

mente y cerebro

DE LA PSICOLOGÍA EXPERIMENTAL
A LA NEUROCIENCIA COGNITIVA

Pío Tudela: una trayectoria científica

TERESA BAJO MOLINA
LUIS J. FUENTES MELERO
JUAN LUPIÁÑEZ CASTILLO
CHARO RUEDA CUERVA
(COORDINADORES)



ALIANZA EDITORIAL

Teresa Bajo Molina
Luis José Fuentes Melero
Juan Lupiáñez Castillo
Charo Rueda Cuerva
(coords.)

Mente y cerebro.
De la Psicología experimental a la
Neurociencia cognitiva

Pío Tudela: Una trayectoria científica

Alianza Editorial

Índice

Listado de autores

Prólogo. Pío Tudela: un gurú español

1. De la Psicología cognitiva a la Neurociencia cognitiva

1. Introducción

2. Conectando mente y cerebro. Hacia la construcción de la Neurociencia cognitiva

2.1 Contribuciones de la Psicología cognitiva

2.2 Contribuciones de las neurociencias

3. Desarrollo de la Neurociencia cognitiva

4. El futuro de la Neurociencia cognitiva

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

2. Técnicas y métodos de la Neurociencia cognitiva

1. Electroencefalografía

1.1 Características generales

1.2 Registro

2. Magnetoencefalografía

3. Tipos de actividad magneto/electroencefalografía (M/EEG)

3.1 Actividad cerebral espontánea

3.2 Potenciales o campos relacionados con acontecimientos discretos (PRAD/CRAD)

4. Análisis de las señales M/EEG

4.1 Cuantificación de la amplitud

4.2 Cuantificación de la latencia

4.3 Cuantificación de la frecuencia

4.4 Distribución topográfica (2D)

4.5 Localización de fuentes (2D)

5. Resonancia magnética estructural y funcional

5.1 Estudio funcional del cerebro

5.2 Estudios anatómico-funcionales

6. La conectividad funcional y anatómica

6.1 Conectividad funcional mediante M/EEG

6.2 Conectividad funcional mediante RMf y conectividad anatómica mediante tensor de difusión

7. Integración multimodal. Métodos para la fusión de datos electromagnéticos (EE/MEG) y hemodinámicos (FMRO)

7.1 Métodos que incorporan la información de la RMf a los resultados de M/EEG

7.2 «EEG-informed fMRI analysis» o métodos que incorporan la información M/EEG a los resultados de RMf

Algunos paquetes de trabajo gratuitos para el análisis de la señal en Matlab:

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

3. Percepción visual

1. Introducción. Evolución del estudio de la percepción visual desde la Psicología experimental hasta la Neurociencia cognitiva

2. Avances en percepción visual. Sinergias entre Psicología experimental y Neurociencia

2.1 Áreas cerebrales implicadas en el procesamiento de la visión

2.2 Los procesos visuales. Evidencias desde la Psicología experimental, lesiones cerebrales y técnicas de neuroimagen

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

4. Integración multisensorial

1. Los beneficios de integrar información entre modalidades sensoriales

2. Contribuciones multisensoriales a la representación del espacio

3. Contribuciones multisensoriales a la percepción del habla

4. Contribuciones multisensoriales a la percepción temporal

5. La atención a través de modalidades sensoriales

6. Los mecanismos de integración multisensorial

7. Conclusiones

Referencias bibliográficas

5. Atención

1. Introducción histórica y conceptual

2. La atención como mecanismo de selección. Tres funciones atencionales con dos formas de control

3. Atención selectiva en el tiempo. Procesos voluntarios e involuntarios

- 3.1 Oscilaciones de la atención en el tiempo
- 3.2 Preparación temporal
- 3.3 Vigilancia
- 3.4 Ritmos circadianos
- 4. Atención selectiva en la percepción. Orientación voluntaria e involuntaria de la atención en el espacio y selección de objetos
 - 4.1 El espacio o los objetos como marco de orientación y selección atencional
 - 4.2 Mecanismos de orientación atencional voluntaria e involuntaria
 - 4.3 Atención crossmodal
- 5. Atención selectiva en la acción. Intención y contexto como moduladores voluntarios e involuntarios en el control cognitivo
- 6. Medición de la atención. La tarea de las redes atencionales y otras tareas para medir atención en diferentes poblaciones
 - 6.1 El Test de las Redes Atencionales (ANT y ANTI)
 - 6.2 Otras tareas para medir la atención

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

6. Los procesos motores

- 1. Introducción
- 2. El sistema motor
- 3. Atención y conducta motora
- 4. Alteraciones de las habilidades motoras: apraxias
- 5. Sistema de neuronas espejo. Imitando, observando y entendiendo el movimiento

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

7. Memoria: estructura y funciones

- 1. Introducción
- 2. Los sistemas de memoria
 - 2.1 La distinción entre memoria a corto y largo plazo
 - 2.2 Las memorias declarativas: memoria episódica, semántica y autobiográfica
 - 2.3 Las memorias no declarativas. Sistema de representación perceptiva y memoria procedimental
- 3. Procesos de codificación y consolidación
 - 3.1 Tiempo de estudio y práctica
 - 3.2 Tipos de procesamiento
 - 3.3 Elaboración
 - 3.4 Consolidación

4. Procesos de recuperación

- 4.1 Recuperación implícita y efectos de facilitación
- 4.2 Recuperación explícita. Recuerdo y reconocimiento
- 4.3 Recuperación y contexto
- 4.4 Monitorización de la fuente

5. Procesos de olvido y distorsiones de memoria

- 5.1 Olvido incidental
- 5.2 Interferencia como causa de olvido
- 5.3 Control de la interferencia, inhibición y olvido
- 5.4 Olvido intencional
- 5.5 Distorsiones de memoria

6. Recuerdo colaborativo y memoria colectiva

- 6.1 Recuerdo colaborativo
- 6.2 Memoria colectiva

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

8. Memoria de trabajo

1. Antecedentes históricos de la memoria de trabajo

2. El modelo multialmacén de Baddeley

- 2.1 El bucle fonológico
- 2.2 La agenda visoespacial
- 2.3 El retén episódico
- 2.4 El ejecutivo central

3. Modelos de almacenamiento unitario

- 3.1 El modelo de los procesos integrados de Cowan
- 3.2 La capacidad del foco de atención

4. Bases neurales de la memoria de trabajo

- 4.1 Modelos basados en el dominio
- 4.2 Modelos basados en procesos
- 4.3 Modelos unitarios

5. Variación en la memoria de trabajo

- 5.1 Diferencias individuales
- 5.2 Cambios asociados al envejecimiento

6. Entrenamiento en memoria de trabajo

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

9. Aprendizaje y Neurociencia cognitiva

1. Introducción

2. El aprendizaje asociativo

- 2.1 Aprendizaje de relaciones S-S: CC y predictibilidad
- 2.2 Aprendizaje de relaciones R-S: CI y controlabilidad
- 2.3 Aprendizaje de relaciones S-R: procesamiento controlado y automático
- 2.4 Aprendizaje y Neurociencia cognitiva. Un modelo integrador

3. El aprendizaje causal en humanos. Más allá de la asociación

- 3.1 Contingencia y aprendizaje causal: modelos uniprosociales
- 3.2 Neurociencia y aprendizaje causal
- 3.3 Arquitectura cognitiva del aprendizaje causal: de la asociación a la cognición

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

10. Procesamiento del lenguaje

- 1. Introducción
- 2. La percepción y comprensión del lenguaje
 - 2.1 La percepción del habla
 - 2.2 Reconocimiento visual de palabras
 - 2.3 Comprensión de oraciones
- 3. Producción del habla
- 4. Trastornos del lenguaje
- 5. Bilingüismo
- 6. Conclusiones

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

11. El lenguaje: la representación del significado en el cerebro

- 1. Más allá del código lingüístico
- 2. Teorías del significado
- 3. Corporeidad del lenguaje de acción. Estudios conductuales
 - 3.1 Descripciones de transferencia
 - 3.2 Acciones «abstractas»
 - 3.3 Lenguaje emocional
 - 3.4 Conclusiones
- 4. Corporeidad del lenguaje en acción. Estudios neurocientíficos
 - 4.1 Estudios de neuroimagen
 - 4.2 Estudios de EEG y MEG
 - 4.3 Estudios de TMS
 - 4.4 Conclusiones
- 5. Teorías neurológicas del significado corpóreo
 - 5.1 Resonancia motora
 - 5.2 Asambleas celulares hebbianas
 - 5.3 Neuronas espejo

5.4 Conclusiones

6. Ventajas del enfoque corpóreo

6.1 Interfaz con el mundo físico

6.2 Comunicación

6.3 Evaluación

6.4 Conclusiones

7. El problema de la abstracción

7.1 Metáforas

7.2 Marcadores gramaticales

7.3 Nombres abstractos

7.4 Conclusiones

8. Consideraciones finales

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

12. Cognición numérica

1. La magnitud numérica

1.1 La representación de la magnitud numérica

1.2 El componente espacial de la representación de magnitud

1.3 Sustrato neuronal

2. El modelo de triple código y la neuropsicología del procesamiento numérico

2.1 El modelo de triple código

2.2 Disociaciones entre la representación de cantidad y otras representaciones semánticas

2.3 Disociaciones del cálculo

3. Lenguaje y cognición numérica

3.1 El lenguaje modela la cognición numérica

3.2 Influencia del lenguaje en el acceso a la magnitud numérica

3.3 Influencia del lenguaje en el cálculo

4. Cognición numérica y desarrollo

4.1 La representación preverbal de la cantidad

4.2 De las representaciones preverbales al conteo

4.3 La representación de la cantidad subyacente al uso de los símbolos numéricos

5. Conclusiones

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

13. Funciones ejecutivas

1. Introducción

2. El sustrato neuronal de las funciones ejecutivas

3. Procesos de adaptación al conflicto

4. Nuevos modelos de control ejecutivo desde la Neurociencia cognitiva

4.1 Modelo probabilístico de control ejecutivo de Koechlin y colaboradores

4.2 Aplicación de los modelos probabilísticos de control ejecutivo al cambio de tarea y la distracción por novedad

4.3 Ventajas de los modelos probabilísticos de control cognitivo

5. Conclusiones

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

14. Pensamiento y razonamiento

1. Introducción

2. El razonamiento proposicional. De la lógica mental a los procesos duales

2.1 Tareas y resultados básicos

2.2 Teorías de reglas y modelos

2.3 El enfoque probabilístico en la deducción: la teoría suposicional

2.4 El enfoque de los procesos duales

3. Pensamiento, razonamiento y MO

3.1 Los componentes de la memoria operativa en el razonamiento

3.2 La función de la memoria operativa en la deducción

3.3 La memoria operativa y los sistemas de razonamiento

3.4 La memoria operativa y el desarrollo deductivo

4. Neurociencia del pensamiento y el razonamiento

4.1 ¿Es posible una Neurociencia del pensamiento y el razonamiento?

4.2 La corteza prefrontal y el pensamiento

4.3 Estudios sobre las bases cerebrales del razonamiento deductivo

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

15. Consciencia, inconsciencia y voluntad

1. Introducción

2. ¿Qué entendemos por consciencia?

2.1 La consciencia y sus umbrales

2.2 Umbrales en el cerebro

3. Percepción inconsciente

3.1 Procesamiento no consciente preconscious y subliminal

3.2 Disociación entre percepción consciente e inconsciente

3.3 La estrategia de las diferencias cualitativas

3.4 Limitaciones del procesamiento inconsciente

4. Neurobiología de la consciencia

5. La ilusión de la voluntad

- 5.1 ¿Cuándo comienza una acción voluntaria? Experimentos con EEG
- 5.2 ¿Cuándo comienza una acción voluntaria? Experimentos con RMf
- 5.3 ¿Cuándo comienza una acción voluntaria? Estudios con registros unicelulares
- 5.4 ¿Cuándo comienza una acción voluntaria? Estudios con lesiones y estimulaciones
- 5.5 La ilusión de la voluntad. Recapitulación

6. Conclusiones. Algunas cuestiones por resolver en el estudio de la consciencia

- 6.1 Estrategias de investigación en Neurociencia cognitiva
- 6.2 Relaciones entre atención y consciencia
- 6.3 Procesamiento inconsciente. Alcance y posibles limitaciones
- 6.4 La dimensión subjetiva de la consciencia

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

16. Emoción y Neurociencia social

1. Comprendiendo las emociones

- 1.1 Configuraciones faciales y emoción
- 1.2 Cambios corporales periféricos, interocepción y emoción
- 1.3 Valoraciones (appraisal)
- 1.4 Regulación emocional

2. Cognición social

- 2.1 Empatía
- 2.2 Las decisiones morales

3. Recapitulación

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

17. Neurociencia cognitiva del desarrollo

1. Introducción

- 1.1 El debate Natura vs. Nurtura en las teorías del desarrollo
- 1.2 La contribución de la Neurociencia cognitiva a la Psicología del desarrollo
- 1.3 La contribución de la Psicología del desarrollo a la Neurociencia cognitiva

2. Mecanismos de desarrollo cerebral

3. Procesos de maduración neurocognitiva

- 3.1 Desarrollo estructural de la corteza cerebral
- 3.2 Organización funcional. Desarrollo de circuitos neurales
- 3.3 Plasticidad

4. Desarrollo atípico

- 4.1 Hiperactividad infantil
- 4.2 Dislexia

Lecturas recomendadas

Referencias bibliográficas

Créditos

Listado de autores

Alberto Acosta Mesas
Javier J. González Rosa
Agnès Alsius Rance
Amparo Herrera Montes
Pilar Andrés Benito
Florentino Huertas Olmedo
Marisa Arnedo Montoro
María Teresa Lechuga García
César Ávila Rivera
Joan López-Moliner
Elena Azañón Gracia
Dolores Luna Blanco
Teresa Bajo Molina
Juan Lupiáñez Castillo
Francisco Barceló Galindo
Pedro Macizo Soria
Alfonso Barrós-Loscertales
Eduardo Madrid Cañadas
Juan Botella Ausina
Fernando Maestú Unturbe
Fernando Cadaveira Mahía
Antonio Maldonado López
Alicia Callejas Sevilla
Josep Marco Pallarés
Antonio Cándido Ortiz
Joaquín Manuel Martínez Vaquero
Manuel Francisco Carreiras Valiña

Alberto Megías Robles
Luis Carretié Arangüena
Pedro Raúl Montoro Martínez
Concepción Castellanos Baena
Sergio Moreno Ríos
Andrés Catena Martínez
Jordi Navarra Ordoño
Àngels Colomé González
Yasmina Okan Gil
Ángel Correa Torres
Juan José Ortells Rodríguez
Albert Costa Martínez
Alfonso Palma Reyes
Fernando Cuetos Vega
Pedro Manuel Paz-Alonso
Ana Belén Chica Martínez
Santiago Pelegrina López
Silvia Ana Defior Citoler
José César Perales López
Sonia Doallo Pesado
Manuel Perea Lara
María Rosa Elosúa de Juan
Charo Rueda Cuerva
Carles E. Escera i Micó
Rafael Marcos Ruiz Rodríguez
Miguel Ángel Fernández del Olmo
María Ruz Cámara
Ángel Fernández Ramos
Daniel Sanabria Lucena
Noa Fogelson
Carlos Santamaría Moreno
Lluís Fuentemilla Garriga
Núria Sebastián Gallés
Luis José Fuentes Melero

Ignacio Serrano Pedraza
María Jesús Funes Molina
Scott Sinnett
Antonio Gaitán Torres
Salvador Soto Faraco
Germán Gálvez García
Fernando del Valle-Inclán
Juan Antonio García Madruga
Joaquín M. Vaquero
Javier García Orza
Manuel de Vega Rodríguez
Rocío García-Retamero
Ana Belén Vivas Navarro
Carlos Gómez-Ariza

Prólogo

Pío Tudela: un gurú español

Michael I. Posner

Raramente sucede que una sola persona haya hecho tanto para fomentar el crecimiento de una disciplina científica, en un país con tantas universidades bien establecidas y de tan dilatada trayectoria. Sin embargo, con la fuerza de su inteligencia y la amabilidad de sus formas, Pío Tudela ha traído a España una floreciente y moderna versión de la Psicología de la mente y el cerebro. Pío es realmente un extraordinario maestro.

La profundidad y amplitud de su pensamiento se manifiesta en la cantidad de temas que son tratados en este volumen en su honor por sus muchos alumnos, colaboradores y colegas. La amplitud abarca temas como percepción, atención, memoria (tanto memoria a largo plazo como memoria de trabajo), procesos motores, lenguaje, procesamiento semántico, cognición numérica, función ejecutiva, emoción, consciencia, pensamiento y desarrollo. La profundidad incluye tanto aproximaciones metodológicas como teóricas, además de una gran cantidad de estudios empíricos. Estas son características de Pío Tudela, alguien que ha buscado no solamente hacer sus propias contribuciones al campo de estudio de la Psicología, sino también allanar el camino para que en su país haya una completa representación de estudios en este ámbito.

Como americano me enorgullece decir que Pío realizó su doctorado en Psicología en la Universidad de Northern Illinois. Esto sucedió en un tiempo en el que Estados Unidos estaba a la vanguardia de la Psicología experimental. Los años de la guerra habían devastado la psicología europea y, con la excepción del Reino Unido y los Países Bajos, el trabajo en Europa era escaso y pocas veces experimental. Durante la carrera profesional de Pío esto ha cambiado sustancialmente. Aunque la investigación de importancia en

Psicología cognitiva y Neurociencia cognitiva puede proceder de cualquier país de la Unión Europea, los mejores trabajos se publican en inglés. Las publicaciones procedentes de Estados Unidos pueden ser más numerosas, pero las mejores ideas y líneas de investigación pueden provenir de cualquier país. Con toda probabilidad, los lectores de este texto sabrán que muchos de estos estudios, particularmente en el área de percepción y atención, proceden del sur de España, y están bien representados en los trabajos de este volumen.

Los desarrollos procedentes de España me enorgullecen a mí también, ya que en el año 2002 la Universidad de Granada me concedió el título de Doctor Honoris Causa. Este título, promovido por Pío y acogido por toda la Universidad, fue un gran honor para mí. Confieso que me producía cierto nerviosismo tener que usar mi oxidado latín en la ceremonia, pero con la amabilidad de todos los implicados pude iniciarme en la comunidad de investigadores, muchos de los cuales están representados en este volumen.

Conocí a Pío en 1996, cuando pasó un año en Eugene. Durante ese año llevó a cabo experimentos sobre *priming* y comenzó su andadura en neuroimagen usando el sistema de EEG desarrollado por Don Tucker y *Electrical Geodesic* en nuestra ciudad. Escribimos juntos un artículo de revisión que se publicó el año siguiente en *Biological Psychology*. La revisión versó sobre el largo y costoso recorrido para integrar la Psicología cognitiva y la Neurociencia cognitiva.

Resumimos estudios recientes en los que se habían usado registros eléctricos para entender la dinámica temporal de las activaciones cerebrales producidas cuando se debe generar el uso para un nombre (p. ej. martillo → golpear). Tanto Stan Dehaene (Dehaene, 1996) como Yalchin Abdullaev (Abdullaev y Posner, 1998) habían usado este método para estudiar el curso temporal de asociaciones verbales y numéricas. En asociaciones verbales se producían activaciones frontales tan pronto como en 150 milisegundos, mientras que la operación de obtener la palabra asociada, que implica al área de Wernicke, se producía en torno a los 500 milisegundos. En el caso del efecto de la distancia numérica, un índice de comprensión de la cantidad, la activación ocurría en el surco intraparietal a los 200 milisegundos.

En nuestra revisión nos centramos en el *priming* como una tarea que se puede considerar que incluye tanto componentes automáticos como

atendidos. Argumentamos que el *priming* podría implicar a redes neurales específicas para tareas particulares (leer palabras) o redes más generales relacionadas con distintas tareas (atención). Investigaciones en años subsiguientes han apoyado por lo general esta idea (Price, 2012). Ciertamente, Pío junto con sus alumnos publicaron estudios importantes sobre *priming* en los años que siguieron (Catena, Fuentes y Tudela, 2002; Ruz, Madrid, Lupiáñez y Tudela, 2003). Tanto el *priming* como la atención se convirtieron en elementos centrales de la línea que Pío desarrolló en Granada. Pío y su grupo estaban interesados en la capacidad de una palabra para facilitar el procesamiento de otras palabras semánticamente relacionadas presentadas a continuación de la primera, y en cómo la atención también podía causar la inhibición del procesamiento posterior.

Pío, junto con Juan Lupiáñez y otros colaboradores, examinaron la tendencia a inhibir el retorno a una posición ya atendida (inhibición de retorno) y mostraron que esto ocurría tanto en tareas de discriminación como en tareas de detección, aunque algo más tarde en el primer tipo de tarea (Lupiáñez y cols., 1997). Este tema ha sido común en estudios posteriores de Lupiáñez en los que también se ha examinado el *priming* negativo. Una característica única del grupo de Pío en Granada fue considerar la atención a posiciones y objetos y la atención a palabras como sujetas a los mismos procesos de *priming* incluyendo tanto sus componentes facilitatorios como inhibitorios. Esta perspectiva única llevó a Fuentes a explorar en detalle los aspectos comunes entre la orientación en el campo visual y la orientación en la memoria semántica (Fuentes y cols., 2012).

Durante el tiempo que pasó en Eugene, Pío se familiarizó con el sistema de EEG de alta densidad que Don Tucker había desarrollado. Pío se formó en el registro electroencefalográfico de alta densidad y persuadió al gobierno de Andalucía de la importancia de comprar un sistema de estas características para su laboratorio. Este desarrollo es un típico ejemplo de los esfuerzos de Pío para dotar de las últimas tecnologías a su creciente número de estudiantes y colaboradores y promover su desarrollo profesional añadiendo los métodos y resultados de la Neurociencia cognitiva al trabajo en Psicología cognitiva.

Este nuevo énfasis se hizo visible en la investigación de Pío. En 2002, usando métodos comportamentales, encontró una disociación entre *priming* e

interferencia en la tarea *stroop* (Catena y cols., 2002). Al año siguiente publicó un estudio con EEG de alta densidad en el que pretendieron separar los aspectos conscientes e inconscientes del *priming* semántico (Ruz y cols., 2003). Este estudio marcó los esfuerzos de Pío para sintetizar la Psicología cognitiva con la emergente y nueva aproximación de la Neurociencia cognitiva.

Trabajando en el grupo de Pío, Charo Rueda comenzó a explorar cómo las redes cerebrales relacionadas con la atención se desarrollan en la infancia. Usando la recientemente creada versión infantil de la tarea de las redes atencionales (ANT, del inglés Attention Network Task), encontraron que se produce un importante proceso de desarrollo en todas las redes atencionales durante la infancia (Rueda y cols., 2004). Este desarrollo fue particularmente marcado para la red relacionada con el procesamiento del conflicto, la cual juega un papel importante en la autorregulación. Pío fue inusualmente visionario en reconocer la importancia de comprender cómo desarrollan las redes atencionales que estaban siendo estudiadas en adultos. Pío animó a Charo a venir a Estados Unidos y trabajar con Mary Rothbart y conmigo en nuestros esfuerzos por influir en el desarrollo de la atención y la autorregulación a través de entrenamiento. Liderado por Charo, nuestro programa de entrenamiento tuvo éxito, y cuando ella volvió a España continuó extendiendo y mejorando el programa tratando de adaptarlo para estudios con técnicas de neuroimagen (Rueda y cols., 2005; 2012).

Recientemente, Pío trabaja con muchos colaboradores usando tanto métodos de RMf como EEG con objeto de comprender las bases cerebrales y los cursos temporales de activación de procesos de resolución de conflicto de índole cognitiva y emocional. Este trabajo tiene que ver con atención tanto a estados internos del organismo como a estímulos externos. Es difícil imaginar temas y cuestiones más centrales que estas.

El liderazgo de Pío ha sido fundamental en la creación del Centro de Investigación Mente, Cerebro y Comportamiento en Granada. Un nuevo edificio recientemente inaugurado que está equipado con la tecnología más avanzada, incluyendo un equipo de resonancia magnética, y con lo que es más importante, el espíritu de investigación y progreso que el trabajo de Pío representa.

Este volumen refleja la amplitud de intereses que Pío ha mostrado a lo largo de los años. Es realmente asombrosa la gran variedad de temas. Desde métodos de investigación cognitiva y de la neurociencia cognitiva, hasta procesos de emoción, consciencia y desarrollo. De las sensaciones más tempranas a los niveles superiores de pensamiento. Igualmente impresionante es la gran cantidad de nombres de investigadores españoles involucrados en esta empresa. Investigadores que van desde San Sebastián en el norte hasta Murcia en el sur. Esto también indica cuán amplia ha sido la influencia de Pío en el desarrollo de la Psicología en España. Este manual es un merecido homenaje tanto a la contribución de Pío en el pasado como al futuro prometedor de lo que él ha comenzado.

1. De la Psicología cognitiva a la Neurociencia cognitiva

Carles Escera, Luis J. Fuentes y Fernando Cadaveira

1. Introducción

Este libro trata de lo que hoy denominamos Neurociencia cognitiva, un campo de indagación científica que estudia las bases neurológicas implicadas en las diversas formas actividad mental. Es fácil comprender que la aparición y desarrollo de un nuevo campo de estudio no ocurre en el vacío, sino que supone la interacción, o mejor dicho la convergencia de disciplinas ya bien establecidas (ver Cooper y Shallice, 2010, para una revisión reciente, o Escera, 2004, para una revisión detallada en castellano). Lo que tiene de importancia para la Psicología, procedencia de la mayor parte de los autores que contribuyen en este libro, es que la Neurociencia cognitiva surgió hace aproximadamente tres décadas como consecuencia de la interacción entre la revolución cognitiva por una parte, y las neurociencias por otra. A lo largo de este capítulo, abordaremos aspectos cruciales de dicha interacción, remarcando algunas de las contribuciones más importantes de cada disciplina, cómo se ha desarrollado y las claves para vislumbrar el futuro de la Neurociencia cognitiva.

2. Conectando mente y cerebro. Hacia la construcción de la Neurociencia cognitiva

Como hemos indicado, la neurociencia cognitiva surge de la interacción entre la psicología cognitiva y las neurociencias. La psicología cognitiva emergió

en su momento como reacción a décadas de oscurantismo conductista que prácticamente relegó el objeto de la psicología durante la primera mitad del siglo xx al estudio de la conducta observable. Influida por la teoría de la información a comienzos de la segunda mitad del siglo xx, el estudio de la conducta dio paso al estudio de los procesos mentales, constituyendo lo que se denominó el paradigma del procesamiento de información humano. En cuanto a las neurociencias, no todas las disciplinas neurocientíficas tuvieron el mismo peso en la emergencia de la neurociencia cognitiva, pero es necesario destacar la influencia de la neurociencia de sistemas, que surge como una interacción entre la fisiología y la anatomía principalmente, así como de la neurociencia conductual, lo que en nuestro país se ha entendido como psicología fisiológica. La neurociencia conductual se ha focalizado tradicionalmente en las relaciones entre el cerebro y la conducta, mientras que la neurociencia de sistemas se ha focalizado tradicionalmente en los circuitos neuronales implicados en estructuras cerebrales específicas (p. ej., el hipocampo). Ambas disciplinas parten del estudio de animales con un interés casi único en los procesos sensoriales y perceptivos y el aprendizaje, dejando de lado el estudio de otros conceptos cognitivos. El interés neurocientífico por los procesos cognitivos vino de la mano de la neuropsicología cognitiva y de la psicofisiología. La primera aportó una amplia base de conocimiento sobre las relaciones entre cerebro y conducta en humanos, con énfasis en el estudio de todos aquellos procesos con amplia implicación cortical; la segunda extendió el interés por la fisiología para acometer estudios en sujetos humanos, y fue crucial en el desarrollo de procedimientos no invasivos para estudiar la actividad del sistema nervioso central.

