mayor en el momento de recuperar los detalles de los rostros en contraste con la actividad cerebral de cuando los sujetos sólo recuperaron el rostro; este resultado sugiere que la atención también se orienta, incluso, sobre la memoria de una característica particular [51].

Estas regiones de la corteza parietal posterior se coordinan con la corteza frontal ventral para regular la detección de estímulos novedosos [23]. Pacientes con infartos crónicos en la corteza frontal no muestran la actividad electrofisiológica asociada a la detección de la novedad: el componente P300 obtenido mediante la técnica de potenciales relacionados con eventos (PRE) [37], registrado principalmente en la región parietal. Con esta técnica se hace un registro sobre el cuero cabelludo o intracranialmente del curso temporal de la actividad eléctrica cerebral asociada a la presentación de un evento. Los PRE se observan como cambios de la actividad eléctrica (medida en microvoltios) registrada en el sistema nervioso central generada por eventos externos o internos [52], y se analizan a partir del inicio de la presentación de un estímulo o en relación con la respuesta del sujeto. Daffner et al [37] presentaron a pacientes con lesión frontal, a otros con lesión parietal y a sujetos controles, secuencias de dibujos de línea: dibujos comunes, algunos presentados frecuentemente y otros no, y dibujos novedosos (formas que no corresponden a objetos conocidos) presentados infrecuentemen-

te. Los pacientes con lesión frontal atendieron (vieron) por menos tiempo a los estímulos novedosos que los pacientes con infartos crónicos en la corteza parietal posterior y que los sujetos controles. Además, en estos pacientes con lesión frontal se observó una importante disminución en la respuesta P300 distribuida en todo el cuero cabelludo, asociada a la novedad, en comparación con los pacientes con lesión parietal y con los sujetos controles. Estos hallazgos se interpretaron como una falta de control de la corteza frontal sobre las otras regiones cerebrales asociadas a la detección de la novedad, lo que sugiere que la región frontal se encarga de dirigir la atención a los estímulos novedosos y, por tanto, relevantes [37]. De lo anterior se deduce que la detección de un estímulo novedoso o relevante en el ambiente requiere de la activación conjunta de la corteza parietal posterior, particularmente las regiones del giro supramarginal, del giro temporal superior y de la unión temporoparietal, y de la corteza prefrontal.

### **Temporalidad de la atención**

A través de la técnica de PRE es posible rastrear la temporalidad en que ocurre el procesamiento de la información. Diversos estudios han descrito una secuencia de componentes de los PRE [53] positivos (P) y negativos (N) asociados a la atención, así como su probable origen cerebral [54,55]: P1, N1, P2 y N2. El componente P1 se ha registrado entre los 90 y 140 ms postestímulo en la región occipital V2, V3/V3a, seguido por el N1 entre 150 y 190 ms postestímulo con origen probable en múltiples regiones de la corteza extraestriada, corteza parietal posterior superior y surco intraparietal; luego se presenta el componente P2 entre 200 y 250 ms postestímulo con origen probable en la región parietal y el N2 entre 260 y 300 ms postestímulo proveniente de la corteza parietal. Estos componentes son respuestas tempranas asociadas a la atención que comienzan desde los 90 ms después del inicio de la presentación del estímulo. Todos estos componentes cambian su amplitud en función de si el sujeto atiende o no a los estímulos [54,56,57]. Por ejemplo, el componente P1 tiene mayor amplitud cuando el sujeto atiende a un estímulo en un campo visual, mientras que disminuye cuando el estímulo se presenta en el campo visual no atendido [53,55]. Sin embargo, en la corteza visual primaria V1 (corteza calcarina) se ha descrito un componente registrado entre los 50 y los 60 ms postestímulo llamado C1 [55], componente que –al contrario de los descritos en una latencia más tardía– no modifica su amplitud en función de la atención. Sin embargo, en esta misma región cerebral se ha observado entre los 150 y los 225 ms postestímulo actividad modulada por la atención [41,55]. Entonces, la respuesta neuronal asociada a la atención es igual para los estímulos atendidos y los no atendidos en regiones geniculoes-triatales en el área V1 alrededor de los 50 y 90 ms; es hasta los 80 y 130 ms postestímulo donde se da la amplificación inicial producto de la atención y se localiza en áreas extraestriadas con estímulos visuales. Según Di Russo et al [55], estas señales amplificadas se envían a las áreas occipitotemporales ventrales y a la corteza parietal dorsal, y regresan a la corteza visual primaria entre los 130 y 225 ms, probablemente en un proceso de refocalización, lo que indica que se presenta en esta latencia una modulación de la atención [41].

En resumen, la atención se puede definir como un aumento en la actividad neuronal provocada por la selección de un estímulo o por la detección de otro novedoso. En este proceso participan diferentes circuitos frontales-parietales y parietales-ron-

tales a través de los mecanismos *top-down* o *bottom-up*, respectivamente. La modulación de la atención en la modalidad visual comienza en las regiones extraestriadas a una latencia superior a los 80 ms y se observa hasta alrededor de los 300 ms después del inicio de la presentación del estímulo.

### **MEMORIA EPISÓDICA**

La memoria a largo plazo se puede definir como una serie de modificaciones morfológicas y funcionales en la transmisión sináptica, llevadas a cabo en el hipocampo y en la neocorteza, a través de diferentes mecanismos neuroquímicos [58] para fortalecer las conexiones sinápticas. Estos cambios morfológicos para que se traduzcan en memoria a largo plazo requieren de la activación de genes de expresión temprana y de expresión tardía [3,59], a fin de sintetizar proteínas que promuevan, por ejemplo, la formación de nuevos botones sinápticos o la morfogénesis de espinas dendríticas. Una estructura que participa de manera importante en este cambio fisiológico es el LTM, que está compuesto por la formación hipocampal (giro dentado, hipocampo, subículo, presubículo, parasubículo y corteza entorrinal) y estructuras adyacentes como la corteza perirrinal y el giro parahipocampal [60]. Estas estructuras participan en la consolidación de la información, es decir, en el proceso fisiológico a través del cual la información adquirida permanece de forma duradera y se establece a largo plazo, por lo que deja de ser frágil y susceptible de eliminación [61]. Estudios con animales y con pacientes humanos han demostrado que la lesión en el LTM se ha asociado con la pérdida de la capacidad para establecer nuevas memorias [62,63], particularmente si la lesión ocurre en la corteza entorrinal y en el hipocampo. En diversas investigaciones se ha observado la activación del LTM, tanto en la fase de codificación de la información [64,65] como en la de su recuperación [29,66]. A continuación se describirán algunos de estos estudios.

#### **Fase de codificación o adquisición**

La fase de codificación en la memoria episódica se da en el momento en que se está adquiriendo la información. Se ha propuesto que durante esta fase la información proveniente de las neocortezas primarias y también de las neocortezas de asociación (por ejemplo, cortezas parietales, temporales y prefrontales) se transmite hacia el giro parahipocampal y la corteza perirrinal, que a su vez envían esta señal a la corteza entorrinal, particularmente a sus capas II y III [67]. La corteza entorrinal es entonces la principal entrada de la información hacia el giro dentado del hipocampo. Los axones de las células granulares del giro dentado, llamados fibras musgosas, hacen sinapsis hacia las neuronas piramidales de CA3 (cuerno de Amón, CA1, CA2, CA3 y CA4, nomenclatura introducida por Lorente de No en 1934 para cada una de las regiones del hipocampo en función del tamaño y apariencia de sus células). Los axones de las neuronas piramidales de CA3, a través de las fibras colaterales de Schaffer, proyectan a la región CA1 del hipocampo y, desde esta región, la información se proyecta hacia el subículo. De aquí, la información que llega al hipocampo puede tener dos rutas de salida. La primera que va de CA1-subículo hacia el tálamo y hacia los cuerpos mamilares, vía la fimbria/fórnix. La segunda vía proyecta desde CA1-subículo hacia las áreas que originalmente enviaron la información al hipocampo, a través de la corteza entorrinal y luego a través de la corteza perirrinal y

el giro parahipocampal [67], lo que permite la consolidación de la información en la memoria a largo plazo [11]. Cabe recordar que las conexiones entre la neocorteza y la formación hipocampal son recíprocas, por lo que los sitios en la neocorteza en que se origina la activación sináptica son los sitios en que es altamente probable que se encuentre almacenada la información [68]. La información de las aferencias que recibe la formación hipocampal ha sido integrada previamente por la corteza peririnal, el giro parahipocampal y la corteza entorrinal [11]. Esto sugiere que la información proveniente del medio externo inicialmente alcanza una representación monomodal, luego una polimodal y posteriormente, una supramodal o amodal, lo que significa que conforme la información se aproxima a la formación hipocampal alcanza una mayor abstracción porque se integran y asocian las características del material que se ha de almacenar [11]. Asimismo, se ha demostrado la existencia de neuronas en la corteza entorrinal que responden sólo cuando conjuntamente se activan varias áreas corticales y envían la información hacia el giro dentado [11]. Tanto el giro dentado como la región de CA3 del hipocampo tienen una red reverberante autoasociativa para aprender incluso en un solo ensayo y consolidar la información [69]. Se ha estimado en monos que el tiempo en que la transmisión sináptica se reenvía del LTM a la neocorteza (por ejemplo, a la corteza visual) es de alrededor de 400 ms posteriores a la presentación del estímulo, y habrá algunos períodos de cientos de ms en que las señales de entrada con las de salida de las cortezas de asociación ocurren simultáneamente [67]. Cabe recordar que el período de consolidación aumenta conforme a la evolución de las especies [58].

A través de las técnicas de PRE y de RMf es posible registrar diferencias en los patrones de actividad cerebral durante la adquisición de la información en función de si su recuperación posterior fue exitosa o no [29,70-73]. A esta diferencia en los patrones de actividad se le ha denominado efecto subsecuente de memoria. Alrededor de los 500 ms después del inicio de la presentación del estímulo (por ejemplo, palabras, rostros, imágenes o dibujos de líneas de objetos) se ha registrado un aumento en la amplitud de un componente P de los PRE en la región parietal asociado con los estímulos subsecuentemente reconocidos en comparación con los subsecuentemente olvidados [70,73-77]. Van Petten et al [75] encontraron el efecto subsecuente de memoria con palabras, pero no cuando los estímulos fueron patrones de líneas sin sentido, por lo que sugirieron que este efecto refleja la relación que se establece durante la codificación entre el estímulo y los conocimientos previamente existentes en memoria, de allí que, al no haber conocimientos previos asociados a los patrones de líneas sin sentido, el componente P no fue disímil entre los ensayos subsecuentemente reconocidos y los olvidados. Fernández et al [64] implantaron electrodos en el hipocampo a pacientes con epilepsia del LTM mientras memorizaban una serie de palabras. Posteriormente, después de 30 s tras la presentación de la lista, los sujetos debían recordar las palabras en cualquier orden. En este estudio se observó el efecto subsecuente de memoria en el hipocampo: una mayor amplitud positiva a partir de los 500 ms después del inicio de la presentación de los estímulos para las palabras recordadas en comparación con las olvidadas. Este hallazgo indica que la formación de la memoria declarativa llevada a cabo por el hipocampo comienza alrededor de los 500 ms en humanos y que, de acuerdo a Van Petten et al [75], implica la reactivación de conocimiento previo. Este hallazgo

ha sido replicado con RMf, se ha detectado el efecto subsecuente de memoria en el hipocampo a través de una mayor activación ante los estímulos posteriormente reconocidos en comparación con los no reconocidos [65]; igualmente, se ha observado una mayor activación durante la codificación en el giro parahipocampal asociada a palabras posteriormente reconocidas juzgadas con una alta fiabilidad de respuesta en comparación con palabras olvidadas [72] y con palabras posteriormente reconocidas pero juzgadas con una baja fiabilidad de respuesta [78]. Otro estudio con RMf demostró una correlación positiva entre la activación hemodinámica en la parte posterior de la corteza entorrinal durante la fase de codificación y la cantidad de palabras que los sujetos pudieron recordar posteriormente con la ayuda de una clave (las tres primeras letras de las palabras estudiadas). Esto es, a mayor número de palabras recordadas, mayor activación de la corteza entorrinal posterior, por lo que la magnitud de la activación de esta región puede predecir el recuerdo posterior de las palabras [79]. Debemos señalar que no sólo el efecto subsecuente de memoria se presenta en las diferentes estructuras del LTM durante la codificación, sino también en otras regiones como la corteza prefrontal (giro frontal inferior [29,65,72,80]) o regiones corticales primarias (corteza occipital lateral [29]). Estos hallazgos dejan claro que la activación del giro parahipocampal, de la corteza entorrinal y del hipocampo se relaciona con la codificación de la información; que la magnitud de la activación de estas regiones predice el recuerdo subsecuente de la información y que en este sistema de procesamiento también participan la corteza prefrontal y las cortezas primarias a donde llega inicialmente la información.