2.1 Contribuciones de la Psicología cognitiva

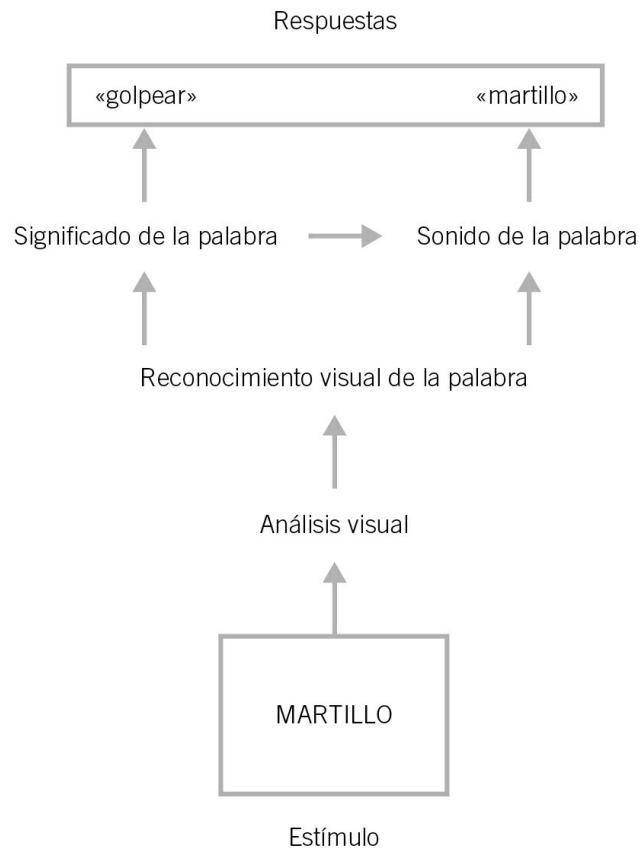
Si pedimos al lector que recuerde qué comió para almorzar hace un par de horas, lea el título de la novela que hay encima de su mesa, seleccione la fotografía de su madre entre otras fotografías de mujeres de edad similar, o escriba su nombre completo, tendrá la sensación de que son actividades sencillas que realiza sin el menor esfuerzo. Es como si accediesen a su «mente» o pusiesen en marcha los movimientos motores de la escritura de

forma automática, nos diría. La sencillez reflejada en los informes subjetivos contrasta con la dificultad para conocer qué procesos u operaciones cognitivas están ocurriendo cuando se realiza una o varias de estas actividades. Algunas de las actividades tienen la característica de compartir un sistema cognitivo común. Por ejemplo, leer, escribir, hablar, son actividades que implican al sistema cognitivo que denominamos «lenguaje»; navegar por una habitación llena de muebles, buscar un objeto en el escritorio, o encontrar a un amigo que acaba de aterrizar y sale por la puerta de salida del aeropuerto son actividades que implican al sistema cognitivo que denominamos «atención visuoespacial». Comprender en detalle aquellos aspectos concretos relacionados con cada una de las actividades, requiere disponer de un modelo que explicita los distintos procesos u operaciones que intervienen, la naturaleza de dichos procesos, el funcionamiento de los mismos, y cómo se relacionan entre sí. En otras palabras, los psicólogos cognitivos han abordado esta cuestión proponiendo modelos acerca de cómo funciona la percepción, la atención, la memoria, el lenguaje, esto es, sistemas que son necesarios para que se puedan realizar las actividades cotidianas antes referidas.

Aunque los procesos implicados en una determinada actividad pueden ser distintos de aquellos que intervienen en otras actividades, una característica compartida por todos ellos es que se asume que las tareas cognitivas que los experimentadores utilizan para su estudio permiten que puedan ser diseccionadas en operaciones elementales simples. Cada operación estaría encargada de una función pero operando todas ellas de manera coordinada. Veamos un ejemplo para ilustrar cómo se aborda el estudio de actividades tan cotidianas como reconocer palabras desde la psicología cognitiva. En la figura 1.1 aparece como estímulo la palabra MARTILLO en una tarea que requiere reconocer palabras. La primera fase del proceso de reconocimiento tiene que ver con un análisis visual de dicho estímulo, donde se extraen rasgos físicos del mismo como el tipo de trazos, su orientación, contraste, etc. David Marr publicó un libro en 1982 que puede considerarse un clásico en el estudio del procesamiento visual temprano. Una segunda fase de procesamiento permite concluir que ese estímulo visual tiene «aspecto de palabra», y por tanto diferente de otro tipo de estímulo visual (como por

ejemplo un dibujo esquemático, o una hilera de #s). A partir de aquí, fases posteriores darán lugar a una representación del estímulo en términos de sus características fonológicas/articulatorias que permitirán su lectura (p. ej., decir «martillo»). Por último, el acceso al significado del estímulo nos permitirá obtener información de su función y poder generar una acción relacionada con el mismo (por ejemplo, decir «golpear»). Como veremos más adelante, la disección del reconocimiento de palabras en operaciones o procesos más elementales como los descritos anteriormente será fundamental para establecer una conexión entre las operaciones mentales y los circuitos neurológicos implicados, objetivo de la neurociencia cognitiva.

Figura 1.1 Reconocimiento de palabras



FUENTE: Adaptada de Fuentes y García-Sevilla (2008).

Como hemos visto, el diseño de tareas elementales debe permitirnos diseccionar una actividad compleja en procesos u operaciones más elementales, definiendo claramente el fenómeno que se pretende estudiar y mostrándolo de una forma simple. Esto no es suficiente. La psicología cognitiva asume que los procesos psicológicos pueden medirse en términos del tiempo que requieren para completar la tarea en la que están implicados. Posner (1978) definió cronometría mental como el «estudio del curso temporal que sigue el procesamiento de la información en el sistema nervioso humano». Por tanto, los cambios que se producen en el procesamiento de determinados estímulos van a afectar al tiempo requerido para completar la tarea. Por ejemplo, se tarda más tiempo en decir que el estímulo MESA

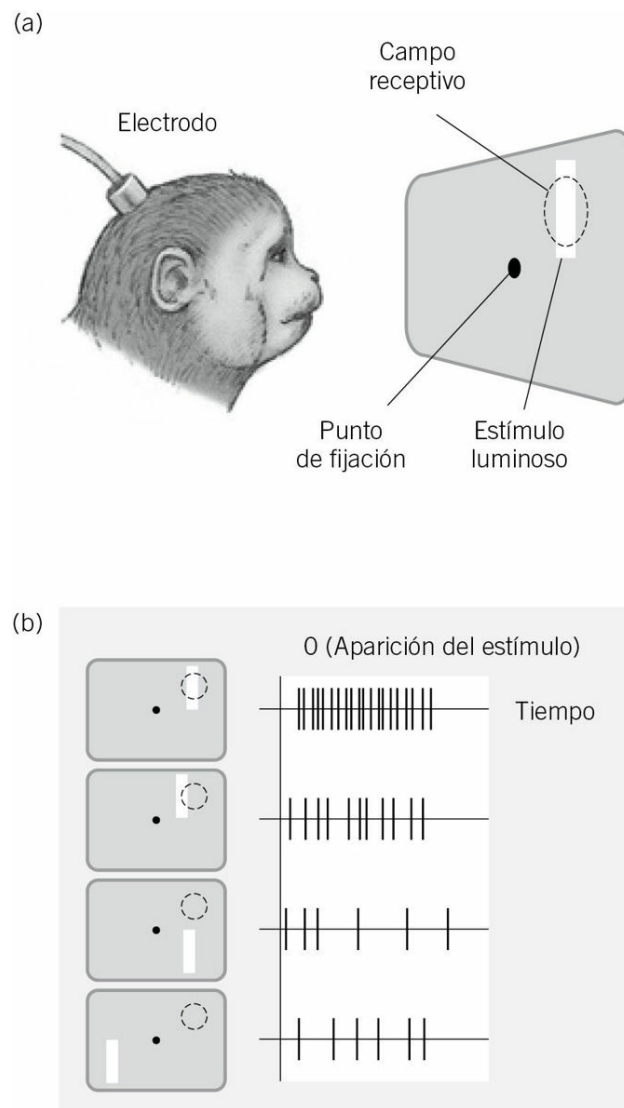
pertenece a una determinada categoría (muebles) que decir que está escrito en color azul. Esto significa que las operaciones que implican el análisis de las características visuales de un estímulo son diferentes de aquellas que requieren su procesamiento semántico, de modo que las diferencias en el tiempo requerido para completar cada tarea nos puede ayudar a entender la naturaleza de los distintos procesos cognitivos implicados. Cada tarea implica una serie de procesos de los que el tiempo de reacción es el producto final. Por ejemplo, una tarea de categorización requiere primero el procesamiento visual del estímulo (si se presenta en un determinado color, orientación, etc.), la clasificación del mismo en una categoría (si es un mueble, animal, planta, etc.) y la organización de la respuesta requerida (pulsar una determinada tecla si es animal, y otra si no lo es). Ejemplos de este tipo de tareas aparecerán a lo largo de los capítulos que constituyen este libro para el estudio de los distintos procesos cognitivos, y suponen una de las contribuciones más importantes de la psicología cognitiva en la emergencia de la neurociencia cognitiva.

2.2 Contribuciones de las neurociencias

Como hemos indicado anteriormente, la neurociencia cognitiva surge de la convergencia de diferentes disciplinas, entre ellas la neurociencia de sistemas, la neurociencia conductual, la neuropsicología cognitiva y la psicofisiología. La neurociencia de sistemas y la neurociencia conductual experimentaron un gran auge en los años sesenta y setenta del siglo xx en la comprensión de los procesos sensoriales. Esto tuvo lugar gracias sobre todo al trabajo pionero de figuras tan relevantes como David Hubel y Torsten Wiesel (ver Hubel y Wiesel, 1977), que realizaron investigaciones sobre los campos receptivos de células localizadas en la corteza visual primaria de gatos y monos macacos. Sin embargo, gran parte de estas investigaciones requerían animales anestesiados como sujetos experimentales, con poca implicación de procesos cognitivos más complejos. A mitad de los años setenta, otros neurobiólogos como Vernon Mountcastle en sensación somática, o Edward Evarts en control del movimiento, fueron pioneros en el estudio neurológico de diversos aspectos relacionados con el procesamiento

de información en primates no humanos. Un gran avance se consiguió con el trabajo de estos autores que desarrollaron técnicas que permitían realizar registros unicelulares en el cerebro de monos despiertos (ver figura 1.2). Los registros unicelulares se obtienen a través de la implantación de electrodos muy pequeños en el axón de la neurona (registro intracelular), o fuera de la membrana (registro extracelular).

Figura 1.2 Registros unicelulares en el cerebro de monos



FUENTE: Adaptada de Fuentes y García-Sevilla (2008).

Estas técnicas fueron posteriormente utilizadas por Fuster y Alexander (1971) para relacionar la actividad de neuronas en la corteza prefrontal de los monos durante una tarea de respuesta demorada con la memoria a corto plazo. Asimismo, Wurtz, Goldberg y Robinson (1980) realizaron estudios pioneros con monos despiertos acerca de las áreas cerebrales implicadas en la orientación abierta y encubierta de la atención visual, y O'Keefe y Nadel

(1978) propusieron que el hipocampo contiene un mapa cognitivo del medio ambiente.

Por su parte, las contribuciones más destacadas de la neurociencia conductual se inician ya a mediados del siglo pasado con las propuestas de Karl Lashley que sirvieron de contrapunto a la visión predominante en su época sobre la especialización cerebral, visión que se remontaba a la frenología —la atribución de funciones específicas a las protuberancias de la cabeza—, primero, y a los hallazgos sobre las áreas específicas del lenguaje por Broca y Wernicke, después. En efecto, sus estudios de los años cincuenta sobre los efectos de las lesiones cerebrales en la corteza cerebral de la rata sobre el aprendizaje y la memoria le llevaron a proponer los principios de *acción de masa* y de *equipotencialidad*, según los cuales las funciones cognitivas están sustentadas por amplias regiones cerebrales. Destacados discípulos suyos, como Donald Hebb, tendrían una amplia influencia a la que no son ajenas modernas reformulaciones de la neurociencia cognitiva actual.

Por otro lado, cabe destacar también las importantes contribuciones de la psicofisiología, que basaba sus investigaciones en las conexiones entre la conducta y la actividad fisiológica del sistema nervioso periférico en los años sesenta, y más tarde la actividad eléctrica del sistema nervioso central, registrada a través de electrodos colocados sobre el cuero cabelludo de sujetos humanos, los denominados potenciales evocados (PE). Esta metodología, perfeccionada a partir de los años setenta, fue ampliamente utilizada a partir de los años ochenta y noventa, proporcionando información muy valiosa en cuanto al estudio de procesos cognitivos complejos tales como la atención selectiva (Hillyard, Hink, Schwent y Picton, 1973), el procesamiento semántico (Kutas y Hillyard, 1984) o la percepción auditiva (Näätänen, 1990). Una de las principales aportaciones de esta técnica fue la posibilidad de trazar en tiempo real el curso temporal de las operaciones cognitivas implicadas en una tarea, esa cronometría fina a la que Posner se refirió.

Otra disciplina que ejerció una enorme influencia en el surgimiento de la neurociencia cognitiva es la neuropsicología (ver Fuentes y García-Sevilla, 2008). La neuropsicología ponía el énfasis en buscar las bases neurológicas de la conducta en pacientes con daño cerebral, contribuir a la evaluación de

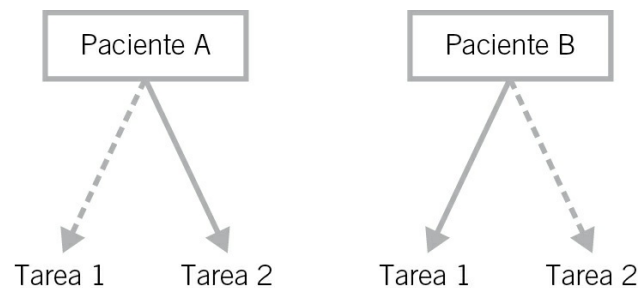
las consecuencias de ese daño y a su rehabilitación. El desarrollo de técnicas de neuroimagen como la tomografía computarizada y la resonancia magnética nuclear liberó en buena medida a la neuropsicología de un rol localizador y potenció su posibilidad de indagar sobre las estructuras y las funciones cerebrales implicadas en los distintos procesos cognitivos, especialmente en pacientes con daño cerebral adquirido. Tal vez el exceso se dio en los que Shallice (1988) etiquetó de «ultraneuropsicólogos cognitivos», investigadores interesados únicamente en estudiar los deterioros cognitivos en pacientes con lesiones cerebrales sin ningún interés por identificar qué circuitos neuronales están implicados en dichos deterioros.

El desarrollo de la neuropsicología en general se vio favorecido por el retorno a estudios de caso único, en los que se estudiaba en mayor detalle y con una metodología empírica más rigurosa, pacientes con lesiones cerebrales más o menos localizadas mientras realizaban tareas cognitivas. Esto favoreció el establecimiento de correspondencias entre determinadas funciones cognitivas y áreas específicas del cerebro. Para un neuropsicólogo cognitivo, la generalidad de los hallazgos se consigue de dos formas: (1) los modelos cognitivos, que especifican funciones psicológicas en particular, deben explicar todos los casos publicados acerca de un deterioro en cada función; y (2) deben explicar también los datos obtenidos en el campo de la psicología cognitiva, así como los datos de la neuropsicología. Como afirman Ellis y Young (1988), pocas áreas de la psicología tienen semejantes exigencias acerca de sus teorías.

Mientras que la utilización de técnicas de registro unicelular o modernas técnicas de neuroimagen, permiten un análisis preciso de los circuitos neuronales implicados, las lesiones cerebrales suelen afectar a extensas áreas de tejido cerebral sin una delimitación clara funcional y/o anatómica. Esta limitación ha propiciado la utilización de una metodología un tanto característica de estos estudios. Por ejemplo, los investigadores han tratado de mostrar disociaciones o mejor aún dobles disociaciones. Si un paciente A presenta un deterioro en la tarea 1, pero no en la tarea 2, decimos que tenemos una disociación entre las tareas 1 y 2 y por tanto entre los procesos implicados en cada tarea. No obstante, la diferente ejecución entre ambas tareas puede responder a otros factores, como la dificultad de las mismas. Es

posible que sean los mismos procesos los que se requieran para realizar ambas tareas, pero se diferencien en las demandas que de ellos requiera cada tarea. Si la tarea 1 es más sencilla, puede que la lesión no sea suficiente para producir un deterioro cognitivo observable en la misma. Pero si además tenemos un paciente B que presenta un deterioro en la tarea 2 pero no en la tarea 1, la ejecución conjunta de ambos pacientes nos permite establecer una doble disociación entre las dos tareas, y por tanto concluir que ambas tareas requieren procesos diferentes (ver ejemplo de disociación en la figura 1.3). Pongamos un ejemplo para ilustrar la doble disociación. Si la tarea 1 consiste en reconocer palabras y la tarea 2 en reconocer objetos, podemos concluir que ambos tipos de reconocimiento responden a operaciones cognitivas diferentes, con implicación de distintas áreas cerebrales. En el ejemplo de la figura 1.1, tendríamos daño en alguno de los circuitos cerebrales responsables de reconocer palabras. No obstante, el supuesto paciente tendría intactos los implicados en el reconocimiento de objetos. Una doble disociación no requiere que la ejecución en alguna tarea sea comparable a la de las personas sin patología. Muchas patologías neurológicas y neuropsiquiátricas muestran un cierto deterioro generalizado que se exterioriza en tiempos de respuesta mayores, o en la comisión de más errores, en comparación con un grupo de control. Para establecer una doble disociación simplemente es suficiente que un paciente muestre una ejecución mejor en una tarea que en otra, y el otro paciente muestre el patrón contrario.

Figura 1.3 Ejemplos de disociación



FUENTE: Adaptada de Fuentes y García-Sevilla (2008).

A lo largo de la década de los setenta, la utilización de esta metodología en el estudio de pacientes cerebrales produjo un gran avance en nuestra comprensión de sistemas cognitivos complejos. El fraccionamiento en procesos elementales produjo un gran avance en la comprensión de sistemas como la lectura (Coltheart, Patterson y Marshall, 1980); el reconocimiento de objetos (Warrington y Taylor, 1975), o la memoria (Warrington, 1975). Para la década de los ochenta y noventa, los conceptos cognitivos habían tomado el campo de la neuropsicología cognitiva y la transferencia hacia la neurociencia era ya un hecho claro (ver Posner y Raichle, 1994). Como comenta Gazzaniga (2000), la neurociencia necesitó de la contribución de la ciencia cognitiva ya que en ausencia de esta es imposible para el neurocientífico abordar cuestiones centrales en la integración mente-cerebro. Posner y Rothbart (1994) señalan que una completa descripción del funcionamiento de las neuronas no es suficiente para poder construir una teoría de las funciones superiores del cerebro. El término «superior», aunque a veces no claramente definido, exige que una teoría neuronal deba contemplar lo que entendemos por «mente».

A modo de resumen, el estudio de pacientes con lesiones cerebrales es extremadamente útil en tres frentes muy relacionados. En primer lugar nos proporciona información sobre los deterioros cognitivos que presentan los pacientes con lesiones cerebrales. En segundo lugar, informa sobre los circuitos neuronales implicados en los procesos psicológicos. Por último, favorece el diseño de estrategias terapéuticas que aborden la rehabilitación de

aquellas operaciones psicológicas específicas dañadas por la lesión. Un término apropiado para esta aproximación multidimensional podría ser el de *neurociencia cognitiva* con un interés tanto teórico como aplicado.

3. Desarrollo de la Neurociencia cognitiva

Como hemos visto más arriba, hacia finales de los setenta y principios de los ochenta del siglo xx se empieza a dar esa convergencia entre los intereses de los psicólogos cognitivos, los neurocientíficos, entre los que se incluían los psicofisiólogos, y los neuropsicólogos. Los psicólogos cognitivos se interesan por los métodos de la neurociencia, y los neurocientíficos empiezan a buscar en la Psicología cognitiva los problemas que resolver con sus métodos. En ese momento, se pone a punto una tecnología que iba a revolucionar el campo y a constituir el elemento capital para el desarrollo de la neurociencia cognitiva: el desarrollo de las técnicas de neuroimagen: primero, la tomografía por emisión de positrones (TEP; Phelps, Kuhl y Mazziota, 1981), y después la resonancia magnética funcional (RMf; Belliveau, Kennedy, McKinstry y cols., 1991). Estas técnicas se basan en la medida y el análisis de los cambios en el flujo sanguíneo cerebral en función de las demandas metabólicas en regiones específicas del cerebro (véase el capítulo 2), las cuales varían a su vez en función de las demandas funcionales, y por lo tanto cognitivas. Es decir, la aplicación de estas técnicas permite mapear con una resolución espacial considerablemente alta (de un cm cúbico para TEP, de un mm cúbico para RMf) las regiones cerebrales que se activan durante la realización de las diferentes tareas cognitivas. La aplicación de las técnicas de neuroimagen en Neurociencia cognitiva se basa, precisamente, en el principio postulado por la Psicología cognitiva de que cada operación cognitiva puede descomponerse en el conjunto de operación simples de procesamiento que la componen; y es precisamente el cometido que asumió la Neurociencia cognitiva el mapear estas operaciones simples de procesamiento en las regiones cerebrales que las sustentan. Para ello, se utiliza la metodología sustractiva introducida por Donders en el siglo XIX en sus estudios psicofísicos, según la cual cada operación de procesamiento se define

aditivamente en relación con las que la preceden, de manera que «sustrayendo» la activación cerebral de una manipulación experimental simple —en el ejemplo expuesto más arriba, decidir si una determinada palabra (MESA) está escrita en un determinado color de letra— de la activación obtenida en una tarea más compleja —si la palabra pertenece a una determinada categoría—, nos permitiría «aislar» o «mapear» las regiones cerebrales implicadas exclusivamente en la categorización semántica. Se debe, no obstante, ser cauteloso en la aplicación de esta metodología, por lo menos por tres limitaciones importantes:

- 1) La baja resolución temporal de las técnicas de neuroimagen metabólica, que no permiten aprehender la dinámica temporal de activación de las distintas regiones cerebrales implicadas en las funciones cognitivas (limitación que no presentan, sin embargo, las técnicas de registro del EEG).
- 2) La elección de la condición control o línea base (es decir, en nuestro razonamiento anterior, la tarea «simple»).
- 3) El problema de la «inserción pura», que hace referencia a la asunción de que la manipulación experimental de interés únicamente añade o recluta regiones adicionales de forma lineal, es decir, las suma, sin tener en cuenta que el cambio de tarea pueda comportar un procesamiento más complejo, por ejemplo cambiando la configuración de regiones implicadas en la tarea o su relativa contribución.

Uno de los principales artífices de la aplicación de las técnicas de neuroimagen a los problemas de la Psicología cognitiva fue Michael I. Posner, quien utilizó la tomografía por emisión de positrones para el estudio de las áreas cerebrales implicadas en diferentes aspectos del lenguaje. Junto con Posner, otros investigadores destacados en el surgimiento de la neurociencia cognitiva como disciplina científica fueron los psicólogos Stephen M. Kosslyn y Michael M. Gazzaniga; Kosslyn por la aplicación de las técnicas de neuroimagen a problemas de rotación mental de objetos, y Gazzaniga por el estudio de pacientes con lesiones cerebrales, especialmente pacientes comisurizados (a los que se había seccionado el cuerpo calloso

como tratamiento quirúrgico para aliviar crisis epilépticas generalizadas, Comisurotomía). A todos ellos les debemos el surgimiento formal y la consolidación de la Neurociencia cognitiva, un surgimiento que si hubiera que reflejar en alguna fecha esta debería fijarse necesariamente en algún momento del año 1988, en el que se publicaron los artículos de Posner y cols. (1988), Kosslyn (1988) y Churchland y Sejnowski (1988), a los que siguió el de Gazzaniga (1989), en los que se establecían los principios fundamentales de la neurociencia cognitiva. En todos ellos, el término «Neurociencia cognitiva» se usa explícitamente en el título por primera vez en publicaciones científicas de gran prestigio, o por lo menos se alude a él en las primeras frases del texto.

Con estas publicaciones en 1988-1989 se configura una nueva forma de abordar las relaciones mente-cerebro, la Neurociencia cognitiva, como disciplina científica con identidad paradigmática propia, caracterizada por el uso de los procedimientos experimentales propios de la Psicología cognitiva para el estudio de la actividad cerebral. Esta nueva ciencia se basa en los siguientes presupuestos «paradigmáticos»:

- 1) que la percepción y la acción dependen de representaciones cerebrales internas y sus transformaciones,
- 2) que las actividades mentales pueden descomponerse en operaciones elementales de procesamiento de la información,
- 3) que estas operaciones tienen localización estricta en el cerebro (noción de «módulo»), y
- 4) que estos módulos interaccionan entre sí para sustentar las actividades mentales. Este modelo se sustenta en cuatro aproximaciones experimentales convergentes y complementarias:
 - a) el registro de actividad neuronal con microelectrodos en animales (y en algunos casos excepcionales en humanos),
 - b) las técnicas de neuroimagen (tanto electromagnética como hemodinámica),
 - c) el estudio de pacientes neurológicos, y
 - d) en la modelización computacional. Esta unión interdisciplinar ha

significado un progreso sustancial en nuestra comprensión actual sobre el cerebro humano y sus relaciones con las funciones cognitivas.

Durante los años siguientes a estas publicaciones, y con el perfeccionamiento y expansión de los equipos de resonancia magnética, se multiplicaron los estudios de neuroimagen de las funciones cognitivas, que se extienden desde los primeros trabajos interesados en el lenguaje, la percepción y el control motor, a temas tales como la memoria operativa o los procesos emocionales. En años más recientes, toman relevancia temas relativos a la toma de decisiones, la psicología social e interpersonal, es decir, cuáles son las regiones cerebrales que contribuyen, por ejemplo, a la percepción del rol social o al racismo, o a otros temas más específicos, tales como las regiones del «amor», o las de la decepción, la traición o el resentimiento.

Durante esta época —años noventa y primera década del siglo XXI— se observa el abandono desde la Neurociencia cognitiva de una de las aproximaciones experimentales que precisamente posibilitaron su surgimiento: el registro de la actividad neuronal con microelectrodos en primates; ello fue debido en parte a la presión popular en contra de la investigación animal y sobre todo al desarrollo de la neurociencia celular y molecular. Otra técnica que perdió protagonismo a la par que crecía el impacto de la neuroimagen funcional fue la del registro de la actividad eléctrica cerebral en humanos. Los potenciales evocados pierden fuelle por un fervor localizacionista que no pueden atender por su baja resolución espacial. Sin embargo, como describiremos en el último apartado de este capítulo, la capacidad de registrar la actividad del cerebro en tiempo real, la amplia gama de paradigmas experimentales disponible y, sobre todo, los notables avances en posprocesado, incluidas nuevas formas de analizar el EEG, han promovido un renovado interés por estas técnicas.