#### *Fase de recuperación*

La recuperación es el proceso en que se extrae información almacenada en la memoria a largo plazo para usarla o emitir una conducta [81]. En este contexto, el hipocampo y la corteza prefrontal también funcionan conjuntamente. Durante la recuperación, el hipocampo recibe de la neocorteza la entrada de información y reenvía proyecciones eferentes hacia la neocorteza (regiones en que la información está almacenada, probablemente en diferentes áreas corticales donde se encuentran los diferentes componentes de esa memoria particular), por lo que el hipocampo actúa como un coordinador en la reactivación de las representaciones almacenadas [58].

Viskontas et al [82] registraron los patrones de disparo de neuronas en diferentes estructuras: amígdala, hipocampo, corteza entorrinal y giro parahipocampal en pacientes epilépticos implantados con electrodos intracraneales mientras realizaban una tarea de reconocimiento continuo. La tarea consistió en la presentación de imágenes de paisajes o de rostros y los sujetos tenían que responder en cada ensayo si ya habían visto esa imagen o no. El 14% de las 237 células registradas en cada paciente en estas estructuras, durante un segundo después de la presentación del estímulo, respondieron sólo cuando los sujetos detectaron correctamente las imágenes nuevas; el 18% de las neuronas en el hipocampo y el 13% de las neuronas en la corteza entorrinal disminuyeron su frecuencia de disparo cuando se presentaron las imágenes viejas, mientras que el 10% de las neuronas de la amígdala y el 5% de las neuronas del giro parahipocampal aumentaron su actividad asociada a los estímulos viejos; y el 15% de las neuronas del giro parahipocampal también aumentaron su frecuencia de disparo. Pero cuando se pre-

sentaron los estímulos nuevos, tal como se ha observado en la RMf, hubo una mayor activación de esta región asociada a los estímulos nuevos [65]. Los autores sugirieron que la disminución de la frecuencia de disparo en las neuronas hipocampales y en las de la corteza entorrinal ante los estímulos viejos probablemente ocurrió por una inhibición del disparo neuronal producto de una codificación esparcida (*sparse encoding*) de la información en estas dos regiones. La codificación esparcida de una señal es aquella en que dentro de una red sólo una cantidad limitada de neuronas se activa ante la presencia de un estímulo [83], en este caso, por la presencia de los estímulos viejos. El hipocampo utiliza codificación esparcida porque representa los elementos de un evento mediante unas cuantas neuronas en vez de muchas, y así evita la interferencia de sobreponer diferentes representaciones de diferentes estímulos. A través de este tipo de la codificación el hipocampo puede hacer una separación de patrones de frecuencia, lo que aumenta su capacidad de almacenamiento en el sistema y reduce la probabilidad de usar las mismas sinapsis [84].

Estudios con registros sobre el cuero cabelludo han podido distinguir dos componentes de los PRE asociados al reconocimiento de información repetida (vieja) en comparación con aquella experimentada por primera vez (nueva), un componente N que ocurre alrededor de los 400 ms seguido por un componente P, alrededor de los 600 ms tras el inicio de la presentación del estímulo [85-88]. La amplitud del componente N aumenta si el estímulo es novedoso, mientras que disminuye si se presentó previamente [89,90]. En contraste, el componente P con distribución parietal tiene una amplitud mayor asociada a la presentación de los estímulos viejos reconocidos correctamente en comparación con los nuevos [85,87]. Otros estudios han demostrado que este último componente varía su amplitud y su distribución topográfica en función de la fiabilidad que comunican los sujetos al responder ante los estímulos viejos (alta y baja fiabilidad) [91], o en función de si los sujetos recuperan conscientemente el contexto (por ejemplo, espacial) circundante al estímulo que puede ocurrir mediante la recolección (es decir, la certeza de haber experimentado el estímulo) o la familiaridad (es decir, la sensación incierta de haber experimentado previamente al estímulo) [92]. Por ejemplo, se ha informado de una mayor amplitud del componente P para las palabras reconocidas con una alta fiabilidad en comparación con las reconocidas con baja fiabilidad [91]; y cuando se recupera el contexto en que se presentó el estímulo, ya sea de forma subjetiva (recolección) u objetiva (color o tipo de voz de presentación del estímulo) se observa una distribución frontal de este componente [93-95].

Smith et al [85] encontraron la ausencia del componente P acaecido alrededor de los 500 ms postestímulo en pacientes con lobectomía temporal anterior izquierda durante el reconocimiento de palabras, mientras que sí se presentó en aquellos pacientes con lobectomía temporal anterior derecha y en sujetos controles. Estos resultados sugieren que el LTM izquierdo es importante para la recuperación de memoria episódica verbal e, incluso, el LTM puede ser el generador de este componente de los PRE. Recordemos que la formación hipocampal crea la memoria de las relaciones espaciotemporales asociadas a un episodio particular [96]. Para lograr tales asociaciones, esta región interactúa con la neocorteza; entonces, la lesión en el LTM izquierdo impide que se lleve a cabo este proceso, particularmente para el material verbal [97]. Existe evidencia con RMf de

la activación hipocampal durante la recuperación del contexto en que la información se adquirió [29,66], por lo que esta activación podría asociarse al componente P de los PRE generado alrededor de los 600 ms postestímulo. Sin embargo, esto no está confirmado; e incluso se ha propuesto otro posible origen de este componente, la corteza parietal posterior que se ha observado genera una mayor respuesta hemodinámica para los estímulos viejos en comparación con los nuevos [30,98]. Kahn et al [98] identificaron el patrón temporal a través de magnetoencefalografía y la actividad hemodinámica mediante RMf asociada a la recuperación exitosa del contexto en que se aprende el estímulo: se registró una mayor activación en la corteza parietal inferior entre los 600 y 800 ms después de la presentación de la palabra cuando el sujeto identificó correctamente el contexto que cuando no lo hizo; además, se observó una mayor activación en esta misma región, aunque no con la misma magnitud, entre los 400 y 600 ms postestímulo para las palabras viejas en comparación con las nuevas. Estos resultados demostraron que la corteza parietal inferior responde similarmente cuando el sujeto reconoce correctamente o no el contexto en que se aprendió la información [98].

El aumento de la activación en otras regiones como los giros frontal inferior, medial y superior izquierdos demuestran que estas regiones también son sensibles a la recuperación exitosa del contexto [29,66]. La activación en regiones frontales puede ser el origen del componente P de los PRE registrado en la región frontal asociado a la recuperación exitosa del contexto [93]. Se ha observado que diferentes regiones de la corteza prefrontal participan diferencialmente durante el proceso de recuperación, particularmente, la corteza ventrolateral y la corteza dorsolateral. La corteza prefrontal ventrolateral detecta las claves del estímulo que se ha de recuperar (por ejemplo, si es una imagen o una palabra) antes de iniciar la búsqueda en el LTM; además, la corteza prefrontal ventrolateral busca que exista concordancia entre la clave y la información almacenada, también se encarga de mantener la información cuando ya se ha recuperado; mientras que la corteza prefrontal dorsolateral se encarga de controlar y verificar estos procesos, es decir, compara la información recuperada con la especificada por la clave; de este modo, la memoria está disponible incluso para un recuerdo explícito o consciente [81]. Parece ser que la activación de la corteza prefrontal anterior (área 10 de Brodman) ocurre cuando el sujeto requiere realizar un proceso más complejo para recuperar detalles de la información almacenada [81].

A través de estos estudios podemos observar que para la recuperación episódica de la información debe existir un diálogo entre el LTM y la corteza prefrontal. Además, el proceso de recuperación a través de una tarea de reconocimiento –juicio viejo/nuevo– toma alrededor de 600 ms postestímulo o probablemente más cuando se deben recuperar los detalles circundantes a la información de interés. Igualmente, cuando el sujeto requiere recuperar estos detalles, existe una mayor activación del LTM así como de la corteza prefrontal en comparación de cuando no lo requiere.

## ATENCIÓN Y MEMORIA EPISÓDICA

La participación de la atención sobre la memoria episódica ocurre durante la codificación y la recuperación. Durante el estado de vigilia requerimos de una alta activación de los sistemas de neurotransmisión catecolaminérgico y colinérgico (del cerebro

basal anterior). El primero interviene en la activación cerebral generalizada durante la vigilia; mientras que el sistema colinérgico del cerebro basal anterior envía proyecciones a la neocorteza y en especial a regiones prefrontales, para así desarrollar y mantener la atención del sujeto durante una tarea [99]. Una función de las proyecciones colinérgicas del cerebro basal anterior hacia la región prefrontal es facilitar la regulación del procesamiento *top-down* durante tareas de atención, a fin de aumentar el procesamiento sensorial de los estímulos relevantes y omitir el procesamiento de los estímulos irrelevantes. Asimismo, el sistema colinérgico del cerebro basal anterior inerva de manera importante la formación hipocámpal [99]. Se ha demostrado en animales y en humanos que la lesión en fibras colinérgicas de las capas II y III (entrada de información al hipocampo) y de las capas III, IV y V (salida de información del hipocampo) de la corteza entorrinal interfiere con la formación de la memoria declarativa [100,101], por lo que esta estructura parece ser una de las interfases entre la atención y la formación de la memoria episódica.

Cabeza et al [102] trataron de discernir qué regiones cerebrales se activan de forma común en la recuperación episódica y la atención visual, y cuáles se activan en cada uno de estos procesos a través de RMf. Durante la fase de codificación, los sujetos realizaron un juicio vivo/no vivo de la palabra presentada y, durante la recuperación episódica, emitían un juicio en función de la recolección o familiaridad de la palabra vieja o si ésta era una nueva. Durante la tarea de atención visual, el sujeto respondía si centelleaba o no una letra 'B'; el registro fisiológico se realizó de manera separada durante la tarea de atención y la tarea de recuperación episódica. En ambas tareas se presentó una activación de la corteza prefrontal derecha, corteza parietal, cíngulo anterior y tálamo, por lo que estas regiones no tienen una asociación particular con la recuperación episódica, sino que también se asocian con la atención; en tanto que la corteza prefrontal izquierda y regiones frontopolares presentaron una mayor actividad durante la recuperación episódica que durante la atención visual. Los autores interpretaron que la activación de la corteza prefrontal se asocia a la recuperación episódica o a la atención visual en función de la lateralización. La activación izquierda parece reflejar una mayor demanda semántica durante la recuperación episódica, mientras que la activación del lado derecho puede asociarse a una mayor demanda de atención sostenida durante la tarea de atención visual. Es de destacar que durante las dos tareas se activó de forma similar el LTM, probablemente por su participación en otros procesos como en la memoria de trabajo, para mantener las representaciones del estímulo durante la tarea de atención visual [102]. Sin embargo, se requiere de más investigación para confirmar estos hallazgos.

### INTERACCIÓN ENTRE ATENCIÓN Y MEMORIA EPISÓDICA

Las investigaciones revisadas nos permiten proponer cómo la atención y la memoria interactúan. En un inicio, las poblaciones neuronales aumentan su frecuencia de disparo en el momento de focalizar un estímulo, ya sea por la dirección hacia una meta o por la detección de estimulación novedosa o infrecuente. Al aumentar la frecuencia de disparo en las áreas corticales primarias, el estímulo atendido recluta una mayor cantidad de neuronas que responden en comparación con la cantidad de neuronas que reclutan aquellos estímulos que están presentes, pero que

no se están seleccionando en ese momento; este incremento en la activación neuronal asociada al estímulo atendido parece depender de la dificultad de la tarea que se está realizando en ese instante. Este proceso de atención ocurre dentro de los primeros 300 ms una vez presentado el estímulo. De este modo, el estímulo atendido entonces va estableciendo una serie de códigos de frecuencia de disparo en diferentes áreas de la neocorteza, desde regiones corticales primarias hasta regiones de asociación; luego, estos patrones de disparo envían información a la corteza peririnal y al giro parahipocámpal, y de allí a la corteza entorrinal, aferencia principal al hipocampo. La información de tipo espacial es más probable que se codifique en el hipocampo derecho, mientras que la información de tipo verbal, en el hipocampo izquierdo. Entonces, la información que entra en el circuito hipocámpal puede reverberar y emitir patrones de disparo eferentes nuevamente hacia la neocorteza, probablemente alrededor de 500 ms después del inicio de presentación del estímulo para reestablecer conexiones con información almacenada previamente. Cuando la corteza entorrinal y el hipocampo detecten que el estímulo ya se ha procesado, disminuirán su tasa de disparo, mientras que regiones como la amígdala o la corteza parahipocámpal aumentarán su tasa de disparo. Este patrón de actividad señalará si el estímulo es nuevo o repetido. Habrá información que se pierda y otra que permanezca en estos circuitos; su consolidación dependerá de la activación de genes de expresión temprana y de genes de expresión tardía que promuevan la síntesis de proteínas. Este proceso ocurre tanto en el LTM, como en las áreas corticales que generaron las aferencias al LTM. La pregunta que salta en este momento es por qué entonces no podemos almacenar toda la información que recibimos del ambiente si el hipocampo recibe esta información. Probablemente porque la corteza peririnal y el giro parahipocámpal filtran la información que se procesará: aquella información que se ha atendido y que, por lo tanto, ha provocado mayor activación en las áreas cerebrales que se encargan de procesarla parece tener mayor probabilidad de llegar a codificarse. Se ha sugerido [83] que el hipocampo tiene una capacidad limitada, por lo que —a pesar del mecanismo de codificación esparcida— puede haber interferencia de información y por lo tanto ésta no se logra codificar y menos consolidar. Cabe recordar que existen mecanismos moleculares que se tienen que activar para consolidar la información [3]. Sin embargo, también existe evidencia conductual [49] que sugiere que la memoria episódica es capaz de almacenar información irrelevante, esto es, aquella que no es útil para la tarea principal que el sujeto desarrolla.