Parte de este renacer no es ajeno a las limitaciones tanto de algunos de los supuestos base como de las técnicas de neuroimagen metabólica. La aproximación a la explicación de las funciones cognitivas a partir del mapeado de los módulos elementales de procesamiento en áreas cerebrales no

está exenta de polémica, por lo menos de cuestionamiento epistemológico, por cuanto algunos autores consideran que no dista de una frenología moderna que se pretende validar por el método científico (Fuster, 2000). En efecto, Fuster (2000) observa que, a pesar de que las funciones cognitivas puedan separarse y diseccionarse experimentalmente, esto no implica una estructura neuronal independiente para cada una de ellas. Obviamente, las funciones cognitivas son interdependientes, y la estrategia de la Neurociencia cognitiva de adscribir diferentes operaciones cognitivas o módulos a diferentes áreas corticales, aunque guiada por el método científico y la experimentación, se apoya en demostraciones débiles debido a presupuestos paradigmáticos no siempre sostenibles. Sin embargo, el propio Fuster sugiere una solución epistemológica a este problema al proponer que la función cognitiva está representada en redes neuronales solapadas y profusamente interconectadas de la neocorteza, que trascienden áreas y módulos de cualquier definición, de manera que la especificidad de la red deriva esencialmente de las conexiones específicas que se establecen entre sus unidades elementales (asambleas de neuronas o módulos, tal y como fue propuesto por Donald Hebb), que no son contiguas, es decir, que se hallan dispersas por toda la corteza. La función cognitiva emerge pues, más que de los constituyentes de la red, de las relaciones entre estos. Así como evolución natural para superar estas limitaciones del «mapeado» cerebral, estático, la Neurociencia cognitiva está siguiendo nuevos desarrollos, que brevemente se revisan en el siguiente apartado.

4. El futuro de la Neurociencia cognitiva

Hasta el momento hemos asistido a la explosión de una ciencia transversal, deudora de un buen número de disciplinas preexistentes de las que tomó conceptos, procedimientos e instrumentos bajo el poderoso influjo de los avances técnicos en el ámbito de la neuroimagen funcional. También fue singular la asunción de la necesidad de colaborar desde distintas aproximaciones al formidable desafío de conocer los circuitos neuronales implicados en los procesos cognitivos. Sin embargo, el futuro está lleno tanto

de posibilidades como de desafíos, algunos de los cuales pasamos a comentar.

En primer lugar, es necesario seguir desarrollando las posibilidades de la neuroimagen metabólica y superar algunas de sus limitaciones. A la muy deficiente resolución temporal se unen habitualmente problemas derivados del carácter aislado de las investigaciones, del uso habitual de muestras pequeñas, tareas diferentes, procedimientos de análisis distintos, soportes neuroanatómicos que no resuelven de forma apropiada las diferencias individuales, por señalar algunas. A estos factores se suelen unir sesgos asociados a la forma de analizar los datos que pueden llevar tanto a la subestimación de las áreas activadas (por la elevada exigencia de los contrastes a posteriori) como a la presencia de falsos positivos (por registrarse tanto la activación de áreas directamente relacionadas con el proceso bajo estudio como otras que no lo están). Parte de estos problemas pueden abordarse empleando grandes bases de datos de neuroimagen y procedimientos de metaanálisis pero para que esta estrategia de sus frutos es imprescindible avanzar en la estandarización de los procedimientos y la automatización de los análisis, así como facilitar que se trabaje con los mapas de actividad original de diferentes estudio y no solo sobre las áreas resultantes de los análisis estadísticos.

En segundo lugar, es imprescindible asumir de forma inequívoca que la dimensión temporal es esencial para la comprensión de los circuitos neuronales implicados en los procesos cognitivos. En efecto, durante los primeros años de existencia de la neurociencia cognitiva, por el fervor del desarrollo tecnológico de los equipos de RMf y por el propio éxito científico de la empresa, prevaleció un enfoque localizacionista. Sin embargo, como ya se ha comentado, esta aproximación empezó a revelarse insuficiente para dar una explicación comprehensiva de la función cognitiva. En parte, esta aproximación no contemplaba, por la propia limitación de la técnica, uno de los presupuestos paradigmáticos de la Neurociencia cognitiva: ¿cómo los diferentes módulos interaccionan entre sí?; es decir, las técnicas de neuroimagen pueden mapear las regiones cerebrales activas durante las diferentes funciones cognitivas, pero no permiten establecer cómo estas diferentes regiones están conectadas entre sí. Por otro lado, y también debido

a la limitación de las técnicas de neuroimagen, la imagen que ofrecían de la actividad cerebral era, debido a su pobre resolución temporal, estática; es decir, se ilustraban las áreas cerebrales implicadas en las funciones cognitivas, pero no se aportaba información ni sobre el orden de activación ni sobre su temporalidad —cuándo y durante cuánto tiempo se mantenía esta activación—.

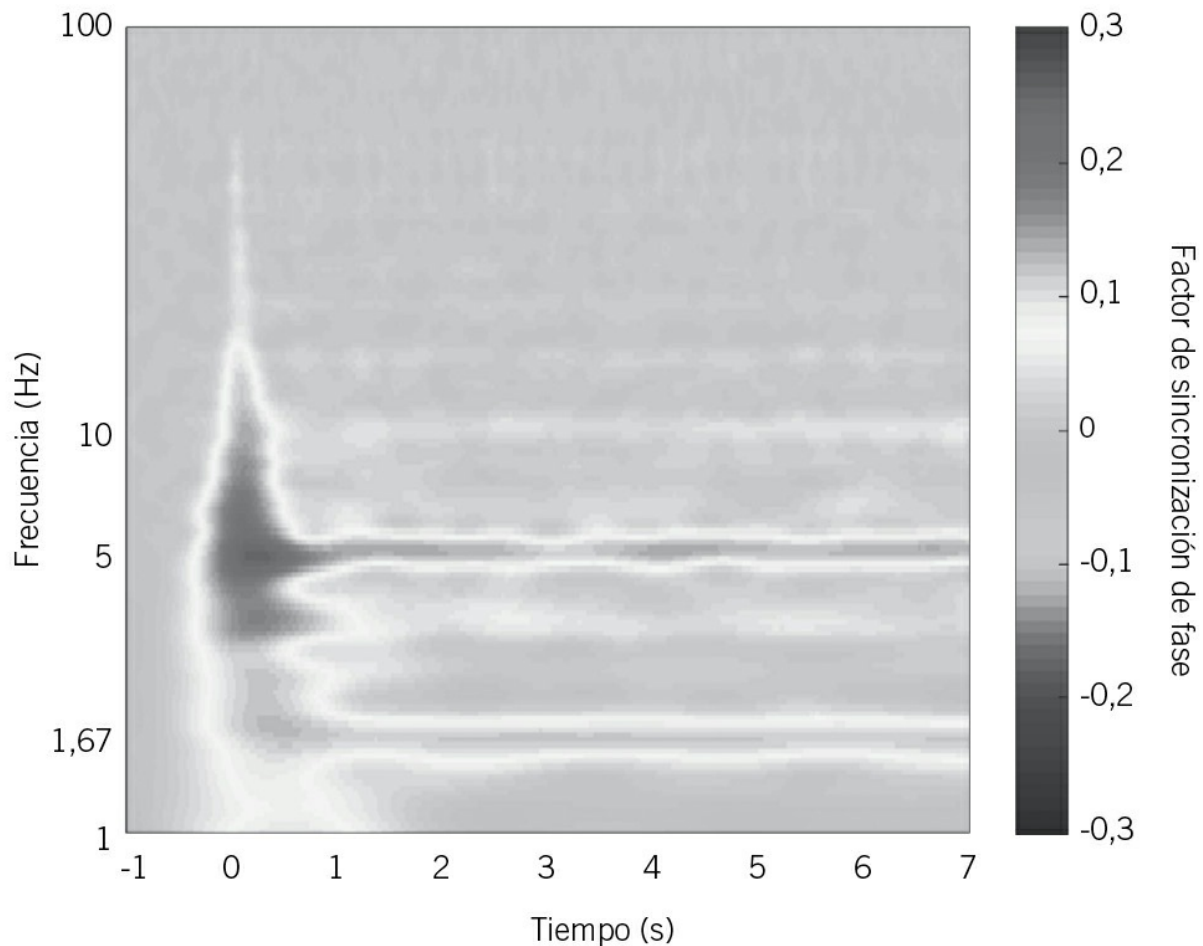
Desarrollos recientes en el análisis de las neuroimágenes están permitiendo, sin embargo que se empiecen a conocer cómo las diferentes regiones cerebrales están conectadas entre sí. Es decir, aunque aún sin precisión temporal, se han puesto a punto técnicas de análisis de la conectividad cerebral que permiten establecer, a partir de la determinación a priori de una región semilla, qué otras áreas cerebrales tienen una activación funcionalmente dependiente de la primera.

Pero donde verdaderamente se está dando una revolución conceptual en años recientes es en la aceptación de que la temporalidad de la activación cerebral es crucial para entender la función cognitiva. En este sentido, vuelven a irrumpir con interés las técnicas de registro de la actividad eléctrica y magnética cerebral, interés que viene motivado a priori por su alta resolución temporal y también porque se han desarrollado, en los últimos años, diferentes métodos de análisis que permiten localizar con relativa precisión, fiabilidad y validez las áreas cerebrales que contribuyen a la generación de la actividad eléctrica registrada (lo que técnicamente se conoce como la resolución del problema inverso).

En tercer lugar, es una línea de investigación prioritaria ir más allá de los módulos e indagar en sus conexiones, identificar qué elementos de la red se activan y en qué orden se reclutan a la hora de realizar una tarea. Otro ámbito que está experimentando un desarrollo exponencial en los años presentes, y que todavía no ha alcanzado su madurez, es el del análisis de la actividad oscilatoria cerebral (ver figura 1.4). En efecto, los estudios seminales, y la mayoría de los estudios actuales se fundamentan en el análisis de los potenciales evocados, respuestas eléctricas cerebrales en respuesta a un estímulo o actividad cognitiva concreta. La investigación en animales ha permitido comprender, sin embargo, que la actividad promediada se fundamenta en parte en una sincronización de la actividad neuronal

subyacente. De esta manera, una de las corrientes actuales en neurociencia cognitiva consiste en analizar el EEG espontáneo registrado durante la realización de diferentes tareas cognitivas, y analizar cambios en su potencia espectral en diferentes bandas de frecuencia (alfa, beta, gamma, theta, delta). Una aproximación más sofisticada no solo calcula los cambios en la potencia por bandas sino cómo se sincroniza en fase la actividad cerebral en cada una de estas bandas. Uno de los resultados más sorprendentes en este ámbito ha sido, por ejemplo, el descubrimiento de que la percepción visual de un objeto surge por sincronización de la actividad neuronal en el rango de la banda gamma (sobre los 40 Hz) subyacente a las diferentes regiones cerebrales que representan los diferentes atributos del estímulo. Resultados como estos en varios ámbitos de investigación (atención, emoción, memoria) están poniendo de manifiesto que no solo las regiones cerebrales específicas contribuyen a las funciones cognitivas, sino que es crítico el papel que juega la sincronización de la actividad cerebral en estas áreas diferentes para sustentar las funciones cognitivas de forma dinámica.

Figura 1.4 Análisis de la actividad oscilatoria cerebral



En cuarto lugar, es imprescindible incorporar una visión desde el desarrollo y la plasticidad. No es necesario argumentar la importancia de conocer cómo va cambiando la neurodinámica cerebral a lo largo del ciclo vital tanto para valorar cómo van madurando o decayendo nuestras competencias cognitivas, como para poder interpretar de forma cabal los resultados obtenidos en nuestras exploraciones con personas de diferente edad.

Otro ámbito que se está desarrollando con fuerza en la neurociencia cognitiva, y que aún ha de dar muchos frutos, es el del estudio de la plasticidad cerebral, es decir, el de cómo la representación cerebral de las funciones cognitivas cambia con la experiencia. Estudios en este ámbito han

puesto de manifiesto que los aprendizajes, los entrenamientos o la rehabilitación de las funciones cognitivas dejan una profunda huella en el cerebro. Un ámbito donde primero se observaron estos efectos fue el del estudio de la representación cortical motora, somestésica y auditiva en músicos, quienes por su práctica reiterada en su habilidad musical —tocar un instrumento— desarrollan representaciones aumentadas de las musculatura que emplean en la ejecución de sus partituras, o más generalmente, del sonido. En relación con este ámbito, también han adquirido interés un tipo de investigaciones basadas en desarrollos tecnológicos. Se trata del ámbito de las variaciones anatómicas —ya sean de sustancia gris (áreas o regiones) como blanca (tractos, vías)— como consecuencia de la experiencia, que pueden estudiarse mediante técnicas de análisis volumétrico de resonancia magnética o de tractografía cerebral, también basadas en una imagen por resonancia magnética.

En quinto lugar, es de destacar el desafío de la transferencia de conocimiento. Cada vez se vincula más la posibilidad de obtener recursos al desarrollo de investigaciones susceptibles de generar transferencia de conocimiento. No se cuestiona que la Neurociencia cognitiva constituye, si no la más, una de las fronteras más intrigantes y prometedoras para el avance del conocimiento humano. Sin embargo, vivimos en tiempos donde esto puede no ser suficiente. La Neurociencia cognitiva ya está dando pasos importantes en diferentes ámbitos, por ejemplo en el de la neurotecnología o en el clínico. Sin embargo, estas son aún iniciativas insuficientes, que requerirán de un mayor esfuerzo. El simple hecho de adquirir y mantener costosos equipos de neuroimagen como RMf o MEG, requerirá en muchos centros no solo una justificación científica sino cada vez más utilidad práctica.

Un desafío no menor es conseguir que los importantes avances que se están produciendo en Neurociencia cognitiva pasen del nivel de experto, es decir, de exigir una considerable competencia científica, tanto conceptual como metodológica, al nivel de operador razonablemente cualificado que traslade a su ámbito profesional estos avances. Incluso dentro de la comunidad científica las exigencias que la Neurociencia cognitiva plantea lleva fácilmente a errores en forma de mala aplicación e interpretación de los

nuevos procedimientos, especialmente de las diferentes alternativas de posprocesado. Aunque una cierta presencia de pseudociencia puede ser tolerada y filtrada en el seno de la comunidad científica, los estándares de calidad en el ámbito aplicado, especialmente en el de la salud, no permiten estos márgenes.

Por último, la multidisciplinaridad en sí es insuficiente, se debe abordar el desafío de una mayor integración de los diferentes niveles de explicación neurocientífica. Quizá sea oportuno mencionar que la comprensión de la complejidad del cerebro, y la complejidad de su relación con las funciones cognitivas, escapa a una única aproximación, y que es necesario establecer puentes y lazos de contacto entre diferentes niveles de explicación. Hasta ahora hemos revisado un tipo de investigación neurocognitiva «seca», en oposición a «pringosa» (*wet* en inglés) pues se fundamenta en el uso de técnicas no invasivas en sujetos humanos. Sin embargo, la comprensión de la función cerebral requiere entender cómo se genera la actividad neuronal que contribuye a nuestros mapas de activación, o al flujo de las corrientes eléctricas que registramos mediante electrodos en la cabeza. Este conocimiento solo se puede alcanzar si se estudian animales de laboratorio mediante las técnicas apropiadas, si no se obvia que en la actividad neuronal interviene un número ingente de moléculas diversas en forma de neurotransmisores, neuromoduladores, hormonas, canales, transportadores, receptores, y que la precisa orquestación de esta máquina molecular depende de factores tanto genéticos como ambientales. Estos lazos se han comenzado a extender en proyectos de investigación interdisciplinarios en los que investigadores con muy diversa formación (psicólogos, biólogos, farmacéuticos, ingenieros, matemáticos, neurólogos, informáticos) y aproximaciones experimentales diversas trabajan con una causa común: entender cómo el cerebro implementa las diversas funciones cognitivas. Sin duda el futuro inmediato nos depara interesantes avances en esta compleja disciplina que hemos denominado neurociencia cognitiva.

Lecturas recomendadas

- Escera, C. (2004). Aproximación histórica y conceptual a la Neurociencia Cognitiva. *Cognitiva*, 16, 141-161. (Artículo diana en el vol. 14 (2) de la revista).
- Fuentes, L. J. y García-Sevilla, J. (2008). *Manual de psicología de la atención: Una perspectiva neurocientífica*. Madrid: Editorial Síntesis.
- Fuster, J. M. (2000). The module: Crisis of a paradigm. *Neuron*, 26, 51-53.
- Gazzaniga, M. S. (2000). Life with George: The birth of cognitive neuroscience. En M. S. Gazzaniga (ed.), *Cognitive neuroscience: A reader*, pp. 4-13. Oxford, Inglaterra: Blackwell.
- Posner, M. I. y Rothbart, M. K. (1994). Constructing neural theories of mind. En C. Koch, y J. L. Davis (eds.), *Large-scale neural theories of the brain*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.

Referencias bibliográficas

- Belliveau, J. W., Kennedy, D. N., McKinstry, R. C., Buchbinder, B. R., Weisskoff, R. M., Cohen, M. S., Vevea, J. M., Brady, T. J. y Rosen, B. R. (1991). Functional mapping of the human visual cortex by magnetic resonance imaging. *Science*, 254, 716-719.
- Churchland, P. S. y Sejnowski, T. J. (1988). Perspectives on cognitive neuroscience. *Science*, 242, 741-745.
- Coltheart, M., Patterson, K. y Marshall, J. C. (1980). *Deep dyslexia*. Londres: Routledge.
- Cooper, R. P. y Shallice, T. (2010). Cognitive Neuroscience: The troubled marriage of cognitive science and neuroscience. *Topics in Cognitive Science*, 2, 398-406.
- Ellis, A. W. y Young, A. W. (1988): *Human cognitive neuropsychology*. Hove, UK: Erlbaum.
- Escera, C. (2004). Aproximación histórica y conceptual a la Neurociencia Cognitiva. *Cognitiva*, 16, 141-161. (Artículo diana en el vol. 14 (2) de la revista).
- Fuentes, L. J. y García-Sevilla, J. (2008). *Manual de psicología de la atención: Una perspectiva neurocientífica*. Madrid: Editorial Síntesis.
- Fuster, J. M. (2000). The module: Crisis of a paradigm. *Neuron*, 26, 51-53.
- y Alexander, G. E. (1971). Neuron activity related to short-term memory. *Science*, 173, 652-654.
- Gazzaniga, M. S. (1989). Organization of the human brain. *Science*, 245, 947-952.
- (2000). Life with George: The birth of cognitive neuroscience. En M. S. Gazzaniga (ed.), *Cognitive neuroscience: A reader*, pp. 4-13. Oxford, England: Blackwell.
- Hillyard, S. A., Hink, R. F., Schwent, V. L. y Picton, T. W. (1973). Electrical signs of selective attention in the human brain. *Science*, 182, 177-180.
- Hubel, D. H. y Wiesel, T. N. (1977). Ferrier lecture: Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 198, 1-59.
- Kosslyn, S. M. (1988). Aspects of a cognitive neuroscience of mental imagery. *Science*, 240, 1621-1626.
- Kutas, M. y Hillyard, S. A. (1984). Brain potentials during reading reflect word expectancy and semantic association. *Nature*, 307, 161-163.
- Marr, D. (1982). *Vision*. San Francisco, CA: W. H. Freeman.
- O'Keefe, J. y Nadel, L. (1978). *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford, England: Clarendon Press.
- Phelps, M. E., Kuhl, D. E. y Mazziotta, J. C. (1981). Metabolic mapping of the brain's response to visual stimulation: Studies in humans. *Science*, 211, 1445-1448.
- Posner, M. I. (1978): *Chronometric explorations of mind*. Hillsdale, N. J.: Erlbaum.
- Petersen, S. E., Fox, P. T. y Raichle, M. E. (1988). Localization of cognitive operations in the

- human brain. *Science*, 240, 1627-1631.
- y Raichle, M. E. (1994): *Images of mind*. Nueva York: Scientific American Library.
- y Rothbart, M. K. (1994): Constructing neural theories of mind. En C. Koch, y J. L. Davis (eds.), *Large-scale neural theories of the brain*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Shallice, T. (1988): *From neuropsychology to mental structure*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Warrington, E. K. (1975). The selective impairment of semantic memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 27, 635-657.
- y Taylor, A. M. (1975). Two categorical stages of object perception. *Perception*, 7, 695-705.
- Wurtz, R. H.; Goldberg, M. E. y Robinson, D. L. (1980): Behavioral modulation of visual responses in the monkey. *Progress in Psychology and Physiological Psychology*, 9, 43-83.

2. Técnicas y métodos de la Neurociencia cognitiva

Fernando Maestú, César Ávila, Alfonso Barrós-Loscertales, Luis Carretié, Lluís Fuentemilla, Javier González Rosa, Eduardo Madrid y Josep Marco-Pallarés

Las preguntas tradicionales de la psicología no solo se han ido contestando gracias al desarrollo de modelos del funcionamiento cognitivo donde los hechos derivados de la experimentación pueden encontrar una conciliación conceptual. Los desarrollos metodológicos han permitido abordar nuevas preguntas, nuevas perspectivas, que han llevado en ocasiones a completar los modelos existentes, pero en otras a la generación de nuevas formas de entender el fenómeno cognitivo. La psicología experimental se ha preocupado tradicionalmente de que los avances en el campo de la metodología fueran incorporándose al estudio en psicología siempre bajo el inestimable soporte del método científico.

Refiriéndonos específicamente al estudio de los procesos cognitivos en el ser humano, una de las perspectivas que se han popularizado rápidamente ha sido la de establecer el nexo entre proceso fisiológico y proceso cognitivo. Esta aproximación surgió de la evaluación de la plausibilidad biológica de algunas propuestas realizadas en el nivel de análisis puramente cognitivo y con la meta subyacente de entender en su globalidad el comportamiento humano. De esta manera se parte de la idea de una indisoluble interacción entre cerebro y conducta en la que los psicólogos han tomado un papel preponderante. Quizá sea desde comienzos del siglo xx cuando se produjo un creciente interés acerca de las relaciones entre anatomía funcional y pensamiento que ya fue expresada por autores de tanta influencia aún hoy, como don Santiago Ramón y Cajal, Lorente de Nó o Donald Hebb.

Seguramente, la introducción de procedimientos farmacológicos como el Test de Amital Intracarotídeo (o test de Wada) o la estimulación cortical intraoperatoria supusieron un empuje definitivo para esta perspectiva. El progresivo desarrollo de una disciplina emergente, a mediados del siglo pasado, como era la neuropsicología y por tanto el estudio de las consecuencias en el nivel cognitivo de las lesiones en el nivel anatómico, llevó al desarrollo de nuevas aproximaciones sobre el entendimiento del funcionamiento del sistema cognitivo humano. Sin embargo, esta perspectiva forzaba la interpretación al tratar siempre con un modelo de lesión que no tenía por qué reflejar la normalidad del funcionamiento cognitivo.

El uso de los procedimientos de registro de la actividad cerebral como el Electroencefalograma (EEG) primero, pasando por los que observan las dinámicas de flujo sanguíneo o consumo metabólico como la Resonancia Magnética Funcional (RMf) o la Tomografía por Emisión de Positrones (PET, acrónimo inglés de Positron Emission Tomography), hasta llegar después a los registros de la actividad magnética cerebral (Magnetoencefalografía, MEG), han permitido un cambio en el que el cerebro normal y los fenómenos cognitivos asociados pueden ser estudiados bajo condiciones experimentales algo más libres de variables contaminantes (Maestú *et al.*, 2008). Esta revolución metodológica ha supuesto que el psicólogo, además de dominar los conocimientos y paradigmas propios de la psicología, tenga que asomarse al vertiginoso laberinto de la complejidad de la fisiología cerebral, así como a la infinitud de los modelos y métodos de análisis de señales que siempre roban «tiempo real» y «espacio psicológico» a los enamorados de la cognición. Para superar esta «actitud esquizofrénica» se ha llegado a la generación de equipos interdisciplinares donde investigadores con formación en biofísica, telecomunicaciones, matemáticas, informática y campos afines están introduciendo un nivel de sofisticación en el procesamiento de las señales que no tiene precedentes y su interacción con neurocientíficos y psicólogos cognitivos está propiciando cambios en la manera de entender e interpretar las dinámicas de la actividad cerebral (Michel *et al.*, 2009). Todo ello ha permitido el desarrollo de la Neurociencia cognitiva como nuevo marco conceptual donde las tradicionales teorías cognitivas y los nuevos hallazgos, con las nuevas metodologías, están

encontrando un cómodo lugar de encuentro.

En este capítulo nos aproximaremos brevemente al conocimiento de las diferentes técnicas de registro de la actividad cerebral y de las principales características de las señales de la cognición que de ellas se derivan. De esta manera nos aproximaremos a las técnicas que miden la actividad neuronal de forma directa como el EEG y la MEG y a las que presentan una alta resolución espacial en la localización de la actividad funcional y ofrecen una inestimable información acerca de rasgos anatómicos que aportan muchos datos a la hora de establecer relaciones entre rendimiento cognitivo y anatomía. De forma deliberada, nos centraremos en este sentido en los procedimientos derivados de la Resonancia Magnética ya que de otros como el PET se ha reducido enormemente su uso en neurociencia cognitiva en los últimos años, sobre todo en sujetos normales, debido al desequilibrio en la balanza entre información e invasividad.

1. Electroencefalografía

1.1 Características generales

El EEG es la señal eléctrica detectable en la superficie del cuero cabelludo. Se trata de una señal con máxima *resolución temporal*, puesto que discrimina y sitúa en el tiempo, de forma adecuada, distintas respuestas cerebrales (incluso las de menor duración). Gracias al desarrollo de algoritmos matemáticos capaces de calcular qué áreas de la corteza cerebral originan la actividad registrada en el exterior (hablaremos de ellos en el próximo apartado), el EEG puede también proporcionar *información espacial* de baja resolución: discrimina y sitúa en el espacio de forma orientativa las respuestas cerebrales. Se trata de la señal cerebral que más tiempo lleva proporcionándonos información sobre la mente. Los primeros registros EEG en humanos sobre los que se tienen noticias se llevaron a cabo en 1929 por Hans Berger. Este investigador describió también dos tipos importantes de actividad cerebral espontánea, las ondas alfa y beta (véanse más datos históricos sobre el EEG en Niedermeyer, 1993).

El origen de la actividad eléctrica que se registra en el cuero cabelludo se sitúa en las corrientes eléctricas que provocan las neuronas activas. En efecto, el funcionamiento de las neuronas genera un intercambio de iones (átomos con carga eléctrica positiva o negativa), a través de la membrana celular, con el medio extracelular, generándose dos tipos de potenciales eléctricos. Los *potenciales postsinápticos* se producen en las dendritas cuando se recibe información de neuronas vecinas, y los *potenciales de acción* se generan en el axón para enviar información a otras neuronas (véase la figura 2.1 para conocer la estructura básica de la neurona). Los primeros son más duraderos y por tanto pueden coincidir temporalmente en varias neuronas (esta sincronía es clave para que los potenciales puedan detectarse en el cuero cabelludo: la actividad eléctrica de una sola neurona es demasiado débil para ser detectable desde el exterior). Los potenciales de acción, en cambio, aunque más potentes, son más breves, y su sincronización resulta más improbable.

Por su estructura y disposición, las *neuronas piramidales* de la corteza cerebral (descritas por primera vez por Santiago Ramón y Cajal; reciben su nombre de la forma cónica o piramidal con que cuenta su cuerpo celular: figura 2.1) parecen ser las principales candidatas a generar la señal EEG. En efecto, la *disposición abierta* (en paralelo) de las neuronas piramidales corticales favorece la potenciación mutua de las corrientes iónicas, frente a la disposición cerrada (radial) de las neuronas piramidales presentes en núcleos subcorticales como la amígdala, que conlleva la cancelación mutua de corrientes (figura 2.2). Por tanto, el EEG registra fundamentalmente actividad cortical, siendo «ciego» a la actividad subcortical. Más información sobre el origen del EEG puede obtenerse en Carretié (2001/2009).