Durante la recuperación explícita o consciente de la información se requiere de la participación de la corteza prefrontal, particularmente de las regiones ventrolateral, dorsolateral y anterior junto con el LTM. La atención en este caso permite seleccionar las claves de la información que tiene que recuperar, así como revisar y controlar la recuperación de la información del LTM. También durante el reconocimiento de la información participan la corteza parietal y otras regiones cuya activación refleja la reactivación de regiones corticales primarias en que inicialmente se produjo la codificación de la información. Parece ser que también durante la recuperación de la información la atención amplifica la frecuencia de disparo en estas regiones. Entonces, la atención figura de forma dinámica y paralela durante la recuperación de la información, constantemente seleccionando y revisando la información de entrada y salida a fin de conseguir una meta particular.

Conocer los mecanismos que están implicados en la regulación de estos dos procesos cognitivos, así como su interacción, puede ser útil en situaciones de la vida cotidiana en que sea posible manipular la atención o en el tratamiento de pacientes neurológicos con déficit de atención. La atención puede manipularse mediante la implementación de estímulos novedosos, la inserción de cambios en la intensidad de los estímulos y la evitación de la presentación simultánea de estímulos relevantes en una misma modalidad.

Uno de los principales intereses de las neurociencias es explicar las redes neuronales (*networks*) que subyacen tras las diferentes funciones cerebrales. Las redes neuronales suponen una explicación de la arquitectura del cerebro desde una perspectiva funcional. En el caso de la memoria episódica, estas redes se conocen parcialmente. Las fibras encargadas de transmitir información entre la neocorteza y las diferentes estructuras del LTM se han descrito con detalle debido a su anatomía aparente; asimismo, se tiene conocimiento de la secuencia de eventos que ocurre cuando estas estructuras intervienen en la codificación y recuperación de la información. Sin embargo, aún no es posible describir las redes neuronales de este sistema mnemónico en relación con la neocorteza, ya que ocurren numerosas sinapsis simultáneamente y aún no existe un modelo que explique –respecto a la sinapsis– la actividad que observamos cuando se emplean técnicas de neuroimagen. Estas técnicas proporcionan información sobre las regiones cerebrales involucradas en diferentes procesos cerebrales; sin embargo, carecen de resolución espacial y temporal para establecer la secuencia en que dichas regiones interactúan y cómo ocurre esa interacción [103]. Por ello, el conocimiento actual sobre redes funcionales entre poblaciones neuronales en relación con la

neocorteza es aún limitado y esto ocurre también con otros procesos cognitivos como la atención.

La interacción neurofuncional entre atención y memoria episódica que se propone en la presente revisión concibe la memoria episódica como un sistema, es decir, como un conjunto de poblaciones neuronales especializadas en el almacén de nuestras experiencias personales ligadas a un momento y lugar determinados [2]. Esta perspectiva encuentra su principal sustento empírico en los pacientes amnésicos que muestran trastornos de memoria específicos atribuidos a diferentes sistemas mnemónicos [62]. Sin embargo, existe la propuesta alterna que concibe la memoria como un proceso unitario que se encarga de almacenar todo tipo de información independientemente de su contenido [104]. En esta perspectiva, lo relevante no es la búsqueda de sistemas neuronales funcionalmente independientes sino el estudio de las diferentes operaciones mentales que subyacen tras una tarea de memoria y que pueden emplearse en otras tareas e incluso en otros procesos cognitivos. Del mismo modo, en la presente revisión, la atención se analizó desde la perspectiva de los mecanismos *top-down* y *bottom-up* que suponen la interacción de regiones parietales y prefrontales específicas para cada uno de estos mecanismos. Sin embargo, la atención también se ha dividido en el sistema posterior de la atención y el sistema anterior de la atención. El sistema posterior depende de la corteza parietal y se encarga de dirigir la atención hacia un lugar específico; mientras que la corteza frontal es responsable del sistema anterior que se encarga del control ejecutivo de la atención [105]. De lo anterior se deriva que otras posibles explicaciones sobre la interacción de la atención y la memoria episódica son seguramente plausibles si estos procesos se conciben desde una óptica diferente.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Dudai Y. Memory from A to Z. Keywords, concepts and beyond. Oxford: Oxford University Press; 2002.
- Tulving E. Episodic memory: from mind to brain. *Annu Rev Psychol* 2002; 53: 1-25.
- Kandel ER, Kupfermann I, Iversen S. Learning and memory. In Kandel ER, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neural science. New York: McGraw-Hill-Health Division; 2000. p. 1227-46.
- Atkinson R, Schiffrin RM. Human memory: a proposed system and its control processes. In Spence KW, ed. Psychology of learning and motivation: advances in research and theory. New York: Academic Press; 1968. p. 89-195.
- Squire LR, Knowlton BJ. Memory, hippocampus, and brain systems. In Gazzaniga MS, ed. The cognitive neurosciences. Cambridge: MIT Press; 1995. p. 825-37.
- Milner B, Squire LR, Kandel ER. Cognitive neuroscience and the study of memory. *Neuron* 1998; 20: 445-68.
- French BF, Zentall SS, Bennett D. Short-term memory of children with and without characteristics of attention deficit hyperactivity disorder. *Learn Individ Differ* 2001; 13: 205-25.
- Hervey A, Epstein JN, Curry JF. Neuropsychology of adults with attention-deficit/hyperactivity disorder: a meta-analytic review. *Neuropsychology* 2004; 18: 485-503.
- Reinitz M, Morrissey J, Demb J. Role of attention in face encoding. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 1994; 20: 161-8.
- Craik FI, Govoni R, Naveh-Benjamin M, Anderson ND. The effects of divided attention on encoding and retrieval processes in human memory. *J Exp Psychol Gen* 1996; 125: 159-80.
- Lavenex P, Amaral DG. Hippocampal-neocortical interaction: a hierarchy of associativity. *Hippocampus* 2000; 10: 420-30.
- Kanwisher N, Wojciulik E. Visual attention: insights from brain imaging. *Nat Rev Neurosci* 2000; 1: 91-100.
- Laberge D. Computational and anatomical models of selective attention in object identification. In Gazzaniga MS, ed. The cognitive neurosciences. Cambridge: MIT Press; 1995. p. 649-63.
- Rees G, Lavie N. What can functional imaging reveal about the role of attention in visual awareness? *Neuropsychologia* 2001; 39: 1343-53.
- Courtney SM, Ungerleider LG, Keil K, Haxby JV. Transient and sustained activity in a distributed neural system for human working memory. *Nature* 1997; 386: 608-11.
- Haenny PE, Schiller PH. State dependent activity in monkey visual cortex. I. Single cell activity in V1 and V4 on visual tasks. *Exp Brain Res* 1988; 69: 225-44.
- Chawla D, Rees G, Friston KJ. The physiological basis of attentional modulation in extrastriate visual areas. *Nat Neurosci* 1999; 2: 671-6.
- Rees G, Frackowiak R, Frith CD. Two modulatory effects of attention that mediate object categorization in human cortex. *Science* 1997; 275: 835-8.
- Giesbrecht B, Woldorff MG, Song AW, Mangun GR. Neural mechanisms of top-down control during spatial and feature attention. *Neuroimage* 2003; 19: 496-512.
- Ress D, Backus B, Heeger D. Activity in primary visual cortex predicts performance in a visual detection task. *Nat Neurosci* 2000; 3: 940-5.
- Loose R, Kaufmann C, Auer DP, Lange KW. Human prefrontal and sensory cortical activity during divided attention tasks. *Hum Brain Mapp* 2003; 18: 249-59.
- Sarter M, Givens B, Bruno JP. The cognitive neuroscience of sustained attention: where top-down meets bottom-up. *Brain Res Brain Res Rev* 2001; 35: 146-60.
- Corbetta M, Shulman GL. Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci* 2002; 3: 201-15.
- Yantis S, Schwarzbach J, Serences JT, Carlson RL, Steinmetz MA, Pekar JJ, et al. Transient neural activity in human parietal cortex during spatial attention shifts. *Nat Neurosci* 2002; 5: 995-1002.
- Posner MI. Orienting of attention. *Q J Exp Psychol* 1980; 32: 3-25.
- Simons DJ. Attentional capture and inattention blindness. *Trends Cogn Sci* 2000; 4: 147-55.
- Wagner AD, Bunge SA, Badre D. Cognitive control, semantic memory, and priming: contributions from prefrontal cortex. In Gazzaniga

- MS, ed. *The cognitive neurosciences III*. Cambridge: MIT Press; 2004. p. 709-25.
28. Wagner AD, Maril A, Bjork RA, Schacter DL. Prefrontal contributions to executive control: RMf evidence for functional distinctions within lateral prefrontal cortex. *Neuroimage* 2001; 14: 1337-47.
  29. Cansino S, Maquet P, Dolan RJ, Rugg MD. Brain activity underlying encoding and retrieval of source memory. *Cereb Cortex* 2002; 12: 1048-56.
  30. Konishi S, Wheeler ME, Donaldson DI, Buckner RL. Neural correlates of episodic retrieval success. *Neuroimage* 2000; 12: 276-86.
  31. Baddeley A. Working memory. *Science* 1992; 255: 556-9.
  32. Wager TD, Smith EE. Neuroimaging studies of working memory: a meta-analysis. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2003; 3: 255-74.
  33. Fletcher PC, Henson RN. Frontal lobes and human memory: insights from functional neuroimaging. *Brain* 2001; 124: 849-81.
  34. Koechlin E, Basso G, Pietrini P, Panzer S, Grafman J. The role of the anterior prefrontal cortex in human cognition. *Nature* 1999; 399: 148-51.
  35. Rowe J, Friston K, Frackowiak R, Passingham R. Attention to action: specific modulation of corticocortical interactions in humans. *Neuroimage* 2002; 17: 988-98.
  36. Banich MT, Milham MP, Atchley R, Cohen NJ, Webb A, Wszalek T, et al. RMf studies of Stroop tasks reveal unique roles of anterior and posterior brain systems in attentional selection. *J Cogn Neurosci* 2000; 12: 988-1000.
  37. Daffner KR, Scinto LF, Weitzman AM, Faust R, Rentz DM, Budson AE, et al. Frontal and parietal components of a cerebral network mediating voluntary attention to novel events. *J Cogn Neurosci* 2003; 15: 294-313.
  38. Corbetta M, Miezin FM, Shulman GL, Petersen SE. A PET study of visuospatial attention. *J Neurosci* 1993; 13: 1202-26.
  39. O'Craven K, Downing P, Kanwisher N. RMf evidence for objects as the units of attentional selection. *Nature* 1999; 401: 584-7.
  40. Wojciulik E, Kanwisher N. The generality of parietal involvement in visual attention. *Neuron* 1999; 23: 747-64.
  41. Liu T, Slotnick SD, Serences JT, Yantis S. Cortical mechanisms of feature-based attentional control. *Cereb Cortex* 2003; 13: 1334-43.
  42. Belmonte MK, Yurgelun-Todd DA. Anatomic dissociation of selective and suppressive processes in visual attention. *Neuroimage* 2003; 19: 180-9.
  43. Powell KD, Goldberg ME. Response of neurons in the lateral intraparietal area to a distractor flashed during the delay period of a memory-guided saccade. *J Neurophysiol* 2000; 84: 301-10.
  44. Büchel C, Friston KJ. Modulation of connectivity in visual pathways by attention: cortical interactions evaluated with structural equation modeling and fMR. *Cereb Cortex* 1997; 7: 768-78.
  45. Vandenberghe R, Duncan J, Dupont P, Ward R, Poline JB, Bormans G, et al. Attention to one or two features in left or right visual field: a positron emission tomography study. *J Neurosci* 1997; 17: 3739-50.
  46. Pollmann S, Weidner R, Humphreys GW, Olivers CNL, Müller K, Lohmann G, et al. Separating distractor rejection and target detection in posterior parietal cortex—an event-related fMR study of visual marking. *Neuroimage* 2003; 18: 310-23.
  47. Kellogg RT. Is conscious attention necessary for long-term storage? *J Exp Psychol Hum Learn Mem* 1980; 6: 379-90.
  48. Lavie N. Perceptual load as a necessary condition for selective attention. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1995; 21: 451-68.
  49. Kellogg RT, Newcombe C, Kammer D, Schmitt K. Attention in direct and indirect memory tasks with short- and long-term probes. *Am J Psychol* 1996; 109: 205-17.
  50. Downar J, Crawley AP, Mikulis DJ, Davis KD. A cortical network sensitive to stimulus salience in a neutral behavioral context across multiple sensory modalities. *J Neurophysiol* 2002; 87: 615-20.
  51. Ishai A, Haxby JV, Ungerleider LG. Visual imagery of famous faces: effects of memory and attention revealed by fMR. *Neuroimage* 2002; 17: 1729-41.
  52. Picton TW, Lins OG, Scherg M. The recording and analysis of event-related brain potentials. In Boller J, Grafman J, eds. *Handbook of neuropsychology*. Amsterdam: Elsevier; 1995. p. 3-74.
  53. Hillyard S, Munte T. Selective attention to color and location: an analysis with event-related brain potentials. *Percept Psychophys* 1984; 36: 185-98.
  54. Woldorff MG, Matzke M, Zamarripa F, Fox PT. Hemodynamic and electrophysiological study of the role of the anterior cingulate in target-related processing and selection for action. *Hum Brain Mapp* 1999; 8: 121-7.
  55. Di Russo F, Martínez A, Hillyard SA. Source analysis of event-related cortical activity during visuo-spatial attention. *Cereb Cortex* 2003; 13: 486-99.
  56. Hillyard SA. Electrophysiology of human selective attention. *Trends Neurosci* 1985; 8: 400-405.
  57. Drysdale KA, Fulham WR, Finlay DC. Event-related potential response to attended and unattended locations in an interference task. *Biol Psychol* 1998; 48: 1-19.
  58. Dash PK, Hebert AE, Runyan JD. A unified theory for systems and cellular memory consolidation. *Brain Res Brain Res Rev* 2004; 45: 30-7.
  59. Lamprecht R, LeDoux J. Structural plasticity and memory. *Nat Rev Neurosci* 2004; 5: 45-54.
  60. Amaral DG. Introduction: what is where in the medial temporal lobe? *Hippocampus* 1999; 9: 1-6.
  61. Wixted JT. The psychology and neuroscience of forgetting. *Annu Rev Psychol* 2004; 55: 235-69.
  62. Scoville WB, Milner B. Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1957; 20: 11-21.
  63. Álvarez P, Zola-Morgan S, Squire LR. Damage limited to the hippocampal region produces long-lasting memory impairment in monkeys. *J Neurosci* 1995; 15: 3796-807.
  64. Fernández G, Effern A, Grunwald T, Pezer N, Lehnertz K, Dümpelmann M, et al. Real-time tracking of memory formation in the human rhinal cortex and hippocampus. *Science* 1999; 285: 1582-5.
  65. Kirchoff BA, Wagner AD, Maril A, Stern CE. Prefrontal-temporal circuitry for episodic encoding and subsequent memory. *J Neurosci* 2000; 20: 6173-80.
  66. Dobbins IG, Rice HJ, Wagner AD, Schacter DL. Memory orientation and success: separable neurocognitive components underlying episodic recognition. *Neuropsychologia* 2003; 41: 318-33.
  67. Rolls ET. Hippocampo-cortical and cortico-cortical backprojections. *Hippocampus* 2000; 10: 380-8.
  68. Suzuki WA, Amaral DG. Perirhinal and parahippocampal cortices of the macaque monkey: cortical afferents. *J Comp Neurol* 1994; 350: 497-533.
  69. Treves A, Rolls ET. A computational analysis of the role of the hippocampus in memory. *Hippocampus* 1994; 4: 374-91.
  70. Sanquist TF, Rohrbaugh JW, Syndulko K, Lindley DB. Electrophysiological signs of levels of processing: perceptual analysis and recognition memory. *Psychophysiology* 1980; 17: 568-78.
  71. Fernández G, Weyerts H, Tendolcar I, Smid HG, Scholz M, Heinze HJ. Event-related potentials of verbal encoding into episodic memory: dissociation between the effects of subsequent memory performance and distinctiveness. *Psychophysiology* 1998; 35: 709-20.
  72. Wagner AD, Schacter DL, Rotte M, Koutstaal W, Maril A, Dale AM, et al. Building memories: remembering and forgetting of verbal experiences as predicted by brain activity. *Science* 1998; 281: 1188-91.
  73. Tellez-Alanis B, Cansino S. Incidental and intentional encoding in young and elderly adults. *Neuroreport* 2004; 15: 1819-23.
  74. Paller KA. Recall and stem-completion priming have different electrophysiological correlates and are modified differentially by directed forgetting. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 1990; 16: 1021-32.
  75. Van Petten C, Senkfor AJ. Memory for words and novel visual patterns: repetition, recognition, and encoding effects in the event-related brain potentials. *Psychophysiology* 1996; 33: 491-506.
  76. Sommer W, Komoss E, Schweinberger SR. Differential localization of brain systems subserving memory for names and faces in normal subjects with event-related potentials. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1997; 102: 192-9.
  77. Friedman D, Trott C. An event-related potential study of encoding in young and older adults. *Neuropsychologia* 2000; 38: 542-57.
  78. Wagner AD, Koutstaal W, Schacter DL. When encoding yields remembering: insights from event-related neuroimaging. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 1999; 354: 1307-24.
  79. Fernández G, Brewer JB, Zhao Z, Glover GH, Gabrieli JD. Level of sustained entorhinal activity at study correlates with subsequent cued-recall performance: a functional magnetic resonance imaging study with high acquisition rate. *Hippocampus* 1999; 9: 35-44.
  80. Brewer JB, Zhao Z, Desmond JE, Glover GH, Gabrieli JD. Making memories: brain activity that predicts how well visual experience will be remembered. *Science* 1998; 281: 1185-7.
  81. Simons JS, Spiers HJ. Prefrontal and medial temporal lobe interactions in long-term memory. *Nat Rev Neurosci* 2003; 4: 637-48.
  82. Viskontas IV, Knowlton BJ, Fried I. Firing patterns of single human medial temporal lobe neurons during a continuous recognition task. Program n°. 596.12. Abstract Viewer/Itinerary Planner. Washington DC: Society for Neuroscience; 2004 [on line].
  83. Rolls ET, Treves A. The relative advantages of sparse versus distributed encoding for associative neuronal networks in the brain. *Network* 1990; 1: 407-21.
  84. Rosenzweig ES, Barnes CA, McNaughton BL. Making room for new memories. *Nat Neurosci* 2002; 5: 6-8.
  85. Smith ME, Halgren E. Dissociation of recognition memory components following temporal lobe lesions. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 1989; 15: 50-60.