Figura 2.1 Representación esquemática de una neurona

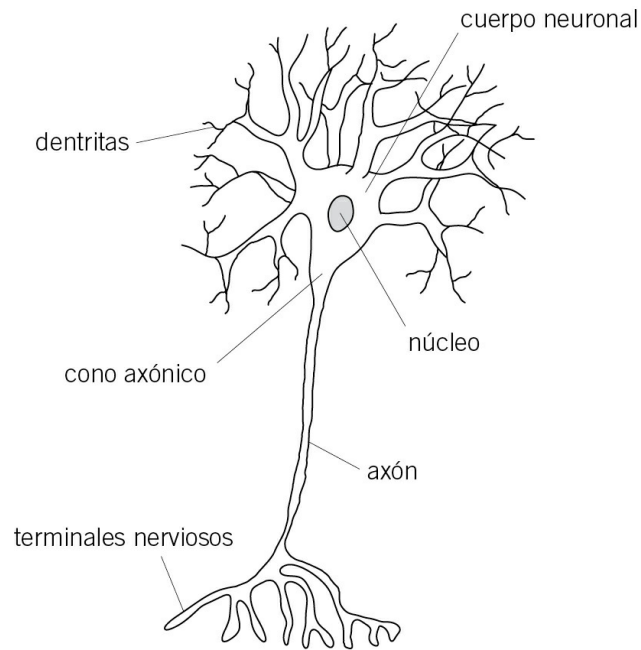
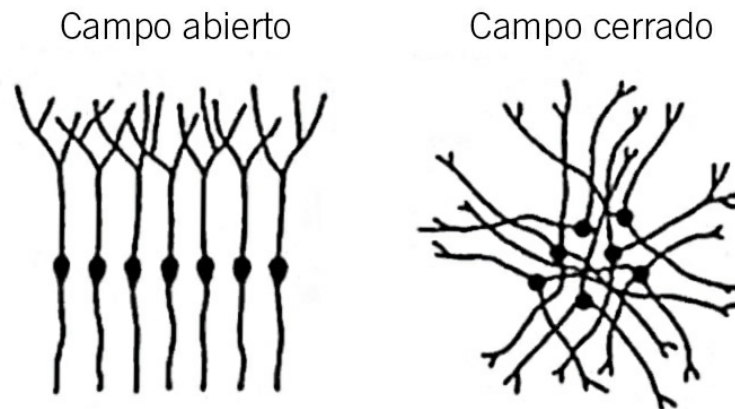


Figura 2.2 Representación esquemática de una estructura neuronal de campo abierto y otra de campo cerrado



1.2 Registro

El registro EEG requiere la colocación de electrodos en el cuero cabelludo. El empleo de un número cada vez mayor de electrodos ha extendido el uso de

los *gorros de registro* que incorporan ya los electrodos, lo que evita tener que colocarlos uno a uno. Por tratarse de una señal muy débil es necesario someterla a una intensa amplificación para poder tratarla y analizarla. El problema de la amplificación es que no discrimina qué es señal y qué es ruido, por lo que debemos utilizar *filtros* que atenúen las interferencias.

1.2.1 Registros de alta densidad de electrodos

Para registrar la señal EEG bastan dos electrodos en el cuero cabelludo y habitualmente ha sido registrada con no más de 30 canales debido en general a dificultades técnicas. A partir de la década de los noventa se ha ido aceptando la idea de que un muestreo espacial adecuado requiere más canales, espaciados homogéneamente y una cobertura de la cabeza tan completa como sea posible. Dispositivos con esas características permiten evitar el «aliasing» de las topografías de los campos eléctricos del cerebro y modifican de manera decisiva las formas de teorizar sobre los datos registrados, las formas en las que se habla de cómo el cerebro genera la función mental.

Pero ¿cuántos canales? Cuando se realiza un muestreo discreto de cualquier señal continua se debe cumplir el criterio Nyquist, para evitar que las frecuencias altas aparezcan bajo la apariencia de otras bajas o «aliasing». Este es el fenómeno detrás del efecto visual por el cual, a cierta velocidad, nos parece que los radios de una rueda giran hacia atrás aunque el vehículo se mueva hacia delante. Según el criterio Nyquist es necesario muestrear la señal con una frecuencia que doble a la frecuencia máxima presente en la misma. Respecto a las características espaciales del EEG, la elección de la distancia entre electrodos en la cabeza es equivalente a la selección de la tasa de digitalización o muestreo. Se necesitará entonces un número de canales por unidad de superficie proporcional a la frecuencia espacial máxima del EEG humano. El problema reside en que inicialmente no es posible saber cuál es esa frecuencia espacial máxima; habría que colocar un número infinito de canales en la cabeza para tener una representación continua de la señal y así obtenerla. Tampoco es posible limitar las frecuencias presentes mediante un filtro de paso bajo previo, como se hace en el dominio del

tiempo. Sin embargo, las propiedades eléctricas del cráneo, su resistencia al paso de la corriente, hacen que la señal se difumine y, de hecho, se implemente un filtro de paso bajo. Tradicionalmente se ha considerado que la resistencia del cráneo (su capacidad de difuminar la señal) es 80 veces superior a la del cerebro, pero estudios más recientes sugieren que el valor puede ser mucho menor, del orden de 25:1 (Lai *et al.*, 2005) o 15:1 (Oostendorp *et al.*, 2000). Estos valores son relevantes a la hora de determinar la cantidad de canales necesaria para muestrear adecuadamente la señal; cuanto mayor sea la resistencia menores serán las frecuencias espaciales presentes y menor será el número de canales necesario.

Tucker (2006) ha comparado los datos obtenidos con 256 canales con los que resultan de subconjuntos de esos mismos canales: los 128 impares de esos 256, o 64, o 32, y encuentra que 256 sensores, con separaciones entre canales de unos 2 cm, siguen aportando información. Freeman *et al.*, (2003) usaron una matriz de electrodos con una separación de 0,3 cm y obtuvieron energía en el rango de 0,1 a 0,4 ciclos/cm, por lo que la distancia entre sensores apropiada sería de 1 cm, o 512 sensores cubriendo la cabeza por completo. Adicionalmente, a la hora de determinar la cantidad óptima de sensores hay que considerar el ruido inherente en la medida. Este ruido se incrementa conforme sube el número de canales y puede llegar a ser el factor limitante puesto que con su incremento baja drásticamente la resolución espacial. La consecuencia es que no se puede asumir la idea de «cuantos más canales mejor». Aumentar el número de canales más allá de lo necesario daría lugar a un incremento del ruido de medida que perjudicaría a la calidad del registro. Sin embargo, Tucker (2006) señala que en la medida en la que este ruido está originado por la medición y no por fuentes fisiológicas, no está correlacionado para los distintos canales, mientras que la señal sí lo está. Sería posible eliminar ese ruido mediante técnicas disponibles, como el análisis de componentes independientes. Es más, se pueden obtener estimaciones óptimas de este ruido realizando un sobremuestreo, incrementando el número de canales por encima del requerido por la frecuencia espacial de la señal.

En tanto los resultados de esas estimaciones estén disponibles, probablemente 256 sea la cifra óptima de canales para una resistencia del

cráneo 15 veces la del cerebro. Si el valor fuese superior a 15, menores serían los valores de las frecuencias altas pasando energía y menor el número de canales necesario. Actualmente los sistemas de registro que presentan entre 80 y 140 sensores son los más usados en contextos de investigación.

2. Magnetoencefalografía

La MEG es una técnica que registra los débiles campos magnéticos (10^{-15} tesla) que provienen de las corrientes postsinápticas en la dendrita apical de la neurona piramidal. Así, la MEG, al contrario que el EEG, registra el campo magnético derivado de corrientes intracelulares, mientras que el EEG registra la corriente de volumen. La MEG no registra la actividad de neuronas individuales, solo la sumación (espacial y temporal) de grupos no inferiores a 10.000 células sincrónicamente activas (se estima entre 10^3 y 10^4) permite registrar sus campos magnéticos en el exterior de la convexidad craneal. Debido a que el campo magnético no se degrada ni atenúa por el paso a través de los tejidos biológicos (su resistencia es semejante a la del aire), la señal capturada por los detectores de campo magnético (magnetómetros y gradiómetros) caracteriza con gran fiabilidad la corriente primaria generadora. Sin embargo, el campo magnético se degrada en función del cuadrado de la distancia, por lo que a medida que va aumentando la distancia entre la corriente primaria y el sensor MEG va incrementando el ruido y disminuyendo la señal, necesitando mayor número de ensayos para generadores profundos que para generadores corticales. Quizá un problema añadido de la MEG es que observa esencialmente los dipolos orientados tangencialmente a la superficie, mientras que los que se orientan radialmente presentan más dificultades para ser modelados (los modelos de restricción anatómica han conseguido resolver gran parte de este problema). Algo que diferencia de manera esencial a la MEG y al EEG es que la primera no necesita de referencia. La referencia puede actuar como homogeneizador de cargas en los electrodos afectando a las medidas de conectividad y reconstrucción de fuentes. La complejidad de un sistema MEG tanto en el mantenimiento (sus sensores necesitan estar sumergidos en helio líquido, –

269°, para estar a temperatura superconductor) como en el análisis de sus señales así como su alto coste de compra, no ha beneficiado el acceso generalizado a esta técnica. Sin embargo, la óptima combinación de resolución espacial y temporal, con su capacidad para detectar el lenguaje neuronal (la dimensión de frecuencia) le hace ser una técnica ideal para elaborar modelos de conectividad funcional y efectiva en fuentes, así como para establecer arquitecturas funcionales basadas en la teoría de grafos (Castellanos *et al.*, 2011; Buldú *et al.*, 2011).

3. Tipos de actividad magneto/electroencefalografía (M/EEG)

3.1 Actividad cerebral espontánea

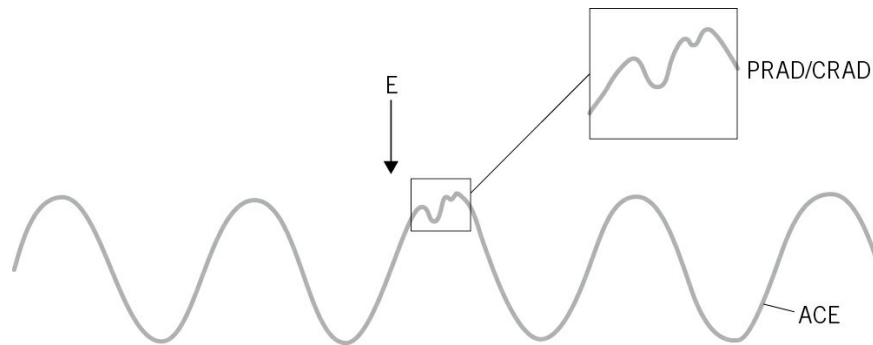
El cerebro presenta un ritmo prácticamente constante de actividad, ya sea durante la vigilia o durante el sueño (e incluso durante anestesia profunda), y en presencia o ausencia de estimulación evidente. Esta actividad permanente, que puede ser captada en cualquier momento y que aparentemente no tiene relación con acontecimientos específicos, se denomina *actividad cerebral espontánea*. Parece reflejar un proceso de automodulación cerebral (Buzsáki, 2007) y se manifiesta como una señal rítmica claramente visible en las señales neurales directas (electroencefalografía —EEG— y magnetoencefalografía —MEG—). Estos ritmos reciben diversas denominaciones en función de su frecuencia (ciclos por segundo); en orden de mayor a menor frecuencia (o, lo que es lo mismo, de mayor a menor activación cerebral): gamma, beta, alfa, theta y delta (véase una descripción más detallada de estos ritmos en Carretié, 2001/2009). El concepto de actividad cerebral espontánea, relativamente antiguo, tiene una estrecha relación con el de *actividad cerebral de reposo* (*resting state activity*), descrito en fechas más recientes en el ámbito de la resonancia magnética funcional (RMf). La actividad cerebral de reposo también está presente en ausencia de estimulación y perdura en sujetos anestesiados. Si bien la actividad cerebral espontánea/de reposo no nos resulta útil para estudiar

reacciones puntuales del cerebro a estímulos discretos, sí nos sirve para conocer el «clima» general de actividad mental.

3.2 Potenciales o campos relacionados con acontecimientos discretos (PRAD/CRAD)

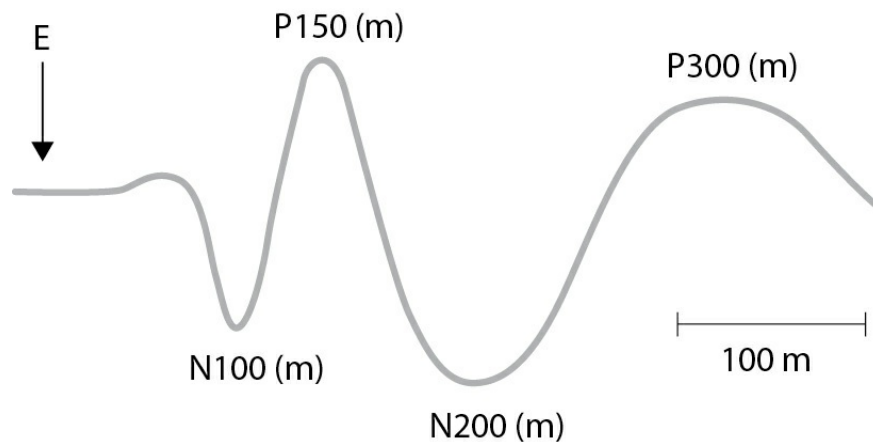
El cerebro también presenta actividad de carácter transitorio en respuesta a (y en ocasiones en anticipación directa de) acontecimientos discretos (p. ej., el timbre del teléfono, una fotografía, un golpe, la elección de una respuesta en una prueba escrita, etc.). Cuando la señal elegida para registrarla son los PRAD (potenciales relacionados con acontecimientos discretos), muy empleados en las neurociencias humanas, esta actividad es difícil de detectar ya que aparece al mismo tiempo que la actividad cerebral espontánea, que cuenta con mayor magnitud. Se dice, por tanto, que la razón señal/ruido (S/R) es muy baja: la señal sería la actividad relacionada con acontecimientos discretos y el ruido sería la actividad espontánea (figura 2.3). No obstante, existen métodos que permiten incrementar la razón S/R. Uno de ellos, denominado promediación, consiste en la repetición de la estimulación (cada repetición se denomina *ensayo*) y posterior promediación de los registros obtenidos tras cada presentación de los estímulos. Puesto que, por definición, la actividad espontánea es aleatoria respecto al estímulo y por tanto variable de ensayo a ensayo, desaparece (o, al menos, disminuye) al promediar, a pesar de contar con una gran magnitud en cada ensayo individual. En cambio, la actividad cerebral relacionada con eventos discretos, más débil, es constante respecto al estímulo (es la respuesta cerebral al mismo): se produce en la misma latencia (en el mismo momento respecto al estímulo). Este suceso fijo se mantiene al promediar (véase Carretié, 2001/2009, para más información sobre la promediación). Otro método es filtrar el ruido (la actividad espontánea, en este caso), lo que permite aumentar la razón S/R en los ensayos individuales (análisis *single trial*), sin necesidad de recurrir a la promediación (p. ej., Jung y cols., 2001; Quian-Quiroga y cols., 2007).

Figura 2.3 El EEG/MEG contiene la actividad espontánea (ACE) y, tras la presentación de un estímulo (E), la actividad relacionada con un acontecimiento discreto (PRAD/CRAD)



Las respuestas a acontecimientos discretos recogen procesos neurales de diversa naturaleza. En efecto, los PRAD (denominados CRAD en el caso de la MEG de Campos Relacionados con Acontecimientos Discretos) muestran ser una señal compleja que incluye diversos componentes (figura 2.4), que suelen identificarse en función de su polaridad (signo eléctrico: P o N) y de su latencia en milisegundos (p. ej., N400) o el orden en el que aparece (p. ej., P2 sería el segundo componente positivo). En el caso de los CRAD, el nombre contiene la «m» de magnético (p. ej., M400 o N400 m). También es habitual designarlos con nombres más descriptivos (p. ej., variación negativa contingente, potencial de disparidad, etc.). Como veremos, cada uno de estos componentes refleja procesos mentales específicos (captura de la atención, reconocimiento de un estímulo previamente percibido, procesamiento semántico, etcétera).

Figura 2.4 Representación esquemática de un PRAD/CRAD con uno de los tipos de nomenclatura posibles: la polaridad del componente seguida de la latencia (en el caso de los CRAD, suele añadirse una «m» de magnético, o reemplazar las letras «N»/«P» por «M»)



4. Análisis de las señales M/EEG

En la última década, junto con el enorme incremento en la potencia de computación disponible, ha habido un vasto desarrollo del software académico para abordar estos análisis. Baillet y sus colegas (Baillet, Friston y Oostenveld, 2011) coordinan un monográfico en el que se presentan 20 paquetes de software desarrollados en diversos laboratorios de todo el mundo, todos ellos disponibles gratuitamente, que van desde los que permiten el análisis de los datos en tiempo real a los que cubren de manera global todas las necesidades de visualización, modelado y análisis de datos EEG y MEG, pasando por la cuantificación de la conectividad funcional y efectiva e inferencias estadísticas con grupos. Se trata de un esfuerzo de la comunidad de investigadores que literalmente supone una explosión de gran magnitud en las capacidades de análisis de estos tipos de datos.

4.1 Cuantificación de la amplitud

La amplitud es la *magnitud* o intensidad de una señal, ya sea electromagnética, hemodinámica, o de cualquier otra índole. En líneas muy

generales, cuanto mayor es la amplitud de una señal, mayor será la intensidad con la que el proceso mental subyacente se está activando. Veamos cómo se mide la amplitud.

4.1.1 Método tradicional

La señal registrada suele representarse en un gráfico de coordenadas en el que el eje de ordenadas (Y) refleja la amplitud en la unidad de medida correspondiente (voltios en las señales electrofisiológicas, teslas en las magnetofisiológicas, estimación de parámetro o beta en las hemodinámicas, etc.) y el de abscisas (X) el tiempo (figura 2.5). En esa representación la amplitud es, por tanto, la medida vertical. Para cuantificarla, el primer paso es demarcar el intervalo o intervalos temporales de la señal que consideramos relevantes y en los que, por tanto, deseamos cuantificar la amplitud. Estos intervalos se denominan *ventanas de interés* (VDI, o WOI, en inglés), y suelen definirse con la ayuda de los *grandes promedios*, una media de los PRAD de todos los sujetos que muestra de forma más clara y consistente que los PRAD individuales en qué momento aparecen los componentes más importantes (Capilla y cols., 2008). El segundo paso es medir la amplitud dentro de las VDI. Lo más habitual es hacerlo desde la línea de referencia (normalmente la línea *isovoltica* o de amplitud 0: figura 2.6) hasta el *pico* de la onda o componente (figura 2.6). En los casos en los que el pico no sea fácilmente apreciable, suele recurrirse a la *amplitud media*. Consiste en un promedio de la amplitud de todos los puntos de un intervalo (figura 2.6). Generalmente, la medida del área se utiliza para ondas con forma relativamente «plana», es decir, sin un pico definido como, por ejemplo, algunos componentes tardíos de los PRAD o los CRAD.

Figura 2.5 Representación cartesiana amplitud x tiempo de tres señales de la actividad mental: CRAD, ECG y RMf BOLD. La unidad de medida de la amplitud varía en función de la naturaleza de la señal registrada: teslas (T) en las magnetofisiológicas, voltios (V) en las electrofisiológicas o estimación de parámetro (β) en la señal BOLD

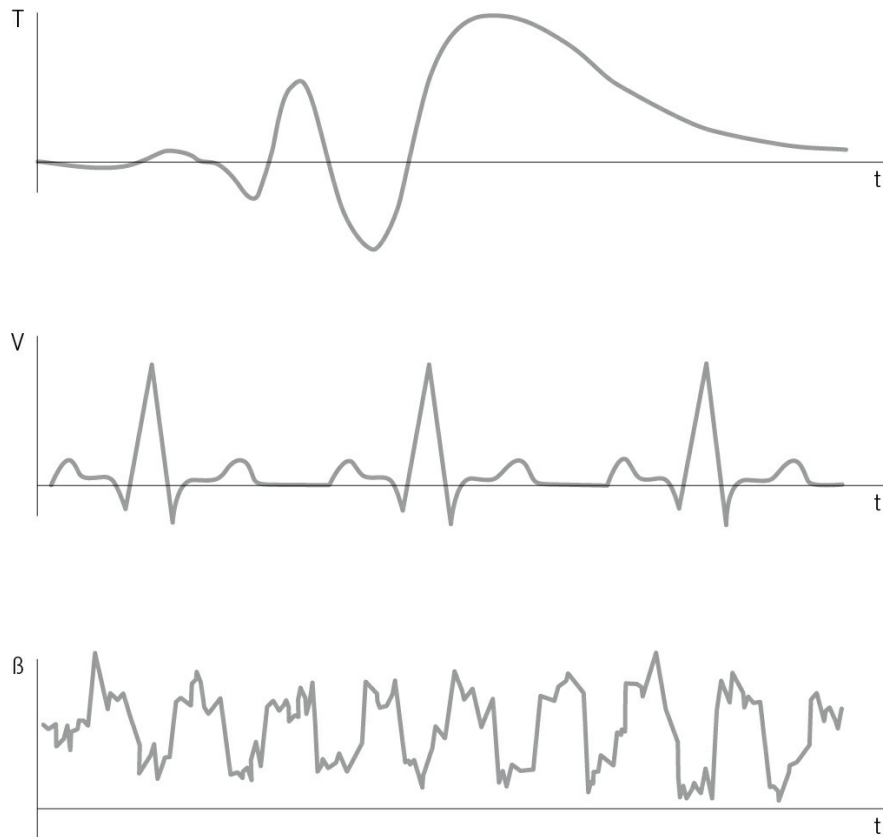
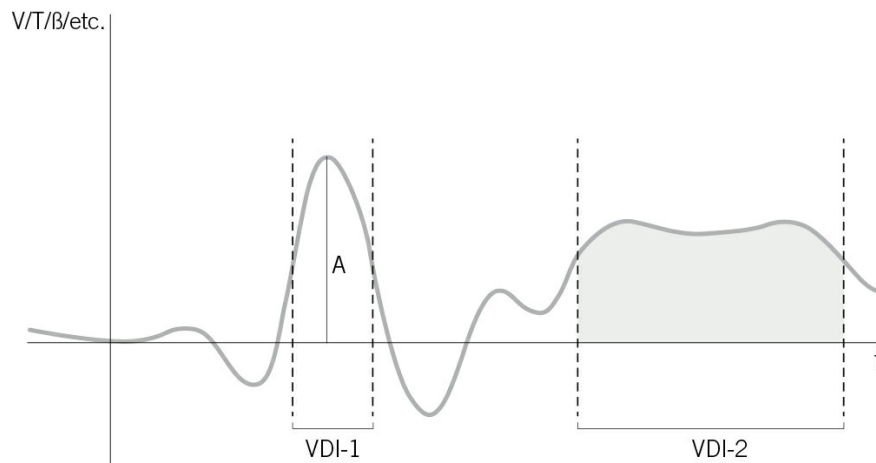


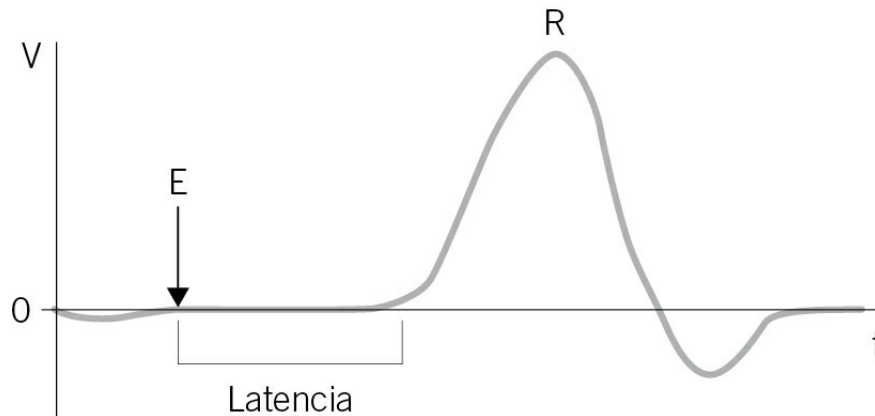
Figura 2.6 Cuantificación de la amplitud dentro de dos ventanas de interés (VDI). En la VDI1 se ha medido la amplitud desde la línea de referencia hasta el pico y en VDI2 se ha medido la amplitud media



4.2 Cuantificación de la latencia

La latencia es el tiempo que transcurre desde el comienzo de un estímulo o evento hasta la producción de un cambio eléctrico o respuesta a ese estímulo: figura 2.7. Su unidad es, por tanto, el segundo (o múltiplos o fracciones). El punto de la respuesta que suele medirse para establecer la latencia es su inicio, aunque en ocasiones se utiliza el pico (en este último caso la latencia de la respuesta estará influida por su amplitud). En general, el pico se utiliza como criterio cuando el inicio es difícil de determinar o aparece enmascarado por una respuesta anterior (situación muy frecuente en los PRAD). En general, la latencia informa sobre el momento en el que aparece un proceso mental y nos permite caracterizar temporalmente toda la secuencia de procesos que se activan ante la presentación de un determinado estímulo o tarea.

Figura 2.7 La latencia es el intervalo temporal que transcurre desde la presentación de un estímulo hasta el comienzo de la respuesta (E: estímulo; R: respuesta)



4.3 Cuantificación de la frecuencia

En el cerebro animal y humano, se ha descrito la presencia de diversos ritmos o actividad oscilatoria de bandas de frecuencia que fluctúan entre ritmos muy lentos (p. ej., 0,01 Hz) hasta ritmos ultrarrápidos (p. ej., 300 Hz) (Buszáki, 2006). En los registros M/EEG en humanos, la banda más característica, y la primera que se descubrió (con el registro EEG de Hans Berger en 1929) es la banda alfa (a) con un rango de 8-12 Hz. Desde un punto de vista cronológico, la segunda banda identificada fue la banda beta (b), con un rango de 12,5-30 Hz, atribuida al principio a una señal cortical relacionada con el movimiento. Posteriormente se han identificado diversas bandas de frecuencias en las que se las ha vinculado en aspectos concretos del procesamiento de la información. Por ejemplo, la banda theta (4-8 Hz) parece tener un papel muy relevante en aquellos procesos de aprendizaje y memoria, la banda delta (0,5-4 Hz) parece estar altamente vinculada a cambios en el estado neuronal asociado a estados de alerta, y la banda gamma (> 30 Hz) a procesos atencionales y conciencia. Se debe tener en cuenta sin embargo que esta clasificación taxonómica de las bandas de frecuencia fue formulada por la International Federation of Societies for Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, en 1974, y se fundamenta en consideraciones extraídas meramente de la práctica clínica. A pesar de que las bandas de frecuencia

representan un instrumento muy útil en la práctica clínica y en el estudio de estados neuronales concretos, los límites entre unas y otras no tienen un fundamento causal debidamente conocido. Por ejemplo, el descubrimiento del ritmo theta hipocampal fue en un conejo anestesiado y cubría un rango de frecuencias de entre 2 a 6 Hz. Sin embargo, actualmente se sabe que en una situación libre de fármacos psicoactivos los roedores muestran un ritmo hipocampal de entre 5 a 10 Hz (Buszáki, 2006).