86. Friedman D. ERPs during continuous recognition memory for words. *Biol Psychol* 1990; 30: 61-87.
87. Puce A, Andrews DG, Berkovic SF, Bladin PF. Visual recognition memory. *Brain* 1991; 114: 1647-66.
88. Kazmerski VA, Friedman D. Old/new differences in direct and indirect memory tests using pictures and words in within- and cross-form conditions: event-related potential and behavioral measures. *Brain Res Cogn Brain Res* 1997; 5: 255-72.
89. Rugg MD, Nagy M. Event-related potentials and recognition memory for words. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1989; 72: 395-406.
90. Curran T. The electrophysiology of incidental and intentional retrieval: ERP old/new effects in lexical decision and recognition memory. *Neuropsychologia* 1999; 37: 771-85.
91. Rugg MD, Doyle MC. Event-related potentials and recognition memory for low-frequency and high frequency words. *J Cogn Neurosci* 1992; 4: 69-79.
92. Smith ME. Neurophysiological manifestations of recollective experience during recognition memory judgments. *J Cogn Neurosci* 1993; 5: 1-13.
93. Wilding EL, Rugg MD. An event-related study of memory of words spoken aloud or heard. *Neuropsychologia* 1997; 35: 1185-95.
94. Van Petten C, Senkfor AJ, Newberg WM. Memory for drawings in locations: spatial source memory and event-related potentials. *Psychophysiology* 2000; 37: 551-64.
95. Cycowicz YM, Friedman D, Snodgrass JG. Remembering the color of objects: an ERP investigation of source memory. *Cereb Cortex* 2001; 11: 322-34.
96. Witter MP, Naber PA, Van Haeften T, Machielsen WC, Rombouts SA, Barkhof F, et al. Cortico-hippocampal communication by way of parallel parahippocampal-subicular pathways. *Hippocampus* 2000; 10: 398-410.
97. Rugg MD. PRE studies of memory. In Rugg MD, Coles MGH, eds. *Electrophysiology of mind: event related potentials and cognition*. New York: Oxford University Press; 1995. p. 132-70.
98. Kahn I, Wagner AD. Functional neurobiology of episodic recollection: identifying the temporal dynamics of retrieval [abstract]. *Neurons and memory*. II Neuron Satellite Meeting, San Diego; 2004.
99. Zaborszky L, Pang K, Somogyi J, Nadasdy Z, Kallo I. The basal forebrain corticoparietal system revisited. *Ann N Y Acad Sci* 1999; 877: 339-67.
100. Hasselmo ME, Wyble P, Wallenstein GV. Encoding and retrieval of episodic memories: role of cholinergic and GABAergic modulation in the hippocampus. *Hippocampus* 1996; 6: 693-708.
101. Abe K, Inokawa M, Kashiwagi A, Yanagihara T. Amnesia after a discrete forebrain lesion. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1998; 65: 126-30.
102. Cabeza R, Dolcos F, Prince SE, Rice HJ, Weissman DH, Nyberg L. Attention-related activity during episodic memory retrieval: a cross-function fMR study. *Neuropsychologia* 2003; 41: 390-9.
103. Ingvar M, Peterson KM. Functional maps and brain networks. In Toga AW, Mazziotta JC, eds. *Brain mapping. The systems*. San Diego: Academic Press; 2000. p. 111-39.
104. Roediger HL, Buckner RL, McDermott KB. Components of processing. In Foster JK, Jelicic M, eds. *Memory: systems, process, or function?* Oxford: Oxford University Press; 1999. p. 31-65.
105. Posner MI, Petersen SE. The attentional system of the human brain. *Annu Rev Neurosci* 1990; 13: 25-42.