El estudio del contenido espectral de la señal M/EEG se realiza mediante el análisis tiempo-frecuencia. Este análisis de la señal M/EEG aporta información adicional sobre la sincronía neuronal que no se ve de forma cruda (p. ej., sin tratar analíticamente) en la señal registrada directamente del cuero cabelludo. Este análisis puede indicar qué frecuencias tienen más potencia en un punto temporal o espacial concreto y cómo la fase de estas oscilaciones aparece de forma sincronizada en el tiempo y en el espacio. Teniendo en cuenta que los ritmos del M/EEG son un producto por sí mismos de la actividad sincronizada de grandes grupos neuronales, se asume que los cambios de potencia en una frecuencia concreta de la señal M/EEG refleja cambios en la sincronía neuronal. Con el análisis tiempo-frecuencia podemos cuantificar cambios en la sincronía neuronal registrados en zonas concretas del cuero cabelludo, cambios en la sincronía entre regiones corticales que se encuentran distantes en el espacio o cambios de sincronía neuronal debido al inicio de tareas cognitivas concretas. Este apartado se centrará en la descripción de algunos parámetros básicos de la metodología de análisis del estudio de la actividad oscilatoria del M/EEG que se describirán a continuación. Para una descripción más detallada de los posibles análisis tiempo-frecuencia así como su implementación se recomienda la lectura de Wallish y colegas (2006).

4.3.1 Modelaje de la señal M/EEG en el tiempo y en la frecuencia

La señal M/EEG se ha modelado tradicionalmente como una serie de ondas sinusoidales de diferentes frecuencias que se solapan en el tiempo. Una onda sinusoidal (figura 2.8A) es definida en términos de su frecuencia, su magnitud y su fase. La frecuencia de una onda sinusoidal se refiere al número

completo de ciclos u oscilaciones en 1 segundo y tiene como unidad el Hercio ($\text{Hz} = \text{ciclos por segundo}$). La magnitud se refiere a la altura máxima que la onda tiene en su pico o valle respecto al eje x (10^{-1} en la figura 2.8A). La fase se refiere al momento específico en el que el ciclo sinusoidal se encuentra, teniendo un rango en radianes de $-\pi$ a π . La oscilación de la figura 2.8A describe una señal en su campo temporal, sin embargo una señal puede ser representada en su campo frecuencial mediante la descomposición espectral que extrae un número complejo por cada frecuencia analizada. En las descomposiciones tiempo-frecuencia, se estima un número complejo por cada punto temporal de una señal. Esta estimación nos aporta la información temporal y frecuencial de la señal. La potencia espectral en un punto concreto para una frecuencia concreta se obtiene calculando el cuadrado de la longitud del vector resultante del número complejo. Asimismo, cuando el número complejo en unos puntos determinados en el tiempo de una señal es dividido por su magnitud, resulta una nueva serie de datos en el que la fase de la oscilación es preservada pero la magnitud de la señal es transformada a 1 (p. ej., unidad normalizada). Esta normalización permite estudiar por ejemplo, cómo dos o más señales tienen coherencia en fase en un punto temporal concreto o durante un periodo de tiempo concreto (figura 2.8B). Tanto la potencia espectral como la sincronía en fase de la actividad oscilatoria neuronal permiten medir diferentes aspectos relacionados con la funcionalidad cerebral asociadas a funciones cognitivas concretas como son la memoria, la atención, el lenguaje, etcétera.

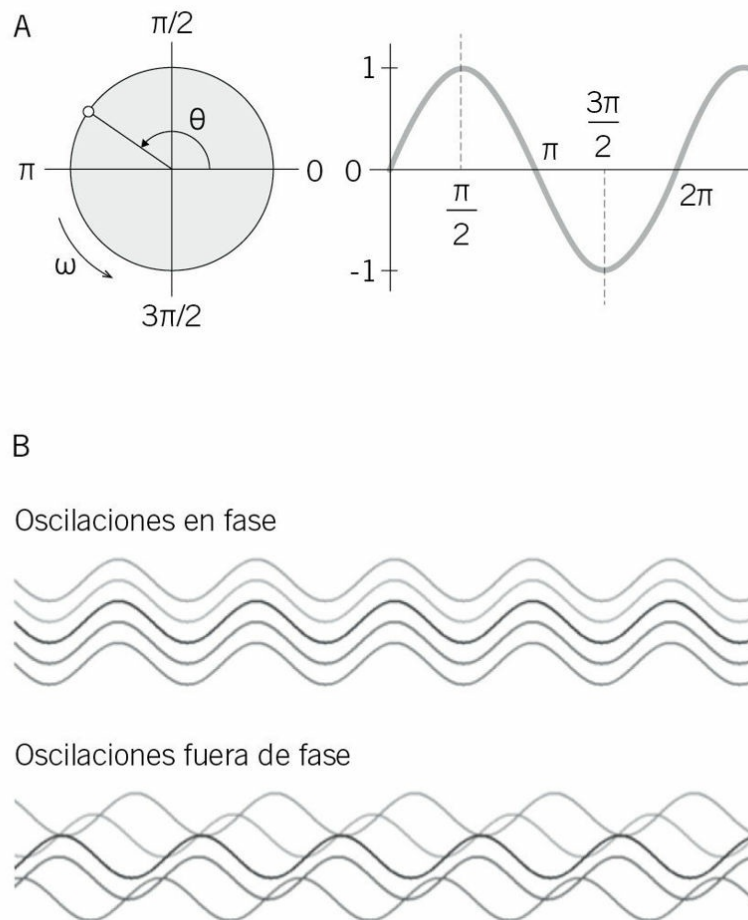
4.3.2 Aproximación a la dimensión frecuencial de la actividad cerebral M/EEG

Una primera aproximación al estudio matemático de la composición frecuencial de la señal M/EEG fue propiciada por el uso de la transformada de Fourier (TF) (o la derivada en «Fast-Fourier Transform», FFT) que permite descomponer una señal determinada en una serie de señales sinusoidales de diferentes frecuencias que sumadas resultan en la señal original. Este tipo de análisis ha sido utilizado para determinar la participación de actividad oscilatoria específica y discriminar entre distintos

estados corticales como los estadios de sueño, las diferencias entre estadios de vigilia-somnolencia-sueño o el estado neuronal inducido por los ojos abiertos o cerrados por ejemplo. A pesar de que la FT sigue siendo un método muy útil actualmente en el análisis de la actividad oscilatoria, su aplicación implica aceptar que la señal cerebral oscilatoria es estacionaria. Es decir, que las contribuciones de cada frecuencia sean constantes en el tiempo. Sin embargo, esta asunción no es correcta en aquellas señales en la que la composición espectral puede variar transitoriamente, como es el caso de la mayoría de las situaciones en las que el funcionamiento cerebral está inmerso, por ejemplo cuando un estímulo visual nos alerta de forma inesperada de que algo peligroso puede acercarse. Por este motivo es necesario el uso de diferentes métodos de análisis basados en la descomposición de la señal espectral cerebral en el que se tenga en cuenta las posibles contribuciones frecuenciales sin, a su vez, perder resolución temporal.

Figura 2.8 A. Representación de la señal y sus descriptores básicos. **B.** Ejemplo de dos situaciones en las varias señales que se encuentran en sincronía de fase o fuera de fase en puntos temporales concretos. En el ejemplo de arriba, las oscilaciones tienen una misma fase en todo su recorrido temporal

145 145 **145** 145



4.3.3 Aproximación a la dimensión temporal y frecuencial de la actividad cerebral M/EEG

Una opción frente al problema de obtener resolución frecuencial y temporal

de forma simultánea sería el uso de la Transformada de Fourier de periodo corto (*Short-Term Fourier Transform*; STFT). La STFT constituye una revisión de la FT para cubrir las deficiencias de la FT en señales no estacionarias. En este sentido, solo es necesario modificar la asunción de ventana temporal de análisis ilimitada para la FT, a ventanas delimitadas (finitas) en el caso de la STFT (figura 2.9A). Es decir, se trata de analizar una señal determinada mediante la fragmentación en pequeños segmentos o parcelas que serán tratados separadamente. A pesar de que parezca que el problema queda resuelto, el hecho de que se delimite la ventana de análisis para obtener más resolución temporal hace que inevitablemente se disminuya también la resolución frecuencial del análisis.

El análisis tiempo-frecuencia (TF) mediante la transformada continua wavelet (*Continous Wavelet Transform*; CWT) aparece como una alternativa a la SFTF ya que resuelve de manera parcial el problema inherente a tener máxima resolución temporal y frecuencial. En primer lugar, la CWT realiza un cálculo muy parecido a la SFTF, es decir, normaliza una señal s en una señal tiempo (t) - frecuencia (f) compleja $w(t,f)$. Los componentes $w(t,f)$ - coeficientes wavelet - configuran una matriz (F) de tamaño ($m \times n$) donde m es la frecuencia (f) y n el tiempo (t) resultantes del análisis (1):

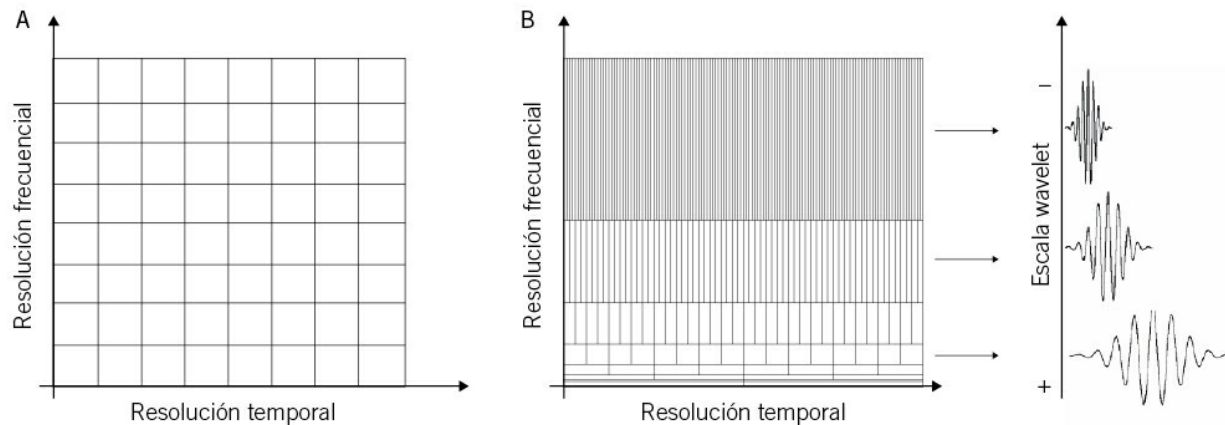
$$F(f,t) = w(t,f) \times s(t) \quad (1)$$

Sin embargo, la característica determinante de la CWT, diferenciándola de la SFTF, es que adapta la ventana temporal de análisis en función del componente frecuencial. Es decir, para frecuencias bajas (p. ej. < 10 Hz) la CWT utiliza ventanas temporales de análisis más grandes y a medida que incrementa la frecuencia de análisis también lo hace la ventana de la CWT. El parámetro por el que a cada frecuencia le equivalga un determinado «ensanchamiento» de la ventana temporal de la CWT es determinado por la «escala» de la wavelet (figura 2.9B).

Actualmente existen múltiples familias de wavelets. La elección de un tipo de wavelet u otro dependerá de las características de la señal que se quiera analizar. En el estudio de la señal M/EEG una de las más utilizadas es la

Morlet, a pesar de que en la literatura científica existan estudios realizados con otras como la Daubechiers o la Mexican (ver Wallisch y colegas para ampliar información matemática de las wavelets y su implementación).

Figura 2.9 Representación visual de las resolución temporal y espacial de un análisis de la señal M/EEG mediante el uso de (A) la Transformada de Fourier o (B) la Transformación mediante wavelets



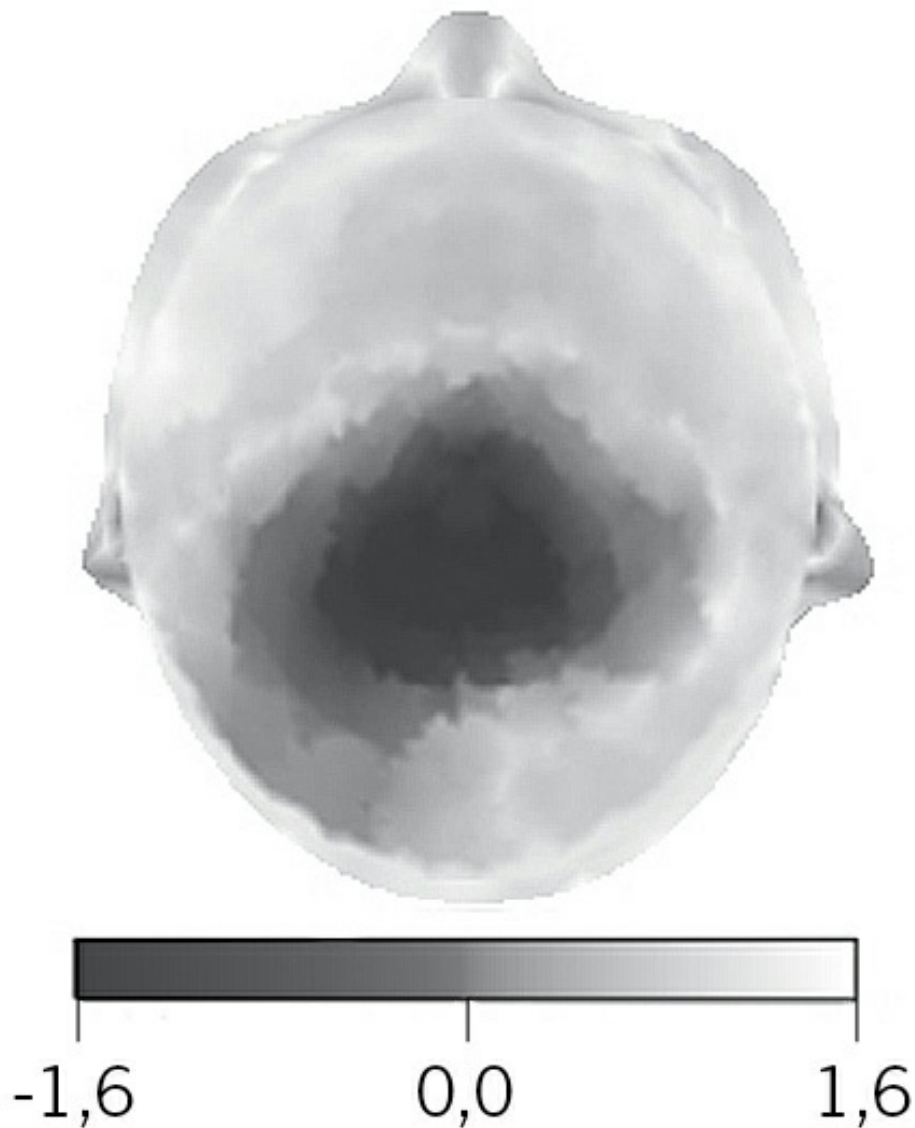
4.4 Distribución topográfica (2D)

La cuantificación de la distribución topográfica de una señal consiste en representar en un mapa del cuero cabelludo qué amplitud o frecuencia presenta cada punto del cuero cabelludo en un momento dado. Se aplica a las técnicas electromagnéticas (EEG y MEG). La distribución topográfica resulta útil a la hora de obtener información sobre cómo se manifiesta espacialmente la actividad cerebral en cada condición experimental. Si la distribución topográfica varía de una condición a otra, puede inferirse que cada condición activa de manera diferente el cerebro. No obstante, es importante indicar que no debe extraerse información 3D directa de los mapas de distribución topográfica (p. ej., un foco en la zona parietal del cuero cabelludo no implica necesariamente que el origen de esa actividad se sitúe en la corteza parietal del cerebro). Como vemos en la figura 2.10, las áreas del cuero cabelludo en las que no se ha colocado ningún electrodo EEG o sensor MEG (que son la mayoría) también aparecen coloreadas: los voltajes en ellas se deducen a partir de los detectados en electrodos cercanos. Este proceso se denomina *interpolación* (es de naturaleza matemática, y existen distintas variantes: Michel y cols., 2004).

4.4.1 Análisis de la potencia global del campo

La obtención de estadísticos que recojan la topografía completa de los campos eléctricos en el cuero cabelludo. Que capturen la dimensión espacial apropiadamente y que discriminen estos cambios de aquellos debidos a la potencia global en una topografía dada.

Figura 2.10 Representación de la actividad EEG mediante mapeo o cartografía cerebral. Los diferentes tonos de gris indican diferentes niveles de amplitud



Lehmann y Skradies (1980) proponen el cómputo de la «Potencia Global del Campo» (GFP, de Global Field Power) para cuantificar la fuerza del campo en todo el cuero cabelludo a partir de las diferencias entre todos los posibles pares de electrodos. Cuanto mayores sean esas diferencias mayor será el GFP. Esta medida puede computarse como la desviación estándar de los potenciales, mediante la expresión

$$GFP = \sqrt{\sum_{i=1}^N \frac{(u_i - \bar{u})^2}{N}}$$

en la que u_i corresponde al voltaje en el electrodo i , $\bar{u}$ es la media de voltaje para todos los canales y N es el número de electrodos.

La Disimilitud Global del Mapa (GMD, de «Global Map Dissimilarity») cuantifica las diferencias entre topografías, independientes del GFP. Para obtenerla en primer lugar se normaliza el mapa topográfico, dividiendo los valores del potencial en cada electrodo por el GFP. Para dos mapas topográficos así normalizados podemos calcular el GFP de su diferencia, que corresponde a la GMD, según la expresión

$$GMD = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left(\frac{u_i - \bar{u}}{\sqrt{\sum_{i=1}^N (u_i - \bar{u})^2 / N}} - \frac{v_i - \bar{v}}{\sqrt{\sum_{i=1}^N (v_i - \bar{v})^2 / N}} \right)^2}$$

en la que GFP_u y GFP_v corresponden a la potencia global de campo para los mapas u y v , respectivamente.

Se pueden realizar test estadísticos sobre la significatividad de las diferencias entre mapas a partir de esta medida GMD. «Cartool» (Brunet, Murray y Michel, 2011) es uno de los mencionados desarrollos de software que permite realizarlos.

La aparición de sistemas de registro de alta densidad (gran número de electrodos) permiten usar el EEG como un método moderno de imagen funcional del cerebro, con la gran ventaja añadida, respecto a RMf o PET, de que lo que se registra es la actividad neural de manera directa en tiempo real. Mientras que los análisis tradicionales de los datos EEG y ERP se basan en la morfología de las funciones tiempo/voltaje en ciertas posiciones del cuero cabelludo, los registros de alta densidad permiten considerar las características espaciales completas de los campos eléctricos en la cabeza y su dinámica temporal.

4.5 Localización de fuentes (2D)

La localización de fuentes, también denominada resolución del *problema inverso* (la señal que produce el cerebro y llega al cuero cabelludo se rastrea en sentido inverso: del cuero cabelludo al cerebro), persigue encontrar, a través de análisis matemáticos, el patrón de activación cerebral que mejor explique la actividad registrada en la superficie. En otras palabras, se trata de obtener información 3D (cerebro) a partir de datos 2D (cuero cabelludo). Se aplica a las técnicas electromagnéticas (EEG y MEG), puesto que las hemodinámicas proporcionan directamente información 3D. Las técnicas de localización de fuentes son las mismas tanto para EEG como para MEG. Existe un gran número de algoritmos matemáticos informatizados para resolver el problema inverso, algunos de ellos gratuitos a través de Internet.

Todos ellos cuentan con una gran dificultad de partida: la actividad registrada en la superficie de la cabeza en un momento dado puede explicarse a partir de patrones de actividad cerebral muy diferentes. En otras palabras, el problema inverso no tiene una única solución. Evidentemente, nuestra tarea solo ha producido un patrón de activación (que implica a una o varias estructuras cerebrales) en un momento dado: ¿cuál de todas las soluciones posibles es la correcta o, al menos, la más probable? La respuesta pasa por imponer restricciones que permitan descartar algunas soluciones menos probables. Podemos clasificar los métodos para localizar fuentes en dos grupos en función de qué condicionantes o restricciones imponen. Se trata de un área en pleno desarrollo en la que aparecen nuevos métodos con relativa frecuencia. Los más conocidos son: los modelos de dipolos, Norma Mínima y Beamforming (ver Capilla *et al.*, 2008; Carretié, 2011; Michel *et al.*, 2004).

5. Resonancia magnética estructural y funcional

¿Quién nos iba a decir a los que hemos trabajado con modelos conceptuales durante los años ochenta que íbamos a disponer de una herramienta como la Resonancia Magnética (RM)? La RM estructural y funcional ha ofrecido en los últimos años una nueva ventana a través de la cual se puede mirar

directamente la anatomía y el funcionamiento del cerebro humano. El desarrollo de estas técnicas ha supuesto un punto de inflexión en el desarrollo de la ciencia cognitiva, abandonándose los modelos conceptuales que no son refrendados por los datos de neuroimagen funcional.

Quizá el primer ejemplo de cómo las técnicas de neuroimagen han evolucionado los modelos cognitivos lo tenemos en el modelo atencional de Michael Posner (ver Tudela, 1990). En este modelo se puede comprobar cómo la conjunción en paralelo de datos provenientes de la psicología cognitiva, la neuropsicología y la neuroimagen (en este caso el PET) lleva a elaborar una propuesta contrastable sobre las bases neurales de la atención, siendo uno de los primeros éxitos de la llamada neurociencia cognitiva.

En el presente apartado, queremos explicar las principales características de las técnicas anatómicas y funcionales de RM, así como algunas de las precauciones que se deben considerar a la hora de aplicarlas. Por cuestiones de espacio, esta revisión no puede ser exhaustiva, pero sí queremos destacar algunos aspectos que desde nuestro punto de vista son relevantes para investigadores en este campo.

La alta resolución de las imágenes estructurales de RM permite la clara diferenciación de la sustancia gris, la sustancia blanca y el líquido cefalorraquídeo. El desarrollo metodológico en el tratamiento de estas imágenes permite análisis tanto a nivel macroscópico como microscópico de la estructura. Este hecho permite conocer el volumen de las diversas estructuras relevantes en el SNC, así como de las circunvoluciones o el trazado de fibras de sustancia blanca. Este tipo de información abre la puerta a establecer relaciones entre el tamaño de las estructuras y diversas manifestaciones conductuales, lo que ha generado cientos de estudios, especialmente en el campo de la psiquiatría (Agarwal, Port, Bazzocchi y Renshaw, 2010).

La aproximación al estudio de la relación entre el tamaño de la estructura cerebral y la conducta es doble. Por un lado, se pueden tomar medidas de ciertas estructuras en espacio nativo, lo que ofrece una medida real de la estructura. Esta aproximación se ha reducido en la mayoría de los casos a estructuras discretas de gran importancia a nivel cognitivo como el hipocampo, la amígdala, o los núcleos caudado y putamen. Sin embargo, la

aproximación más común se basa en las técnicas de morfometría basada en el vóxel (VBM, del inglés: *voxel-based morphometry*), que permiten el estudio de la sustancia gris y blanca de todo el cerebro simultáneamente, siendo una de las principales aproximaciones para el estudio de la primera fundamentalmente. El proceso básico para aplicar la VBM supone conseguir la transformación del cerebro de cada uno de los participantes de nuestro estudio a un espacio estándar que facilite el análisis de grupos incrementando la resolución espacial en la localización de los cambios estructurales hasta el nivel del vóxel.

Los resultados de los procedimientos de morfometría han sido a veces heterogéneos, pero existen algunas relaciones bastante bien establecidas. En este sentido, nuestro grupo de investigación ha encontrado reducción del núcleo caudado en individuos con alta sensibilidad a la recompensa, una dimensión de personalidad relacionada con el TDAH (Barrós-Loscertales y cols., 2006), y en pacientes con adicción a la cocaína (Barrós-Loscertales y cols., 2011).

A pesar de la importancia de esta técnica, los datos obtenidos no siempre son coincidentes. Diversos son los metaanálisis que muestran la existencia de datos inconsistentes en la asociación entre el tamaño de las estructuras y la conducta (ver Hu y cols., 2011, en el caso de la personalidad). Los estudios futuros deberán considerar el efecto de las diferencias individuales (género, edad, inteligencia, personalidad, etc.) o de los instrumentos de clasificación para quizá poder obtener resultados más consistentes.

En los últimos años, ha crecido el interés en el estudio de la girificación, es decir, en la medida de la cantidad de plegamientos que tiene el cerebro en una zona determinada o en general. Esta medida tiene el interés de determinarse en el momento desde el desarrollo embrionario hasta la época posnatal temprana, constituyendo un factor causante más que una consecuencia de la conducta. Diversos estudios han mostrado menor girificación en patologías del SNC como la esquizofrenia, trastorno de pánico o el TDAH (Palaniyappan y cols., 2011; Roppongi y cols., 2010). Además, un estudio reciente muestra una girificación anómala en el giro de Heschl en intérpretes, lo que sería consistente con la idea de que existe un factor de predisposición hacia esta profesión (Golestani y cols., 2011).

5.1 Estudio funcional del cerebro

La técnica de la RMf permite el estudio de la actividad cerebral y los cambios cognitivos asociados a la misma con una buena resolución temporal (~1 seg). A diferencia de otras técnicas como el PET, la exploración se lleva a cabo de forma no invasiva, por lo que puede alargarse en el tiempo lo que haga falta y repetirse cuantas veces se desee. Sin embargo, aspectos metodológicos y propios de la respuesta que estamos utilizando, el contraste BOLD, limitan este tiempo. Por ejemplo, la práctica repetida de una tarea cognitiva se ve asociada a una reducción en la activación cerebral asociada a la tarea.

La RMf es sensible a cambios en el flujo sanguíneo y a los asociados con la ratio entre la oxihemoglobina y desoxihemoglobina que hay en la sangre de determinadas regiones cerebrales. Tomando como punto de partida que cada zona del cerebro consume más oxígeno cuanto más participe en un proceso cognitivo, y que este mayor consumo de oxígeno supone una mayor transformación de oxihemoglobina en desoxihemoglobina en los vasos sanguíneos, la RMf registra, gracias a las diferentes propiedades paramagnéticas de estos componentes, los cambios hemodinámicos en el flujo sanguíneo asociados a un proceso cognitivo en el cerebro. Este contraste entre oxi- y desoxihemoglobina se denomina en inglés contraste BOLD (del inglés BOLD: blood oxygen-level-dependent contrast) y se presenta como una medida indirecta de la actividad neuronal.

Aunque podría haber variaciones en diversas zonas del cerebro, se considera que la respuesta BOLD dura hasta 12-16 segundos, y tiene tres componentes desde la presentación de un evento: un leve descenso inicial durante el primer segundo, seguido de un fuerte incremento de oxígeno que tiene su punto más alto a los 5-7 segundos y que desciende poco a poco hasta estabilizarse a los 12-16 segundos. La exploración de RMf busca las áreas cerebrales que:

- 1) responden siguiendo este patrón tras la presentación de un mismo evento (recomendándose un mínimo de 20 repeticiones del evento para promediarse la respuesta hemodinámica con ciertas garantías); o
- 2) muestran una respuesta sostenida tras varios eventos del mismo tipo continuos.

En el primer caso, tenemos un diseño de RMf asociado a eventos, mientras que en el segundo un diseño RMf de bloques. Los primeros son más versátiles en cuanto a posibilidades experimentales y a la sensibilidad de la respuesta, pero presentan activaciones menos intensas que los segundos (ver Huettel, Song y McCarthy, 2004).

La lógica subyacente al análisis de la respuesta cerebral en la mayoría de los trabajos de RMf es el método sustractivo de Donders derivado de la Psicología cognitiva. Para controlar las posibles diferencias en respuesta BOLD en situación de reposo, los diseños de RMf requieren utilizar situaciones de control que presenten tareas lo más parecidas posibles a la de interés, pero sin implicar el proceso objeto de nuestro estudio. Es entonces la sustracción de la respuesta BOLD en las dos condiciones la que determina las áreas cerebrales implicadas en el proceso de interés.

Las diversas tareas de control utilizadas en RMf han consistido desde el simple reposo hasta procedimientos muy parecidos a la tarea de interés. A pesar de ello, en muchos de los procedimientos ha aparecido un problema inesperado debido una mayor dificultad de la tarea de interés si se compara con la de control. Esta diferencia se asocia a una distinta participación de las áreas cerebrales implicadas en la conocida como red de activación por defecto, que implica sobre todo al córtex cingulado posterior y anterior, al córtex frontal y temporal medial, así como a los lóbulos parietales (Raichle y cols., 2001; Greicius y cols., 2001). De esta manera, las posibles diferencias en la dificultad de la tarea de interés y la de control pueden determinar las diferencias en activación. Este aspecto debe tenerse en cuenta en el diseño e interpretación de los datos de RMf.

¿Cómo se deben interpretar los resultados? El contraste BOLD debe interpretarse como una respuesta cerebral indirectamente asociada a la activación neuronal generada por la estimulación y procesos cognitivos asociados a la tarea de interés. Además, esta respuesta neural se debe complementar, siempre que sea posible, con el registro de la ejecución del participante en la tarea en forma de tiempos de reacción, precisión, respuestas verbales, registros psicofisiológicos, registro de movimientos oculares, etc. En pocos casos se estudia la relación entre ambas respuestas, ya que los resultados generalmente no son positivos, aunque la relevancia en esta

congruencia es variable. Además, sobre todo cuando se comparan grupos, las diferencias conductuales suponen una variable determinante para la interpretación de los datos neurales. Si dos grupos clínicos muestran diferencias conductuales y funcionales, por ejemplo, activaciones reducidas en pacientes y una peor ejecución, esta da lugar a interpretar las primeras como consecuencia de las segundas de forma causal. Sin embargo, en ese caso no podemos concluir con seguridad que ambos grupos impliquen los mismos procesos en la ejecución de la tarea y en consecuencia, las mismas regiones cerebrales. Las diferencias funcionales se pueden deber a que los dos grupos están haciendo cosas diferentes y, en consecuencia, no son comparables. Si dos grupos difieren en la activación pero no en la conducta, el sentido de las diferencias funcionales (p. ej., controles > pacientes, pacientes > controles) establece la interpretación de las mismas. Así, la falta de diferencias en la ejecución con activaciones incrementadas en pacientes se asocian a un fenómeno de activación compensatoria por un déficit funcional no observable conductualmente dado un determinado nivel de complejidad en el proceso. Por otro lado, activaciones menores en pacientes en ausencia de diferencias conductuales pueden ser interpretadas como resultado de una mayor eficiencia neural en estos. Sin embargo, si los pacientes han mostrado un déficit previo en la activación asociada a una peor ejecución, esta será la mejor evidencia del déficit funcional en esa región fruto de la implicación de los mismos procesos. Finalmente, si se esperan diferencias en ejecución entre grupos y estas no se replican, la interpretación es complicada, sobre todo en poblaciones sanas.

Considerando estos factores, se puede considerar la RMf como la técnica que más ha aportado al desarrollo de la Neurociencia cognitiva en los últimos años en términos neurofuncionales. Los resultados obtenidos son bastante replicables en muchos casos y ha servido para hacer evolucionar los modelos provenientes de la Psicología cognitiva o los datos obtenidos con modelos animales. Es un reto para el futuro realizar estudios con muestras de mayor tamaño, que mejoren las características de las tareas control y que integren los datos anatómico-funcionales. También es una asignatura pendiente homogeneizar los umbrales estadísticos a partir de los cuales se consideran los efectos significativos.

5.2 Estudios anatómico-funcionales

Una de las incógnitas que surgen en los estudios funcionales es la relación anatómico-funcional, es decir, la posible influencia que el tamaño de una estructura pueda tener sobre la activación funcional. Son diversos los estudios que, en la comparación entre poblaciones, localizan diferencias anatómicas y funcionales en la misma zona cerebral. Sin embargo, no es necesaria la confluencia de cambios estructurales y funcionales para que sus efectos deban ser considerados conjuntamente (Oakes y cols., 2007; Bustamante y cols., 2011).

Las diferencias individuales en la estructura del tejido subyacente a las regiones funcionales que muestran un efecto de interés dan lugar a cuatro interacciones básicas (Oakes y cols., 2007). En un primer lugar, si la región que muestra activación o diferencias funcionales es homogénea estructuralmente, no se esperará ninguna interacción entre ambas, por lo que los resultados funcionales serán independientes de la estructura subyacente. En segundo lugar, si la región de activación o diferencias funcionales es homogénea estructuralmente, pero regiones adyacentes limítrofes con los datos funcionales muestran efectos estructurales, se requerirá una inspección ocular de los datos anatómicos para identificar posibles errores de registro anatómico-funcional. En tercer lugar, si la región de activación o diferencias funcionales es heterogénea estructuralmente, y los cambios estructurales no están asociados a los funcionales u otros de interés, la interacción entre ambas dará lugar a un incremento de los efectos funcionales. El incremento de los efectos funcionales se produciría por haber controlado los efectos de las diferencias individuales en la estructura cerebral, incrementando el valor explicativo de los efectos funcionales sobre cualquier otro que no se haya tenido en cuenta. En cuarto y último lugar, si la región de activación o diferencias funcionales es heterogénea estructuralmente, pero asociada a los cambios funcionales, las diferencias o efectos funcionales estarán supuestamente asociados a los cambios estructurales. En este caso, la relación entre estructura y función, al ser incluida en el análisis de varianza asociada a los cambios funcionales (p. ej., en un análisis de covarianza de los efectos estructurales), podría dar lugar a la desaparición de las activaciones o

diferencias funcionales. Además, para cualquiera de estas interacciones, no se debe considerar como requisito imprescindible la presencia de efectos estructurales y funcionales en la misma región de interés. La razón fundamental, entre otras, es que dichos efectos son dependientes de un umbral arbitrario, como se ha comentado anteriormente. Por otro lado, la presencia de diferencias funcionales en regiones que muestran diferencias estructurales no debe llevar a rechazar las primeras por ser un mero reflejo de las segundas. Así, los cambios estructurales podría explicar los cambios funcionales, pero al mismo tiempo los cambios estructurales podrían no ser completamente explicados por las diferencias estructurales.

Centrándonos en las asociaciones entre volumen cerebral y contraste BOLD para ejemplificar las posibles interacciones a nivel cerebral entre estructura y función comentadas con anterioridad, las relaciones observadas pueden ser resumidas en directas e inversas. Una relación directa implicaría, por ejemplo, una menor activación en regiones de menor volumen o atrofia y viceversa. Por ejemplo, la mencionada atrofia de hipocampo en la enfermedad de Alzheimer se asocia a una reducción en la activación funcional de esta región (Barrós-Loscertales y cols., 2010). No obstante, también existen las relaciones inversas que implican un incremento en la activación de regiones con volumen reducido o atrofia o a la inversa y viceversa. La mencionada reducción del estriado en individuos con alta sensibilidad a la recompensa parece asociarse a una mayor respuesta en presencia de recompensa (Hahn *et al.*, 2009). Aunque el origen de estas relaciones todavía hay que determinar si son neuronales o fisiológicas (p. ej., el incremento del contraste BOLD en una región de atrofia podría deberse a cambios en la estructura vascular), su consideración conjunta en los análisis para una misma muestra mejora la interpretación de los resultados. Así, en ocasiones cambios funcionales pueden ser interpretados como reflejo de los cambios estructurales (Casanova y cols., 2007), y en otras ocasiones no (Oakes y cols., 2007; Bustamante y cols., 2011).

Un enfoque multimodal del análisis de neuroimagen por RM no solo debe ser comprendido como una relación entre estructura y función. La diversidad de medidas de resonancia a nivel funcional y estructural, macroestructural y microestructural, metabólico y celular, plantean un amplio rango de

interacciones. El rango de interacciones establecidas entre las modalidades estructural y funcional por Oakes y cols. (2007) pueden ser aplicadas a cualquier otro par o conjunto de modalidades. Su aplicación limitará en un futuro el rango de interpretaciones de los resultados funcionales, dando respuesta a preguntas todavía abiertas en la relación entre estructura, función y conducta, fundamentales para la psicología.

6. La conectividad funcional y anatómica

En la última década se ha ido incrementando el debate acerca de si el modelo tradicional de entender la actividad cerebral con un alto grado de segregación funcional realmente se puede sustentar frente a la abrumadora evidencia de la necesidad de relación entre sistemas, o integración funcional, que generen de forma coordinada la complejidad del sistema cognitivo. A finales de la década de los noventa se acuñaron los términos de conectividad funcional para establecer la dependencia estadística entre series temporales tanto de señales de M/EEG como de RMf. Si bien este concepto nos permitiría conocer el grado de relación entre dos regiones cerebrales no nos permitiría conocer la direccionalidad de la información desde una serie temporal a la otra. Así, surgió el concepto de conectividad efectiva donde mediante diferentes modelos (Modelos Dinámicos Causales [DCM], Causalidad de Granger, Transferencia de entropía, etc.) se puede establecer cómo la actividad en una región cerebral tiene como consecuencia la actividad en otras regiones con una dinámica particular. Debido a que los modelos de conectividad efectiva son menos robustos, todavía, que los de conectividad funcional en este apartado nos centraremos esencialmente en estos últimos.

6.1 Conectividad funcional mediante M/EEG

La actividad oscilatoria cerebral, comentada en apartados anteriores, puede alcanzar cierto grado de sincronía o coincidencia temporal entre dos series temporales de la que diferentes autores asumen un trabajo conjunto entre regiones cerebrales (Varela *et al.*, 2001). Para establecer estas relaciones de

dependencia estadística se han desarrollado múltiples modelos lineales y no lineales que pueden tener en cuenta parámetros de potencia y fase (ver Pereda *et al.*, 2005 para una revisión exhaustiva). Uno de los más tradicionales ha sido el de la coherencia que describe el grado de similaridad lineal entre dos series temporales a una determinada frecuencia. La coherencia es una medida normalizada de los espectros cruzados, y mezcla la parte real (amplitud) y la imaginaria (fase). Otros modelos muestran sensibilidad a las relaciones tanto lineales como no lineales de las series temporales. Así, la denominada «sincronización de probabilidad» (del inglés *synchronization likelihood*) contempla este tipo de relaciones lineales y no lineales a través de la búsqueda de patrones específicos de amplitud y fase en una determinada serie temporal que deberían coincidir en su aparición (sincronía) con otro patrón (fase-amplitud) que podría ser similar o totalmente diferente al de la otra serie temporal. Esta alta probabilidad de coincidencia entre los dos patrones de cada serie temporal, número de coincidencias por determinar, revela su dependencia estadística. Otro de los métodos más ampliamente utilizados es el que magnifica las relaciones de fase como el «valor de acoplamiento de fase» (del inglés *Phase Locking Value*). Este modelo computa para cada latencia una medida de PLV entre dos series temporales a una frecuencia específica. Para ello es necesario la extracción de la fase instantánea de cada señal a la frecuencia de interés. Así, busca latencias en las que la diferencia de fase entre las series temporales varía mínimamente a lo largo del tiempo (registros de actividad espontánea) o a lo largo de los ensayos (PRAD/CRAD). El problema de muchos de estos algoritmos suele ser la aparición de sincronización espuria debido a: referencia común (en el caso del EEG), a los efectos de la conducción de volumen, fuentes de ruido común a los sensores y el sesgo del tamaño de las muestras. Por ejemplo, tanto en MEG como en EEG una misma fuente puede estar afectando a dos electrodos de EEG o sensores MEG situados en lugares cercanos o distantes (sobre todo en fuentes profundas) generando la apariencia de una perfecta sincronización cuando en realidad los valores coinciden debido a que es la misma serie temporal (efecto de conducción de volumen). Para evitar este problema se han desarrollado esencialmente dos procedimientos. El primero sería realizar los cálculos de sincronización en el espacio de las fuentes en vez de en el

espacio de los sensores. En este espacio de las fuentes los problemas no se anulan completamente ya que aquellos métodos de solución del problema inverso que asumen dependencia entre vóxeles generaran un alto grado de coincidencias en las señales vecinas y por tanto un alto grado de clusterización espurio. Otros que asumen independencia entre los vóxeles como el *beamforming* tienen después que establecer relaciones de dependencia estadística entre ellos, situación resuelta por el modelo «Dynamic Imaging of Coherent Sources» (DICS; Gross *et al.*, 2001). La otra posibilidad es analizar los datos en el espacio de los sensores mediante algoritmos que eliminen las coincidencias espurias como el «Phase-Lag Index» (PLI). El PLI es una medida que evalúa la asimetría de las diferencias de distribución de fase entre dos señales. Una solución semejante pero diferente al PLI es evaluar la parte imaginaria de la coherencia, porque si hay efecto de fuente común debe ser instantáneo y por tanto con fase cero. A pesar de las dificultades expuestas aquí, los resultados de los cálculos de sincronización están aportando un cambio en la perspectiva de la organización cerebral de los procesos cognitivos pasando de la modularidad funcional al estudio de las redes donde las regiones cerebrales no sustentan representaciones cognitivas específicas, son las redes las que ostentan dichas representaciones.

6.2 Conectividad funcional mediante RMf y conectividad anatómica mediante tensor de difusión

El uso de RM en el estudio de la cognición humana ha estado dominada, desde sus inicios, por dos grandes aproximaciones. Por un lado los trabajos estructurales se han centrado en el estudio de la densidad de sustancia gris y sustancia blanca medido mediante técnicas de *voxel based morphometry* y similares como ya se ha comentado anteriormente. Por otro lado, los estudios funcionales han utilizado la respuesta hemodinámica para determinar cambios metabólicos relacionados con un evento o con actividades globales medidas en diseños de bloques (ver apartado anterior). Sin embargo estos análisis no necesariamente dan cuenta de la actividad de sistemas neuronales que, por el hecho de estar implicados en una misma tarea, pueden mostrar

una dinámica común, es decir, grupos neuronales (a menudo localizados en áreas cerebrales distantes) que trabajan en sincronía para llevar a cabo tareas cognitivas. Para este fin, se han desarrollado técnicas matemáticas de conectividad funcional y efectiva para estudiar los patrones de organización y relación de estas redes neuronales mediante el uso de RMf. Por otro lado, las secuencias de difusión (imagen del tensor de difusión, DTI) realizadas en resonancia magnética estructural han permitido determinar los haces de sustancia blanca que sustentan esta actividad.

Los estudios de RMf basados en el Modelo Lineal General muestran las regiones activadas ante un estímulo o función cognitiva. Estas activaciones se asocian a áreas cuya actividad metabólica se incrementa (o disminuye) ante el evento escogido. Sin embargo, el hecho de encontrar más de un área asociada a un determinado evento no significa que estas áreas estén involucradas en los mismos aspectos de la función, es decir, no implica la pertenencia a la misma red funcional. Por este motivo se han desarrollado las técnicas de estudio de la conectividad funcional y efectiva en RMf. Ambos conceptos implican el uso de técnicas matemáticas en las señales de RMf para encontrar redes que actúen de forma coordinada para el desarrollo de una función cerebral. Sin embargo, mientras que la conectividad funcional muestra solo áreas que presentan alguna dependencia estadística, las técnicas de conectividad efectiva muestran los efectos de un área sobre otra. Dicho de otro modo, el estudio de la conectividad efectiva es direccional, mientras que el estudio de la conectividad funcional no lo es.

Dentro de los estudios de conectividad funcional destacan los análisis de correlaciones entre pequeños grupos de regiones preseleccionadas, los análisis de coherencia y los análisis basados en descomposición factorial de la señal BOLD y Análisis de Componentes Independientes (ICA). Además, el estudio de conectividad funcional ha cobrado importancia en los últimos años por los estudios del estado de reposo (*resting state*) en los que se registra la actividad cerebral mientras el sujeto no realiza ninguna tarea. El análisis de la conectividad funcional en estado de reposo muestra redes similares a las presentes en diferentes tareas (por ejemplo, las redes sensoriomotora primaria, visual, auditiva, de memoria, entre otras; véase Damoiseaux *et al.*, 2006). Pero uno de los campos más interesantes es el estudio de la *red por*

defecto compuesta por las áreas prefrontal, cingulada anterior y posterior, inferior temporal y superior parietal. Esta red se desactiva sistemáticamente cada vez que se realiza una tarea cognitiva y, aunque su función es aún incierta, se ha relacionado con la integración de procesos cognitivos, la monitorización externa y la divagación (Van den Heuvel y Hulshoff Pol, 2010).

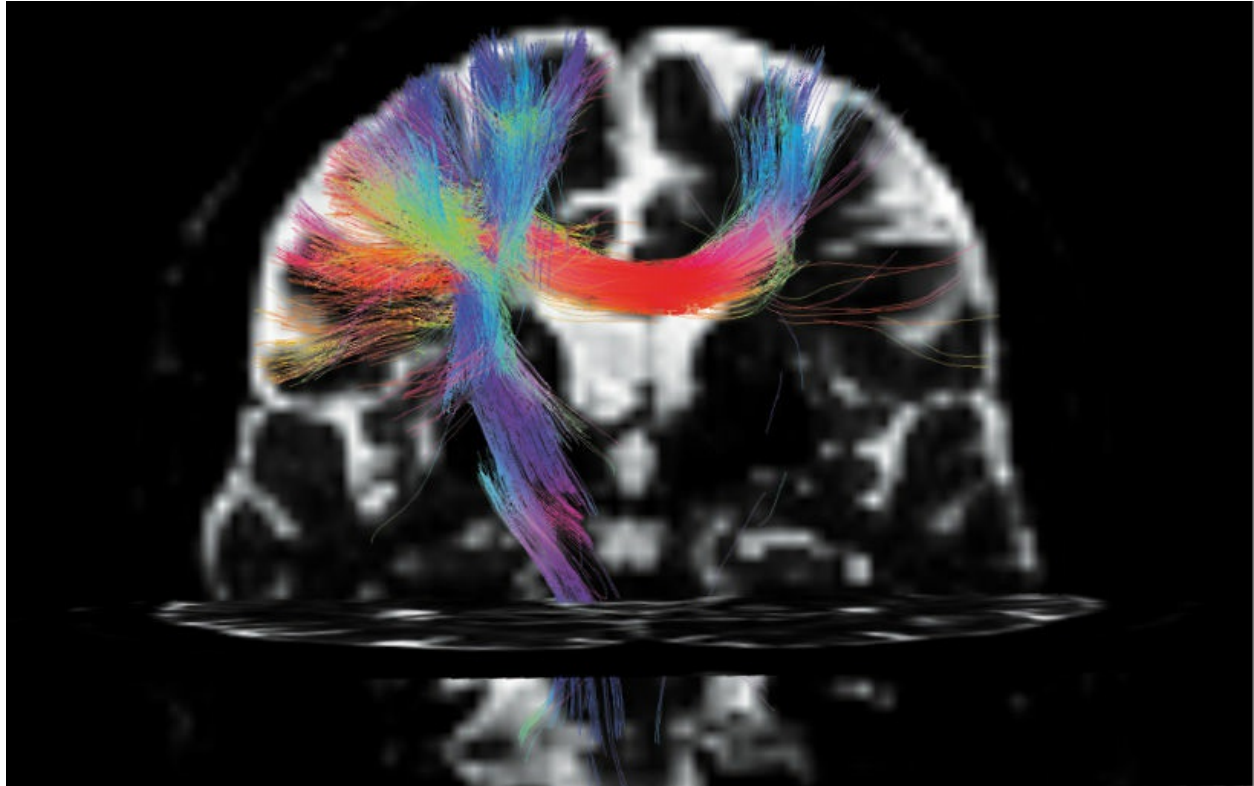
Por su parte, la conectividad efectiva pretende dar un paso más allá, para estudiar la influencia que un área ejerce sobre otra. Es decir, la conectividad efectiva pretende buscar relaciones causales entre sistemas neuronales, mientras que la conectividad funcional simplemente establece que dos áreas cerebrales presentan dependencias estadísticas. En este sentido, destacan el uso del Modelo Causal Dinámico (DCM) y el Modelo de Causalidad de Granger (GCM) entre los más utilizados para determinar la conectividad efectiva entre regiones cerebrales en RMf (véase por ejemplo Valdes-Sosa, Roebroeck, Daunizeau y Friston, 2011).

El segundo gran paso en el estudio de la conectividad cerebral en los últimos años se ha dado gracias a los estudios realizados con la secuencia de tensor de difusión de resonancia magnética. Esta técnica se basa en el hecho que las moléculas de agua en un medio isotrópico (es decir, sin ninguna dirección privilegiada) se mueven de forma aleatoria (el denominado movimiento browniano). Sin embargo, si el medio presenta alguna dirección privilegiada (debido, por ejemplo, a la dirección que siguen los axones), las moléculas de agua seguirán preferentemente dicha dirección. En este último caso nos encontraríamos en un medio anisotrópico. Gracias al uso de las técnicas de difusión se puede determinar hasta qué punto los diferentes vóxeles del cerebro registrados en una imagen de RM presentan una o diversas direcciones privilegiadas y por lo tanto son más o menos anisotrópicos. Se han relacionado valores elevados de anisotropía con características de la microestructura axonal *in vivo*, por ejemplo el tamaño del axón o su grado de mielinización. Además, estudios recientes han mostrado que existen correlaciones entre la anisotropía de ciertos tractos de sustancia blanca y funciones cognitivas, como por ejemplo diferencias individuales en la generación de recuerdos verdaderos y falsos (Fuentemilla *et al.*, 2009), cambios inducidos por entrenamiento visomotor (Scholz, Klein,

Behrens y Johansen-Berg, 2009) o relacionados con habilidades desarrolladas durante años (Bengtsson *et al.*, 2005), entre muchos otros.

Sin embargo, una de las aplicaciones más conocidas del tensor de difusión es la tractografía, es decir, la delineación de los fascículos de sustancia blanca que conectan las diferentes estructuras cerebrales. En este sentido existen dos aproximaciones principales: la tractografía determinística y la tractografía probabilística. La primera delinea los haces de sustancia blanca desde una región (semilla) determinada mediante algoritmos que seleccionan la dirección más verosímil en cada vóxel (véase la figura 2.11). Por otro lado los algoritmos de tractografía probabilística, en vez de ofrecer la mejor estimación sobre el haz de sustancia blanca, proporcionan una distribución de probabilidad en cada punto, es decir, determinan cuál es la probabilidad de que dos áreas estén anatómicamente conectadas. El desarrollo de estas técnicas en los próximos años puede abrir la puerta a nuevas formas de estudiar cambios plásticos en el cerebro debido a entrenamiento o aprendizaje, o diferencias individuales relacionadas con distintos perfiles cognitivos o de personalidad.

Figura 2.11 Ejemplo de tractografía determinista, que muestra los haces de sustancia blanca que conectan diversas áreas cerebrales.



7. Integración multimodal. Métodos para la fusión de datos electromagnéticos (EE/MEG) y hemodinámicos (FMRO)

Durante la última década ha habido un gran entusiasmo de cara a lograr «fusionar» datos de carácter multimodal obtenidos mediante la combinación de técnicas funcionales basadas en la señal hemodinámica cerebral, como por ejemplo la tomografía por emisión de positrones (PET) y la resonancia magnética funcional (RMf), junto con técnicas basadas en la señal electromagnética, tales como la EEG y MEG. En particular, la mayoría de los esfuerzos se han centrado en el desarrollo de métodos formales que permitan combinar la alta resolución espacial de la RMf con la superior resolución temporal de las técnicas de M/EEG. Con ello se trata de fusionar los datos

obtenidos con ambas modalidades, tanto si son registrados en sesiones separadas o simultáneamente en una misma sesión. El objetivo es muy atractivo para la neurociencia, y no es otro que el de establecer un método de neuroimagen multimodal funcional que posea una alta resolución espaciotemporal el cual nos permita el estudio no invasivo de la dinámica cerebral cognitiva de una forma que previamente nos era, en muchos aspectos, inaccesible.

Las dificultades técnicas para lograr la correcta fusión de estas dos señales tan heterogéneas han ido acompañadas, tanto por la aparición de nuevas evidencias sobre el origen de dichas señales, como por el desarrollo de nuevos marcos teóricos y soluciones metodológicas, lo que ha permitido explicar mejor el llamado «problema neuro-vascular» (*neuro-vascular coupling*). Básicamente, este concepto se refiere a que la actividad cerebral que podemos detectar usando M/EEG y la RMf no es necesariamente causada por los mismos procesos neurales subyacentes. Esta idea es crucial tanto para entender en lo sucesivo las limitaciones que cualquier enfoque de integración M/EEG-RMf puede llegar a tener, sino también para una mejor interpretación de los resultados.

Es bien conocido que las señales M/EEG son producidas por la actividad sincronizada a gran escala de las neuronas piramidales, mientras que la naturaleza de la señal BOLD (*blood oxygenated level dependent*) usada en los estudios de RMf no está del todo bien comprendida (Attwell y Iadecola, 2002). Diferentes estudios han determinado, por una parte, que la señal BOLD no se correspondería exactamente con aquella actividad neural que consume más energía, y por otra, que la relación entre los indicadores electrofisiológicos de la actividad neuronal y la señal BOLD no son del todo lineales, como por ejemplo entre las diferentes condiciones experimentales, o a lo largo de todas las áreas cerebrales. Además, la misma señal BOLD viene en sí misma conducida por otros procesos fisiológicos (p. ej., el consumo de oxígeno metabólico cerebral, el flujo sanguíneo cerebral, etc.) que generalmente tampoco son lineales. Dado entonces este evidente problema de linealidad existente en el acoplamiento entre la señal electromagnética y la hemodinámica, ¿cómo podemos llevar a cabo la integración de ambas señales?

La respuesta ha venido de la mano de amplios y sofisticados estudios invasivos que han permitido comprender mejor en los últimos años la posible relación que podría existir entre la señal BOLD y la neurofisiología (Logothetis *et al.*, 2001; Viswanathan *et al.*, 2007). Dichos trabajos han demostrado, por una parte, que la señal M/EEG sería una medida relativamente directa (y sincrónica) de los potenciales locales de campo (LFP) neuronales, y por otra, que dichos LFP desempeñarían un papel primordial a la hora de predecir la señal BOLD (Lippert *et al.*, 2010). Estos nuevos hallazgos y otros amplios estudios han sugerido que el LFP sería el principal indicador electrofisiológico de la actividad neuronal de los procesos subyacentes a la señal BOLD, al menos a un nivel mesoscópico, quedando sin resolver, por el momento, dicha relación a una escala mayor y también en relación a diferentes aspectos relacionados con la actividad neuronal de tipo inhibitorio. Nuevas evidencias sustentarían, por tanto, la idea de que existen ciertas circunstancias donde la linealidad entre la señal BOLD y la activación neuronal puede ser asumida, proponiéndose además que los resultados obtenidos con RMf y las fuentes M/EEG podrían tener una ajustada correspondencia espacial o acoplamiento neurovascular, lo que en principio beneficiaría a los análisis de tipo multimodal (Ou *et al.*, 2009; Rosa *et al.*, 2010).

En este sentido, nos encontramos diversos enfoques y métodos de análisis en los que la actividad neuronal podría ser desdoblada en dos subespacios superpuestos, uno para la señal M/EEG y otro para la señal RMf, los cuales se corresponderían con la contribución que cada modalidad aporta (Rosa *et al.*, 2010). Esto implica entonces que puede existir un espacio o sustrato común de actividad neuronal, permitiendo también formalizar escenarios donde podría darse un aparente acoplamiento-desacoplamiento entre las señales electromagnética y hemodinámica (Pflieger y Greenblatt, 2001). En otras palabras, el enfoque multimodal se beneficia de la complementaria naturaleza de la información M/EEG y RMf obtenidas en un espacio común. Como consecuencia, se han ido desarrollado paralelamente diferentes modelos matemáticos y aplicaciones técnicas que, por una parte, describen las interacciones entre los estímulos (o tareas), las corrientes sinápticas neuronales y las respuestas BOLD, y por otra, permiten obtener la relación o

fusión entre las respuestas sinápticas relacionadas con eventos de la M/EEG y las señales BOLD de la RMf (Liu *et al.*, 2006; Henson *et al.*, 2010; Ou *et al.*, 2010).