**NEUROFISIOLOGÍA DE LA INTERACCIÓN  
ENTRE LA ATENCIÓN Y LA MEMORIA EPISÓDICA:  
REVISIÓN DE ESTUDIOS EN MODALIDAD VISUAL**

**Resumen.** Introducción. La atención es el proceso mediante el cual somos capaces de seleccionar percepciones o representaciones internas para el procesamiento consciente y la acción. En tanto que la memoria episódica es el almacén de nuestras experiencias personales acompañadas del contexto en que ocurren, se ha observado que la perturbación de la atención, ya sea por un desorden neurológico o por la manipulación experimental, deteriora al almacén de información episódica. Objetivo. Explicar desde una perspectiva neurofisiológica cómo interactúan los procesos de atención y memoria, y cuáles son las regiones cerebrales que en ellos intervienen, ya que a pesar de la evidencia empírica sobre la interacción entre ambos procesos, no existe en la literatura, hasta donde es de nuestro conocimiento, una revisión que aborde tal interacción. Desarrollo. En la presente revisión se definen la atención y la memoria en función de los cambios neurofisiológicos que ocurren cuando se dan estos procesos. A continuación, se describen los sistemas que integran la atención y los que intervienen en la adquisición y el reconocimiento de la información en la memoria episódica. Finalmente, se propone una explicación de cómo ocurren, posiblemente, los mecanismos de interacción entre estos dos procesos. Conclusión. El sistema de atención participa de forma conjunta con el sistema de memoria episódica; particularmente, la corteza prefrontal tiene una función en ambos procesos. La atención parece preceder a los mecanismos de adquisición de la información mientras que se mantiene durante el reconocimiento. [REV NEUROL 2005; 41: 733-43]

**Palabras clave.** Codificación. Mecanismo bottom-up. Mecanismo top-down. Reconocimiento. Recuperación. Temporalidad de la atención.

**NEUROFISIOLOGIA DA INTERACÇÃO  
ENTRE A ATENÇÃO E A MEMÓRIA EPISÓDICA:  
REVISÃO DE ESTUDOS EM MODALIDADE VISUAL**

**Resumo.** Introdução. A atenção é o processo mediante o qual somos capazes de selecionar percepções ou representações internas para o processamento consciente e a ação. Enquanto que a memória episódica é o armazém das nossas experiências pessoais acompanhadas do contexto em que ocorrem, observou-se que a perturbação da atenção, seja ela causada por uma alteração neurológica ou por manipulação experimental, deteriora o armazém da informação episódica. Objectivo. Explicar sob uma perspectiva neurofisiológica de que forma actúan os processos da atenção e da memória, e quais são as regiões cerebrais que intervêm nos mesmos, já que apesar da evidência empírica sobre a interacção entre ambos os processos, não existe na literatura, até onde chega o nosso conhecimento, uma revisão que aborde tal interacção. Desenvolvimento. Na presente revisão definem-se a atenção e a memória em função das alterações neurofisiológicas que ocorrem quando se verificam estes processos. De seguida, descrevem-se os sistemas que integram a atenção e os que intervêm na aquisição e no reconhecimento da informação na memória episódica. Finalmente, propõe-se uma explicação de como ocorrem, possivelmente, os mecanismos de interacção entre estes dois processos. Conclusão. O sistema de atenção participa conjuntamente com o sistema de memória episódica; particularmente, o córtex pré-frontal possui uma função em ambos os processos. A atenção parece anteceder os mecanismos de aquisição da informação, enquanto que se mantém durante o reconhecimento. [REV NEUROL 2005; 41: 733-43]

**Palavras chave.** Codificação. Mecanismo bottom-up. Mecanismo top-down. Reconhecimento. Recuperação. Temporalidade da atenção.