Todo ello ha dado lugar tanto a una continua búsqueda de efectivas combinaciones entre las diferentes modalidades como al desarrollo y perfeccionamiento de diferentes soluciones metodológicas, con el objetivo de estudiar la función cerebral desde una perspectiva multimodal efectiva. Destacar que, durante el proceso de integración de los datos de M/EEG y RMf, la mayoría de las soluciones metodológicas disponibles suelen también emplear la información anatómica individual (MR) de cada sujeto, lo que sin duda aumenta la precisión de los resultados.

Desde un punto de vista práctico (Liu y He, 2008; Rosa *et al.*, 2010), los diferentes métodos y estrategias de neuroimagen para la integración de la información M/EEG-RMf pueden ser categorizados fundamentalmente en dos categorías:

7.1 Métodos que incorporan la información de la RMf a los resultados de M/EEG

Este enfoque pretende la localización de fuentes electromagnéticas a través de la información espacial impuesta por la RMf. Su principal objetivo es incorporar los resultados de las activaciones que normalmente se obtienen desde los mapas estadísticos paramétricos (SPM) de la RMf en el proceso de localización de fuentes cerebrales, usando esta información a priori como una guía durante el proceso de reconstrucción de dichas fuentes M/EEG. De esta forma, la información impuesta por la RMf es una ayuda usada para intentar eludir la inevitable incertidumbre que supone el problema inverso electromagnético en relación con el número y la distribución de las fuentes M/EEG. Dependiendo del modelo de fuentes M/EEG usado para localizar nuestras fuentes cerebrales, podemos encontrarnos dos líneas de trabajo dentro de este enfoque.

7.1.1 fMRI-constrained dipole fitting

Cuando usamos un modelo de dipolos, la información espacial de la RMf es usada para delimitar las localizaciones de múltiples dipolos de corriente. Inicialmente, las localizaciones de estos dipolos se fijan a los focos de activación RMf, aunque también pueden ser ajustados para adaptarse a los resultados M/EEG. La principal ventaja de este método es que no se cuestionan el número de regiones activas, dado que se impone un «constrain» muy alto desde la información RMf, lo que permite estimar el curso temporal de una actividad temporal dada que coincide con los focos obtenidos con la RMf. Su principal limitación viene dada en el estudio de la actividad cerebral espacialmente distribuida, es decir, cuando queremos estudiar espacialmente un número mayor de regiones correctamente en vez de estar confinada en regiones focales.

7.1.2 fMRI-constrained current density localization

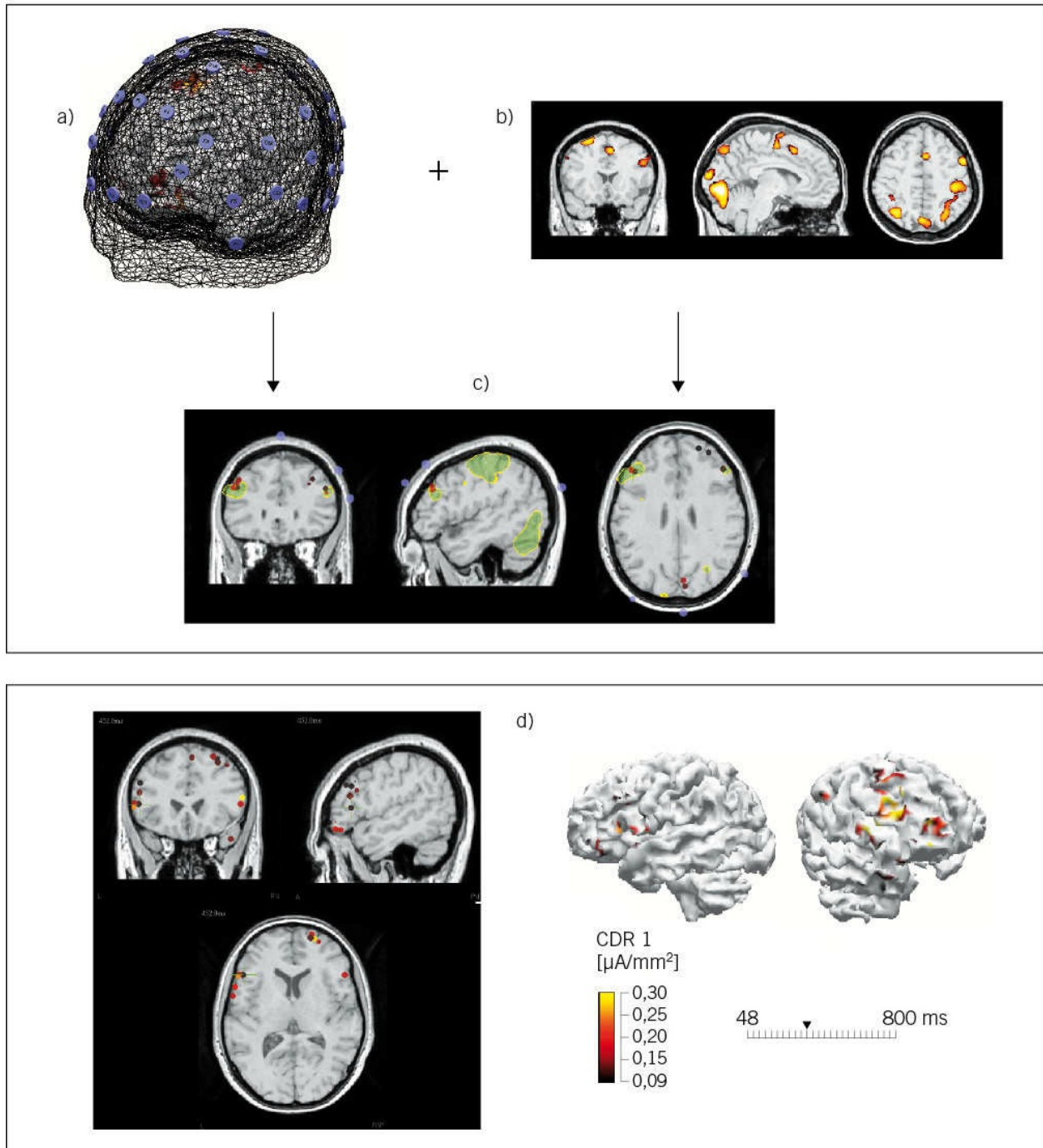
La información espacial de la RMf es usada en este caso para delimitar el patrón espacial de las fuentes corticalmente distribuidas. El procedimiento más sencillo consiste en incorporar los mapas de activación de la RMf en el proceso de estimación inversa de las fuentes M/EEG, un procedimiento que pondera previamente los resultados de los análisis RMf (SPM) para construir pesos con las distintas soluciones inversas que coinciden con las señales M/EEG (lo que se conoce como *fMRI-weighted current density imaging*, figura 2.12). Este método ha sido usado desde diversos marcos teórico-metodológicos empleados para la estimación y reconstrucción de fuentes cerebrales electromagnéticas, en particular, aquellos procedimientos que utilizan la llamada estimación de Wiener (o Wiener filter), o aquellos otros que utilizan la llamada *weighted minimum-norm estimation* (wMNE). Aunque con diferencias, ambos métodos se basan en la asunción de que las localizaciones que quedan dentro de las activaciones RMf son favorecidas en detrimento de aquellas que quedan fuera, en términos de mayor probabilidad de ser fuentes de corrientes activas.

La principal limitación de los procedimientos basados en *fMRI-weighted current density imaging* se debe al uso mismo de tales pesos, los cuales pueden ser elegidos de forma arbitraria, pero sobre todo porque determinan el

equilibrio sobre la estimación entre la información previa aportada desde la RMf y el ajuste de los datos M/EEG. Además, se asume que dichos pesos (o la relación que se establece entre los datos de ambas modalidades) son idénticos a lo largo de todos los momentos temporales durante el proceso de estimación de fuentes M/EEG, lo que suele causar un excesivo sesgo en la estimación del curso temporal de dichas fuentes. Este enfoque puede también penalizar aquellas fuentes M/EEG cuya probabilidad de activación proveniente de los resultados de RMf suele ser baja.

Con todo, los métodos que usan *fMRI-weighted current density imaging* son, hasta la fecha, los procedimientos más utilizados para la integración multimodal. Su principal ventaja radica en que no ponen limitaciones a si el origen de la actividad cortical es focal o distribuida, y además ha demostrado una gran robustez (siempre que la información RMf incorporada sea precisa) a la hora de estimar la posición y extensión de las fuentes corticales subyacentes. Otra ventaja de estos métodos (tanto para el cálculo multimodal de *dipole fitting* y de *cortical current density*) puede deberse a que algunos de los más conocidos software comerciales empleados para el cálculo de fuentes electromagnéticas («Curry», «BESA») tienen la posibilidad de usar estos algoritmos. Por su parte, existen nuevas variantes y algoritmos que intentan solventar algunas limitaciones adicionales de estos métodos.

Figura 2.12 Esquema simplificado de integración multimodal de datos EEG y fMRI usando el método «fMRI-weighted current density localization».



a) Análisis de las fuentes cerebrales del EEG (p. ej., *cortical current density* con sLORETA); b) Análisis de los mapas estadísticos paramétricos de la RMf; c) En el proceso de integración multimodal con este método, las localizaciones de las fuentes EEG que quedan dentro de las activaciones RMf son

favorecidas (o se les da un peso mayor) en detrimento de aquellas que quedan fuera (a las que se les otorga un peso menor); d) El proceso final conlleva la reconstrucción de todas las densidades de corrientes corticales con sus distintos pesos. Las imágenes representan los análisis llevados a cabo en un único sujeto tras la realización de una tarea visual de Stroop (latencia del componente N450 durante la condición incongruente). Para llevar a cabo los análisis se emplearon el software Curry 6.0 y SPM5. Figura adaptada de Javier González-Rosa *et al.* (en preparación).

Regularización de Twomey

La técnica de la regularización de Twomey puede ayudarnos, tanto a solventar la incertidumbre sobre el factor de peso (*constrain*) que damos a nuestros datos RMf, como a mejorar la distorsión de nuestros resultados debido a las fuentes invisibles o no detectadas por la RMf (Liu *et al.*, 2006). En la práctica, estas incertidumbres son solucionadas a través del uso de una estimación algorítmica en dos pasos, intentando evitar así el factor *constrain* aplicado a los datos RMf. En un primer paso, la solución inversa se obtiene a través de la estimación de la densidad de corriente pesada por los datos RMf, limitando de manera estricta el espacio de las fuentes M/EEG a aquellas regiones que la RMf considera como activas. En un segundo paso, dichas imágenes son reincorporadas en la estimación inicial mediante un procedimiento de mínimos cuadrados con la regularización de Twomey, la cual minimiza la diferencia entre la solución deseada y la estimación inicial.

«fMRI-constrained adaptive Wiener filter»

Esta modificación del método convencional de estimación de Wiener parece resolver, en cambio, algunas de las discrepancias existentes entre las localizaciones RMf y las fuentes de actividades M/EEG (Liu y He, 2008). Utiliza una particular cuantificación unificada de las activaciones BOLD y posteriormente aplica sistemáticas imposiciones espaciales variantes en el tiempo de los datos M/EEG y RMf. Este procedimiento ha demostrado reducir el número de falsos positivos y falsos negativos de los datos RMf, mejorando la dinámica temporal de la localización de la fuentes M/EEG tanto si tienen relación o no con las activaciones RMf. Además, también parece capaz de estimar aquellas fuentes M/EEG de carácter permanente o transitorias, teniendo incluso en consideración algunas características en frecuencia o en fase de las dinámicas temporales.

7.1.3 Métodos bayesianos para la integración multimodal

Desde este enfoque se intenta solventar la fusión de los datos incorporando toda la evidencia disponible obtenida desde la RMf y las técnicas M/EEG para así resolver la localización de las activaciones neuronales. Permitirían, en principio, una validación cruzada de las respuestas M/EEG y RMf y una integración total de los datos. En este sentido, los modelos multimodales bayesianos de tipo «simétrico» pretenden construir un único modelo generativo global capaz de llevar a cabo una «fusión total» de los datos, usando para ello una perspectiva estadística de tipo probabilístico en donde se formaliza la propagación tanto de la información como de la incertidumbre de todas las observaciones (o datos). En este sentido, los diferentes datos son tratados simétricamente y las restricciones a priori de los parámetros del modelo no se basan en los datos de ninguna de ambas modalidades. Sin embargo, estos modelos bayesianos simétricos son complejos y muchos de ellos nunca han sido probados con datos reales, ya que suelen requerir modelos fisiológicos precisos para cartografiar la actividad neuronal de las señales M/EEG y, además, no siempre es posible invertir la complementaria resolución espaciotemporal de ambas señales.

Como una posible solución, el enfoque bayesiano más usado sigue siendo de tipo «asimétrico» (Henson *et al.*, 2010). En comparación con otros métodos de análisis multimodal fMR-constrained, aquí los datos de una modalidad son usados, no tanto como una simple información a priori, sino como una información predictiva de los datos de la otra modalidad en el intento de localizar las fuentes M/EEG. Por ejemplo, mediante el empleo de diferentes técnicas de descomposición (p. ej., ICA, PCA, PLS) se puede obtener una medida global de la potencia M/EEG en cada punto de muestreo de la RMf, medida que es usada entonces como una variable regresora de los vóxeles activos obtenidos de los análisis de los datos RMf (Litvak *et al.*, 2011). Además, el uso de diferentes parámetros predictivos admite que los pesos otorgados a la información espacial RMf puedan variar, permitiendo enfatizar, por una parte, cuándo la información RMf puede ser relevante, y por otra, cuándo debe ser introducida (*constrained*) o no.

A pesar de que necesitan ser mejor desarrollados desde un punto de vista

metodológico, tanto los enfoques bayesianos simétricos como asimétricos son realmente atractivos en sus planteamientos y potencialmente factibles a la luz de sus prometedores resultados, lo que puede conducir a una fidedigna integración multimodal de los datos M/EEG-RMf.

7.2 «EEG-informed fMRI analysis» o métodos que incorporan la información M/EEG a los resultados de RMf

El objetivo de este enfoque es incorporar en los análisis de activaciones de RMf cierta información específica de carácter temporal o de frecuencia disponible desde los resultados M/EEG. Los datos en tiempo o en frecuencia obtenidos con M/EEG son usados, por tanto, como una variable predictiva de los resultados obtenidos mediante el modelo de series temporales de los análisis de RMf. Dado que las mediciones de M/EEG reflejan las respuestas neuronales en serie, y que las mediciones de RMf solo se basan en la sincronización de los estímulos y las tareas, una vez integrados ambos tipos de datos, los resultados obtenidos permiten localizar de forma selectiva los correlatos de la RMf para ciertos eventos específicos o ritmos.

Normalmente este es el tipo de análisis predominante que se lleva a cabo cuando se registran de manera simultánea ambas señales, en particular los registros simultáneos de EEG durante una sesión de RMf. En este sentido, sus principales limitaciones se deben tanto a las dificultades metodológicas que implican los registros simultáneos EEG-RMf como a que la señal EEG suele verse comprometida por grandes artefactos inducidos durante la sesión de RMf. Sin embargo, existen hoy en día diversos algoritmos y estrategias metodológicas que permiten eliminar de forma efectiva los habituales artefactos presentes sobre el EEG, consiguiendo a la vez mejorar la calidad de la señal EEG que ha sido grabada dentro del escáner (Laufs *et al.*, 2008). A pesar de los recientes logros metodológicos, la calidad de los datos resultantes suele verse comprometida en diversos términos (y para ambas modalidades), siendo todavía inferior en comparación a cuando se obtienen separadamente (p. ej., relación señal-ruido del EEG).

La posibilidad de registrar de forma simultánea ambas señales en una misma sesión experimental es, sin embargo, un objetivo altamente deseado

en neurociencia cognitiva. Por otra parte, este tipo de enfoque de integración multimodal suele tener un particular interés en experimentos donde se estudia la variabilidad de los single-trials, o en condiciones experimentales en las que no hay una tarea o estímulos (p. ej., resting, o en el estudio de la epilepsia, sueño, etc.). La respuesta RMf no es manipulada en base al uso de estímulos externos, sino que más bien es dirigida por eventos biológicos. En este sentido, cuando no hay un control experimental en relación con el inicio de la actividad cerebral, los eventos electrofisiológicos pueden ser, por el contrario, fácilmente detectables mediante EEG (p. ej., actividad epiléptica) y usados en los análisis RMf. De la misma forma, en estudios de *resting state* las fluctuaciones de potencia en bandas específicas del EEG son cuantificadas y entonces la potencia tiempo-dependiente en cada una estas frecuencias es usada como una variable regresora en los análisis de RMf.

Con todo, los resultados obtenidos usando *EEG-informed fMRI analysis* han sido ampliamente validados mediante hallazgos obtenidos en registros intracorticales, apoyando ampliamente su utilidad como técnica de integración multimodal. Cabe resaltar que, dependiendo del tipo de experimento llevado a cabo (p. ej., *event-related fMRI with simultaneous EEG*), muchos de los procedimientos y algoritmos usados en los enfoques que incorporan la información de la RMf a los resultados de M/EEG pueden ser igualmente usados en la dirección opuesta.

Algunos paquetes de trabajo gratuitos para el análisis de la señal en Matlab:

EEGLAB (<http://scn.ucsd.edu/eeglab/>) desarrollado en el Swartz Center for Computational Neuroscience (San Diego, US).

Fieldtrip (<http://fieldtrip.fcdonders.nl/>), del Donders Institute (Nijmegen, Holanda).

Statistical Parametric Mapping (SPM) (<http://www.fil.ion.ucl.ac.uk/spm/>), del Wellcome Trust Centre for Neuroimaging (London, UK).

Herramienta de medida de la sincronización (HERMES) (<http://hermes.ctb.upm.es/>) del Centro de Tecnología Biomédica.

Brainstorm (<http://neuroimage.usc.edu/brainstorm/>) McGill University, USC and Cleveland Clinic.

Lecturas recomendadas

- Buzsáki G. (2006). *The rhythms of the brain*. Nueva York: Oxford University Press.
- Maestú F., Ríos M. y Cabestrero R. (2008). *Neuroimagen: Técnicas y procesos cognitivos*. Barcelona: Elsevier-Masson.
- , Pereda E. y Del Pozo F. (2015). *Conectividad funcional y anatómica en el cerebro humano*. Madrid: Elsevier.
- Carretié L. (2001, reeditado en 2009). *Psicofisiología*. Madrid: Pirámide.
- Michael S. Gazzaniga (2009). *The Cognitive Neurosciences*. Nueva York: MITpress.

Referencias bibliográficas

- Agarwal, N., Port, J. D., Bazzocchi, M. y Renshaw, P. F. (2010). Update on the use of MR for assessment and diagnosis of psychiatric diseases. *Radiology*, 255, 23-41.
- Attwell, D. y Iadecola, C. (2002). The neural basis of functional brain imaging signals. *Trends Neurosci.* 25: 621-625.
- Halchenko, Y. O., Hanson, S. J. y Pearlmuter, B. A. (2005). Multimodal Integration: RMf, MRI, EEG, MEG. En L. Landini, M. F. Santarelli, V. Positano (eds.), *Advanced Image Processing in Magnetic Resonance Imaging* cap. 8, pp. 223-265, Serie: Signal Processing and Communications. Nueva York: Marcel Dekker.
- Baillet, S., Friston, K. y Oostenveld, R. (2001) Academic software applications for electromagnetic brain mapping using MEG and EEG. *Computational Intelligence and Neuroscience* (editores, número especial), vol. 2011.
- Barrós-Loscertales, A., Belloch-Ugarte, V., Mallol, R., Martínez-Lozano, M.-D., Forn, C., Parcet, M. A., Campos, S. y Ávila, C. (2008). Volumetric differences of hippocampal volume affect RMf differences in the brain functional activation for Alzheimer's Disease patients during memory encoding. En A. P. Chan (ed.) *Alzheimer's Disease Research Trends* (pp. 147-173). Columbus: Nova Publishers.
- , Garavan, H., Bustamante, J. C., Ventura-Campos, N., Llopi, J. J., Belloch, V., Parcet, M. A. y Ávila, C. (2011). Reduced striatal volume in cocaine-dependent patients. *Neuroimage*, 56, 1021-1026.
- , Meseguer, V., Sanjuán, A., Belloch, V., Parcet, M. A., Torrubia, R. y Ávila, C. (2006). Striatum gray matter reduction in males with an overactive Behavioral Activation System (BAS). *European Journal of Neuroscience*, 24, 2071-2074.
- Bengtsson, S. L., Nagy, Z., Skare, S., Forsman, L., Forssberg, H., y Ullen, F. (2005). Extensive piano practicing has regionally specific effects on white matter development. *Nat Neurosci*, 8 (9), 1148-1150. doi:10.1038/nn1516.
- Brunet, D., Murray, M. y Michel, C. (2011) Spatiotemporal Analysis of Multichannel EEG: CARTOOL, *Computational Intelligence and Neuroscience* (número especial), vol. 2011.
- Buldú, J. M., Bajo, R., Maestú, F., Castellanos, N., Leyva, I., Gil, P., Sendiña-Nadal, I., Almendral, J. A., Nevado, A., Del-Pozo, F. y Boccaletti, S. (2011). Reorganization of functional networks in mild cognitive impairment. *PLoS One* 6 (5):e19584.
- Bustamante, J. C., Barrós-Loscertales, A., Ventura-Campos, N., Sanjuán, A., Llopi, J. J., Parcet, M. A. y Ávila, C. (2011). Right parietal hypoactivation in a cocaine-dependent group during a verbal

- working memory task. *Brain Research*, 1375, 111-119.
- Buzsáki, G. (2006). The rhythms of the brain. Nueva York: Oxford University Press, USA: <http://www.amazon.com/Rhythms-Brain-Gyorgy-Buzsaki/dp/0195301064>.
- (2007). The structure of consciousness. *Nature*, 446, 267.
- Capilla, A., Moratti, S., Gutiérrez, R., Torres, J. y Carretié, L. (2008). Métodos de análisis de la señal eléctrica-magnética cerebral (electroencefalograma/ magnetoencefalografía). En F. Maestú, M. Ríos y R. Cabestrero (eds.), *Neuroimagen: Técnicas y procesos cognitivos* (pp. 196-212). Barcelona: Elsevier-Masson.
- Carretié, L. (2001, reeditado en 2009). *Psicofisiología*. Madrid: Pirámide.
- (2011). *Anatomía de la mente*. Madrid: Pirámide.
- , Tapia, M., Mercado, F., Albert, J., López-Martin, S. y de la Serna, J. M. (2004). Voltage-based versus factor score-based source localization analyses of electrophysiological brain activity: a comparison. *Brain Topography*, 17, 109-115.
- Casanova, R., Srikanth, R., Baer, A., Laurienti, P. J., Burdette, J. H., Hayasaka, S., Flowers, L., Wood, F. y Maldjian, J. A. (2007). Biological Parametric Mapping: A statistical toolbox for multimodality brain image analysis. *Neuroimage*, 34, 137-143.
- Castellanos, N. P., Bajo, R., Cuesta, P., Villacorta-Atienza, J. A., Paúl, N., Garcia-Prieto, J., Del-Pozo, F. y Maestú, F. (2011). Alteration and reorganization of functional networks: a new perspective in brain injury study. *Front Hum Neurosci*, 5: 90.
- Damoiseaux, J. S., Rombouts, S. A. R. B., Barkhof, F., Scheltens, P., Stam, C. J., Smith, S. M., y Beckmann, C. F. (2006). Consistent resting-state networks across healthy subjects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103 (37), 13848-13853. doi:10.1073/pnas.0601417103.
- Dien, J. (2010). Evaluating two-step PCA of ERP data with Geomin, Infomax, Oblimin, Promax, and Varimax rotations. *Psychophysiology*, 47, 170-183.
- Freeman, W. J., Holmes, M. D., Burke, B. C., y Vanhatalo, S. (2003). Spatial spectra of scalp EEG and EMG from awake humans. *Clinical Neurophysiology*, 114 (6), 1053-1068.
- Friston, K. J., Buechel, C., Fink, G. R., Morris, J., Rolls, E. y Dolan, R. J. (1997). Psychophysiological and modulatory interactions in neuroimaging. *Neuroimage*, 6, 218-229.
- , Harrison, L. y Penny, W. (2003). Dynamic causal modelling. *Neuroimage*, 19, 1273-1302.
- Fuentemilla, L., Càmarà, E., Münte, T. F., Krämer, U. M., Cunillera, T., Marco-Pallarés, J., Tempelmann, C. et al. (2009). Individual differences in true and false memory retrieval are related to white matter brain microstructure. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 29 (27), 8698-8703. doi:10.1523/JNEUROSCI.5270-08.2009.
- Golestani, N., Price, C. J. y Scott, S. K. (2011). Born with an ear for dialects? Structural plasticity in the expert phonetician brain. *Journal of Neuroscience*, 31, 4213-4220.
- Gratton, G., Coles, M. G., y Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 55, 468-484.
- Grave de Peralta, M. R., Andino, S. G., Lantz, G., Michel, C. M., y Landis, T. (2001). Noninvasive localization of electromagnetic epileptic activity. I. method descriptions and simulations. *Brain Topography*, 14, 131-137.
- Grecious, M. D., Krasnow, B., Reiss, A. L. y Menon, V. (2003). Functional connectivity in the resting brain: a network analysis of the default mode hypothesis. *PNAS*, 100, 253-258.
- Gross, J., Kujala, J., Hamalainen, M., Timmermann, L., Schnitzler, A. y Salmelin, R. (2001). Dynamic imaging of coherent sources: Studying neural interactions in the human brain. *Proc Natl Acad Sci USA*. Enero, 16; 98(2): 694-699.
- Hahn, T., Dresler, T., Ehrlis, A. C., Plichta, M. M., Heinzl, S., Polak, T., Lesch, K. P., Breuer, F., Jakob, P. M. y Fallgatter, A. J. (2009). Neural response to reward anticipation is modulated by G.

- Bustamante y cols., 2011 ray's impulsivity. *Neuroimage*, 46, 1148-1153
- He B. y Liu Z. (2008). *Multimodal functional neuroimaging: integrating functional MRI and EEG/MEG*. *IEEE Rev Biomed Eng*. 1: 23-40.
- Henson, R. N., Flandin, G., Friston, K. J. y Mattout, J. (2010). A parametric empirical Bayesian framework for fMRI-constrained MEG/EEG source reconstruction. *Hum Brain Mapp*. 31 (10): 1512-1531.
- Hu X., Erb, M., Ackermann, H., Martin, J. A., Grodd, W. y Reiterer, S. M. (2011). Voxel-based morphometry studies of personality: issue of statistical model specification-effect of nuisance covariates. *Neuroimage*, 5, 1994-2005.
- Huettel, S. A., Song, A. W. y McCarthy, G. (2004). *Functional Magnetic Resonance Imaging*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Jung, T. P., Makeig, S., Humphries, C., Lee, T. W., Mckeown, M. J., Iragui, V. y Sejnowski, T. J. (2000). Removing electroencephalographic artifacts by blind source separation. *Psychophysiology*, 37, 163-178.
- , Makeig, S., Westerfield, M., Townsend, J., Courchesne, E. y Sejnowski, T. J. (2001). Analysis and visualization of single-trial event-related potentials. *Human Brain Mapping*, 14, 166-185.
- Karas, G. B., Scheltens, P., Rombouts, S. A., Visser, P. J., Van Schinjdell, R. A., Fox, N. C. y Barkhof, F. (2004). Global and local gray matter loss in mild cognitive impairment and Alzheimer's disease. *Neuroimage*, 23, 708-716.
- Klimesch, W., Hanslmayr, S., Sauseng, P., Gruber, W., Brozinsky, C. J., Kroll, N. E., Yonelinas, A. P. y Doppelmayr, M. (2006). Oscillatory EEG correlates of episodic trace decay. *Cereb Cortex* 16: 280-290.
- Lai, Y., Van Drongelen, W., Ding, L., Hecox, K. E., Towle, V. L., Frim, D. M. y He, B. (2005). Estimation of in vivo human brain-to-skull conductivity ratio by means of cortical potential imaging. *International Journal of Bioelectromagnetism*, vol. 7, n.º 1, pp. 311-312.
- Laufs, H., Daunizeau, J., Carmichael, D. W. y Kleinschmidt, A. (2008). *Recent advances in recording electrophysiological data simultaneously with magnetic resonance imaging*. *Neuroimage*. 2008; 40 (2): 515-528.
- Lehmann, D. y Skrandies, W. (1980). Reference free identification of components of checkerboard-evoked multichannel potential field. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, vol. 48, pp. 609-621.
- Lippert, M. T., Steudel, T., Ohl, F., Logothetis, N. K. y Kayser, C. (2010). Coupling of neural activity and fMRI-BOLD in the motion area MT. *Magn Reson Imaging*. 28 (8): 1087-1094.
- Litvak, V., Mattout, J., Kiebel, S., Phillips, C., Henson, R., Kilner, J., Barnes, G., Oostenveld, R., Daunizeau, J., Flandin, G., Penny, W. y Friston, K. (2011). EEG and MEG data analysis in SPM8. *Comput Intell Neurosci*, 852961.
- Liu, Z., Kecman, F. y He B. (2006). Effects of fMRI-EEG mismatches in cortical current density estimation integrating fMRI and EEG: a simulation study. *Clin Neurophysiol*. 117 (7): 1610-1622.
- y He B. (2008). RMf-EEG integrated cortical source imaging by use of time-variant spatial constraints. *Neuroimage* 39 (3): 1198-1214.
- Logothetis, N. K., Pauls, J., Augath, M., Trinath, T. y Oeltermann, A. (2001). Neurophysiological investigation of the basis of the fMRI signal. *Nature* 412: 150-157.
- Maestú, F., Ríos, M. y Cabestrero, R. (2008). *Neuroimagen: Técnicas y procesos cognitivos* Barcelona: Elsevier-Masson.
- Maguire, E. A., Gadian, D. G., Johnsrude, I. S., Good, C. D., Ashburner, J., Frackowiak, R. S. y Frith, C. D. (2000). Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. *PNAS*, 97, 4398-4403.
- Michel, C., Koenig, T., Brandeis, D. et al. (2009). *Electrical Neuroimaging*. Cambridge: Cambridge

University Press.

- Michel, C. M., Murray, M. M., Lantz, G., Gonzalez, S., Spinelli, L. y Grave de Peralta, R. (2004). EEG source imaging. *Clinical Neurophysiology*, 115, 2195-2222.
- Mosher, J. C., Lewis, P. S. y Leahy, R. M. (1992). Multiple dipole modeling and localization from spatio-temporal MEG data. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 39, 541-557.
- Nakao, T., Radua, J., Rubia, K. y Mataix-Cols, D. (2011). Gray Matter Volume Abnormalities in ADHD: Voxel-Based Meta-Analysis Exploring the Effects of Age and Stimulant Medication. *American Journal of Psychiatry*, nov. 168 (11): 1154-1163.
- Niedermeyer, E. (1993). Historical Aspects. En E. Niedermeyer y F. Lopes da Silva (eds.) *Electroencephalography: Basic principles, clinical applications and related fields* (30.^a ed., pp. 1-14). Londres: Williams and Wilkins.
- Nunez, P. L. y Srinivasan, R. (2006). *Electric Fields of the Brain: The Neurophysics of EEG*. 2.^a ed. Oxford, NY: Oxford University Press (2006).
- Oakes, T. R., Fox, A. S., Johnstone, T., Chung, M. K., Kalin, N. y Davidson, R. J. (2007). Integrating VBM into the General Linear Model with voxelwise anatomical covariates. *Neuroimage*, 34, 500-508.
- Oostendorp, T. F., Delbeke, J. y Stegeman, D. F. (2000). The conductivity of the human skull: results of in vivo and in vitro measurements. *IEEE Trans Biomed Eng*, 47 (11), 1487-1492.
- Ou W., Nummenmaa, A., Ahveninen, J., Belliveau, J. W., Hämäläinen, M. S. y Golland, P. (2010). Multimodal functional imaging using fMRI-informed regional EEG/MEG source estimation. *Neuroimage*, 52 (1): 97-108.
- , Nissilä, I., Radhakrishnan, H., Boas, D., Hämäläinen, M. y Franceschini, M. (2009). Study of neurovascular coupling in humans via simultaneous magnetoencephalography and diffuse optical imaging acquisition. *Neuroimage* 46, 624-632.
- Palaniyappan, L., Mallikarjun, P., Joseph, V., White, T. P. y Liddle, P. F. (2011). Folding of the prefrontal cortex in schizophrenia: regional differences in gyrification. *Biological Psychiatry*, 69, 974-979.
- Pascual-Marqui, R. D. (2002). Standardized low-resolution brain electromagnetic tomography (sLORETA): Technical details. *Methods and Findings in Experimental and Clinical Pharmacology*, 24 Suppl D, 5-12.
- , Michel, C. M. y Lehmann, D. (1994). Low resolution electromagnetic tomography: A new method for localizing electrical activity in the brain. *International Journal of Psychophysiology*, 18, 49-65.
- Pereda, E., Quiroga, R. Q. y Bhattacharya, J. (2005). Nonlinear multivariate analysis of neurophysiological signals. *Prog Neurobiol*. Sep.-Oct.; 77(1-2): 1-37.
- Pflicger, P. J. y Greenblatt, R. E. (2001). Nonlinear analysis of multimodal dynamic brain imaging data. *Int. J. Bioelectromag.*, 3.
- Pfurtscheller, G. y Lopes da Silva, F. H. (1999). Event-related EEG/MEG synchronization and desynchronization: basic principles. *Clin Neurophysiol* 110: 1842-1857.
- Quian-Quiroga, R., Atienza, M., Cantero, J. L. y Jongsma, M. L. A. (2007). What can we learn from single-trial event-related potentials? *Chaos and Complexity Letters*, 2, 345-363.
- Raichle, M., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A. y Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *PNAS*, 98, 676-682.
- Roppongi, T., Nakamura, M., Asami, T., Hayano, F., Otsuka, T., Uehara, K., Fujiwara, A., Saeki, T., Hayasaka, S., Yoshida, T., Shimizu, R., Inoue, T. e Hirayasu, Y. (2010). Posterior orbitofrontal subcortical pattern associated with orbitofrontal cortex volume reduction in anxiety trait in panic disorder. *Psychiatry & Clinical Neuroscience*, 64, 318-326.
- Rosa, M. J., Daunizeau, J. y Friston, K. J. (2010). EEG-fMRI integration: a critical review of biophysical modeling and data analysis approaches. *J Integr Neurosci*. 9 (4): 453-476.

- Rutishauser, U., Ross, I. B., Mamelak, A. N. y Schuman, E. M. (2010). *Human memory strength is predicted by theta- frequency phase-locking of single neurons*. *Nature* 8: 903-907.
- Scherg, M. y Von Cramon, D. (1986). Evoked dipole source potentials of the human auditory cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 65, 244-360.
- Schneider, P., Scherg, M., Dosch, H. G., Specht, H. J., Gutschalk, A. y Rupp, A. (2002). Morphology of Heschl's gyrus reflects enhanced activation in the auditory cortex of musicians. *Nature Neuroscience*, 5, 688-694.
- Scholz, J., Klein, M. C., Behrens, T. E. J. y Johansen-Berg, H. (2009). Training induces changes in white-matter architecture. *Nat Neurosci*, 12 (11), 1370-1371. doi:10.1038/nn.2412.
- Siapas, A. G., Lubenov, E. V., y Wilson, M. A. (2005). Prefrontal phase locking to hippocampal theta oscillations. *Neuron* 46: 141-151.
- Tort, A. B., Komorowski, R. W., Manns, J. R., Kopell, N. J. y Eichenbaum, H. (2009). Theta-gamma coupling increases during the learning of item-context associations. *Proc Natl Acad Sci USA* 8: 20942-20947.
- Tucker, D. (2009). Spatial sampling of the human EEG: How many channels are necessary? *Electrical Geodesics, Inc Scientific Whitepaper*. Recuperado de <ftp://ftp.egi.com/pub/users/oolliveri/Epilepsy/Spatial%20Sampling%20of%20the%20Human%20EEG>
- Tudela, P. (1992). Atención. En J. Trespalacios y P. Tudela (eds), *Tratado de Psicología General* (vol 3. *Atención y Percepción*). Madrid: Alhambra.
- Valdes-Sosa, P. A., Roebroeck, A., Daunizeau, J. y Friston, K. (2011). Effective connectivity: influence, causality and biophysical modeling. *Neuroimage*, 58 (2), 339-361. doi:10.1016/j.neuroimage.2011.03.058.
- Van den Heuvel, M. P. y Hulshoff Pol, H. E. (2010). Exploring the brain network: a review on resting-state RMf functional connectivity. *European Neuropsychopharmacology: The Journal of the European College of Neuropsychopharmacology*, 20 (8), 519-534. doi:10.1016/j.euroneuro.2010.03.008.
- Varela, F., Lachaux, J. P., Rodriguez, E. y Martinerie, J. (2001). The brainweb: phase synchronization and large-scale integration. *Nat Neurosci* 2: 229-238.
- Viswanathan, A. y Freeman, R. D. (2007). Neurometabolic coupling in cerebral cortex reflects synaptic more than spiking activity. *Nat Neurosci*. 10: 1308-1312.
- Wallisch, P., Lusignan, M., Benayoun, M., Baker, T. I., Dickey, A. S. y Hatsopoulos, N. (2008). *Matlab for Neuroscientists: An Introduction to Scientific Computing in Matlab*. Londres: Academic Press.

3. Percepción visual

**Joan López-Moliner, Dolores Luna, Pedro R. Montoro,
Ignacio Serrano-Pedraza**

1. Introducción. Evolución del estudio de la percepción visual desde la Psicología experimental hasta la Neurociencia cognitiva¹

Cuando observamos el entorno que nos rodea lo percibimos repleto de formas, colores y movimiento. En realidad, nuestro sistema visual no tiene contacto directo con los objetos del mundo, sino tan solo con la energía electromagnética que estos emiten o reflejan y que impacta en nuestra retina. Lo fascinante es que toda la riqueza de escenas y paisajes que vemos a diario está comprimida en ese mosaico de fotones y ondas que el sistema visual desentraña sin aparente esfuerzo. En las páginas siguientes describiremos los esfuerzos que la psicología y las neurociencias han invertido en el estudio científico de este complicado mecanismo.

Entre los trabajos pioneros en el estudio de la percepción se encuentran el *Tratado de óptica fisiológica* y *Sobre la sensación de tono* escritos por Hermann von Helmholtz, que sirvieron como fundamento a la investigación posterior en visión y audición, tanto en un nivel fisiológico como psicofísico y a la formulación de la teoría clásica de la percepción. Posteriormente, tres corrientes teóricas constituirán los primeros desarrollos en el estudio de la percepción en el marco de la Psicología Experimental (véase Palmer, 1999, para una revisión). En primer lugar, el estructuralismo, con los trabajos de Wilhelm Wundt, que fundó el primer laboratorio de Psicología Experimental y los de su discípulo Edward Titchener, quien reformuló la teoría clásica, cuyo supuesto básico es que la percepción se elabora a partir de experiencias sensoriales elementales y con el concurso de otros procesos psicológicos

como el aprendizaje y la memoria. En segundo lugar, la teoría de la Gestalt, que surgió en la primera mitad del siglo xx en contraposición al elementalismo asociacionista defendido por los estructuralistas. Sus representantes, Max Wertheimer, Wolfgang Köhler y Kurt Kofka, centraron el objetivo de la investigación perceptiva en el análisis de las relaciones entre las partes que componen una escena y los principios que la organizan. Además, consideraron que los principios de organización eran el resultado de la interacción entre la estructura cerebral y la del estímulo, y que esas estructuras eran innatas. Finalmente, la teoría ecológica de la percepción, desarrollada por James J. Gibson en los años cincuenta y sesenta del siglo xx, defendía que el objetivo de la teoría perceptiva era el estudio del medio ambiente en el que se encuentra inmerso el organismo. Sus propuestas más importantes fueron el análisis del patrón global de estimulación y el carácter directo de la percepción, lo que implica que toda la información necesaria para determinar la percepción se encuentra en el medio ambiente y, por tanto, no es necesario recurrir a procesos del organismo para su explicación.

Ya en la segunda mitad del siglo xx, el desarrollo del movimiento de la psicología cognitiva y del procesamiento de la información proporcionó un marco de referencia en el que se reformularon muchas de las ideas de la teoría clásica de la percepción. Para esta corriente teórica, la percepción es una fase del procesamiento mediante la cual el organismo construye una representación del entorno que, además, pueda servir como guía para la acción. Para ello se requiere la información proporcionada por la estimulación y su transformación mediante una serie de operaciones que aplica el sistema.

La madurez teórica del procesamiento de información se alcanza con el computacionalismo. Dentro de esta corriente destacaremos las aportaciones de Campbell y Robson, que propiciaron el desarrollo de la psicofísica de la visión (véase el capítulo de V. Sierra, 1992, para un análisis en profundidad) la influencia de la teoría de David Marr y las aportaciones del conexionismo sobre la investigación perceptiva actual. David Marr fue un pionero de la neurociencia computacional y, a pesar de que algunos aspectos de su teoría han quedado superados por investigaciones más recientes, su influencia en la teoría de la percepción visual se ha comparado con la que Helmholtz realizó

en su época. Por su parte, el conexionismo tuvo como objetivo relacionar las teorías del cerebro y la de los procesos cognitivos. La investigación con redes neuronales reveló que la acción coordinada de las unidades de una red da lugar a propiedades emergentes que pueden simular procesos cognitivos, y su conceptualización sobre el funcionamiento del cerebro ha permitido la relación entre los conceptos mentales de la psicología cognitiva y los fisiológicos propios de la neurociencia.

Finalmente, en los años cincuenta del siglo xx, el desarrollo de las técnicas de microelectrodos y registro unicelular propiciaron la implicación de los fisiólogos en la investigación perceptiva. Una serie de descubrimientos en este campo, entre los que destacan los hallazgos de Barlow y Lettvin, Maturana, McCulloch y Pitts, quienes descubrieron un tipo de células ganglionares en la retina de las ranas que respondían selectivamente a un disco presentado en su campo visual; los trabajos sobre inhibición lateral de Hartline y Barlow, mecanismo que podría explicar el fenómeno perceptivo del contraste simultáneo de la claridad; los trabajos sobre las neuronas de David Hubel y Torsten Wiesel; las investigaciones de los De Valois, que sustentaron la teoría de los procesos oponentes del color propuesta por Hering y reformulada por Hurvich y Jameson, y el descubrimiento, por parte de Barlow, Blakemore y Pettigrew, de células especializadas en la detección de la profundidad binocular; llevaron a los investigadores a considerar que cada neurona individual en el sistema visual era capaz de llevar a cabo tareas complejas y a conceptualizar el cerebro como un sistema complejo de procesamiento de información. A partir de esta forma de entender el cerebro, se ha consolidado la relación entre psicología experimental y neurociencias, y su influencia recíproca ha dado lugar a la moderna Neurociencia cognitiva, que investiga la relación entre procesos psicológicos y estructuras cerebrales mediante la utilización de técnicas de neuroimagen, que permiten el registro de la actividad cerebral durante la realización de una determinada tarea experimental.

2. Avances en percepción visual. Sinergias entre Psicología experimental y Neurociencia

2.1 Áreas cerebrales implicadas en el procesamiento de la visión

La perspectiva neurocientífica tradicional sobre el sistema visual humano sostenía que la retina convertía la luz del ambiente en impulsos eléctricos que después viajaban hacia la corteza visual primaria, en el lóbulo occipital, tras realizar una sinapsis de relevo en el núcleo geniculado lateral (NGL) del tálamo. En la corteza visual primaria comenzaba el análisis preliminar de las características básicas del estímulo para continuar secuencial y jerárquicamente en un flujo abajo-arriba en el resto de áreas occipitales, que terminaban de completar el procesamiento visual. Sin embargo, los descubrimientos de la Neuropsicología cognitiva y de otras neurociencias en las últimas décadas ha permitido esbozar un mapa más completo de las estructuras cerebrales implicadas en la visión, de sus funciones y de las complejas interacciones entre todas ellas. Hoy sabemos que ya en la retina se esbozan los primeros cálculos cruciales para percibir formas y colores, que el NGL no es un mero repetidor sino un filtro dinámico modulador de la señal, que existen circuitos que encuentran atajos fuera de la corteza visual primaria y que las regiones cerebrales implicadas en la visión se extienden más allá de la corteza occipital mediante conexiones tanto ascendentes como descendentes que participan activamente en el proceso de la visión (véase figura 3.1).

2.1.1 Retina y tálamo visual

Los primeros pasos del procesamiento de la información visual en el cerebro humano se realizan en la retina, un fino tapiz de receptores y células nerviosas que se extiende por el fondo de ambos ojos y que realiza la conversión de la energía electromagnética del ambiente en impulsos bioeléctricos. Los receptores sensoriales, conos y bastones, disponen de unos pigmentos visuales denominados genéricamente opsinas, los cuales reaccionan ante las propiedades físicas de la luz activando la respuesta eléctrica de los receptores. Los bastones, mucho más numerosos que los conos, presentan una gran sensibilidad a la luz y están especializados en la visión en condiciones de baja iluminación. Sin embargo, no procesan

información sobre el color de los objetos. En contraste, los conos están implicados en la visión diurna, poseen una mayor agudeza que los bastones y soportan el procesamiento de los colores mediante un sistema de tres tipos de conos con diferente sensibilidad a las longitudes de onda de la luz. La mayor densidad de conos se encuentra en la fovea, la región central de la retina donde se proyecta la región del campo visual a la que miramos directamente para percibir sus detalles. En cambio, los bastones no están presentes en la fovea y se distribuyen por la retina periférica donde son mucho más numerosos que los conos. Las estimaciones realizadas informan de la presencia de unos 120 millones de bastones y tan solo unos 5 o 6 millones de conos en cada ojo.

Además de un cambio de código, la retina lleva a cabo un importante procesamiento previo de la información visual a través de un complejo entramado de células nerviosas formado por las células bipolares, las células horizontales, las células amacrinas y las células ganglionares. Los receptores sensoriales hacen sinapsis con las células bipolares, las cuales a su vez están conectadas con las células ganglionares. Las células horizontales y las amacrinas se encargan de modular las sinapsis entre los receptores, las bipolares y las ganglionares, y son responsables de fenómenos cruciales como la inhibición lateral, implicada en la percepción del contraste. Los axones de las células ganglionares forman un paquete de aproximadamente un millón de fibras nerviosas que salen de ambos globos oculares, se decusan parcialmente en el quiasma óptico para dirigirse en su mayoría hacia el NGL, la región del tálamo especializada en la información visual que se encuentra en el cerebro medial. En torno a un 90% de las fibras del nervio óptico se proyectan al NGL para después terminar en la corteza visual primaria a través de la vía geniculoestriada, la principal ruta visual en el ser humano y, sin lugar a dudas, la más estudiada.

Existen otras vías nerviosas, de origen evolutivo más remoto, que comunican la retina con otras áreas cerebrales, como la vía retinotectal que conecta, en la parte superior del tronco encefálico, con los colículos superiores, implicados en el control de los movimientos oculares y de la orientación atencional en el espacio. Algunas neuronas de los colículos superiores tienen axones que, a través de la vía tectopulvinar, proyectan al

núcleo pulvinar, una compleja estructura en el tálamo posterior que no solo recibe entradas de los colículos sino también directamente de la retina y que, a su vez, envía proyecciones a regiones visuales extraestriadas sin pasar por la corteza visual primaria. El NGL también tiene conexiones con áreas visuales superiores, aunque escasas y menos conocidas. Estos circuitos alternativos al itinerario principal geniculoesstriado, que *circunvalan* la corteza visual primaria, han demostrado ser muy importantes en la orientación y localización espacial de los objetos, tanto en el control de los movimientos oculares como en el despliegue de la atención visual a los estímulos relevantes. En especial, la vía que conecta los colículos superiores con áreas corticales superiores a través del pulvinar parece implicada en el fenómeno de la visión ciega, un extraño trastorno sufrido por pacientes con lesiones en la corteza visual primaria que les impide percibir objetos de manera consciente a pesar de lo cual son capaces de realizar conductas guiadas visualmente por esos objetos cuando se le fuerza a actuar.

Tradicionalmente se ha considerado que el tálamo desempeñaba un papel pasivo de transmisión de información desde la retina hasta la corteza visual, como un mero repetidor de la señal en su transmisión hacia la corteza occipital. Sin embargo, en la actualidad se concibe el tálamo como un filtro dinámico capaz de modular la información enviada a la corteza visual en función del estado de activación del sujeto y de su disposición atencional (véase Saalman y Kastner, 2011, para una revisión).

2.1.2 Corteza visual primaria

La corteza visual primaria, corteza estriada o área V1, se corresponde con el área 17 de Brodmann, se prolonga a lo largo de la cisura calcarina en el lóbulo occipital y es el área de mayor extensión en la corteza visual. Debido a la decusación parcial de las fibras ópticas que sucede en el quiasma óptico, a la corteza visual de cada hemisferio cerebral llega información de ambas retinas pero organizada de tal forma que cada hemisferio cerebral procesa la información del campo visual contralateral. El área V1 tiene una marcada organización retinotópica, heredada del NGL, preservando la topografía de la retina aunque con un mayor número de células nerviosas dedicadas al

procesamiento de la zona central de la misma. Esta desproporción se denomina magnificación cortical y propicia un análisis más detallado de la estimulación recibida en la fovea. La corteza visual primaria actúa como una estación central de recepción de la información visual, realizando los primeros pasos en el procesamiento genérico de los rasgos de la imagen y distribuyendo sus resultados al resto de las áreas corticales implicadas en la visión. Las funciones de V1 son heterogéneas y suponen el análisis inicial de características elementales del estímulo que actúan de precursores de propiedades perceptivas que serán procesadas en áreas extraestriadas, como el color, la forma, el movimiento y la profundidad.

Los trabajos clásicos de Hubel y Wiesel con registros unicelulares de la corteza visual de gatos y monos permitieron descubrir que las células corticales están sintonizadas para responder selectivamente a orientaciones, movimientos y longitudes específicos de estímulos presentes en su campo receptivos². Las conexiones entre V1 y las áreas visuales secundarias son complejas y recíprocas, tanto en sentido ascendente como descendente. V1 se proyecta a todas las otras regiones occipitales, ya sea con enlaces directos o a través del V2. Asimismo, V1 recibe conexiones descendentes desde áreas extraestriadas en un circuito de retroalimentación que puede modular la respuesta de sus células (p. ej., por modulación contextual de información ajena a su campo receptivo) y que algunos autores han relacionado con la emergencia de la consciencia visual (Lamme, 2006, aunque véase también Ffytche y Zeki, 2011). Por otro lado, las retroproyecciones que V1 envía de vuelta al NGL, las más numerosas de todas las aferencias que recibe esta estructura talámica (más incluso que las provenientes de la retina) parecen estar implicadas en la selección de la información relevante para la tarea en curso.

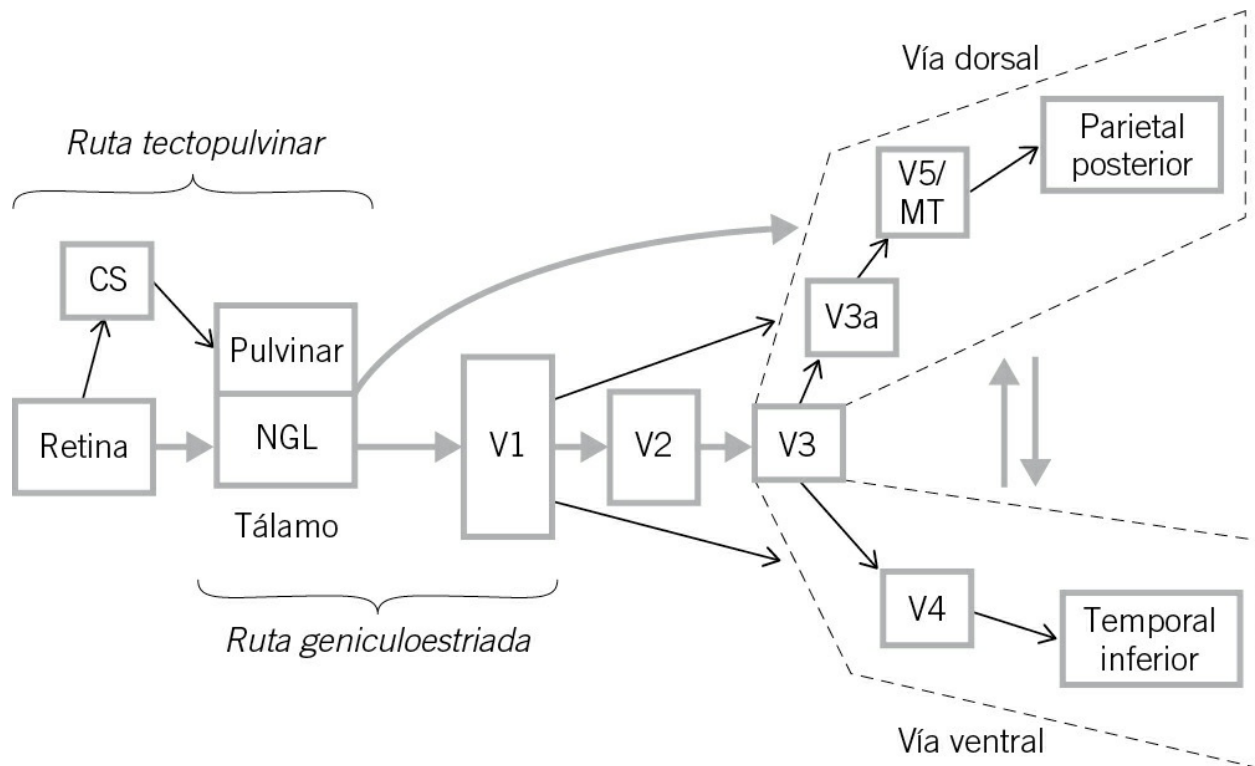
2.1.3 Áreas visuales secundarias (V2, V3, V3a, V4 y V5/MT)

Las áreas visuales secundarias se extienden por la corteza occipital ocupando las áreas 18 y 19 de Brodmann. El área V2 o corteza preestriada es la segunda región visual de mayor extensión y tiene muchas características en común con V1, como la marcada organización retinotópica de sus células y la

diversidad de funciones. A grandes rasgos, V2 aporta un segundo nivel de análisis de la información complementario al iniciado en V1. El área V2 recibe la mayoría de sus conexiones aferentes desde V1 y, a su vez, envía proyecciones a V3, V3a V4 y V5, así como fibras de retroalimentación a V1.

A medida que las áreas visuales se alejan de V1 y V2, se observan campos receptivos mayores, una organización menos retinotópica y una mayor modularidad de las funciones desempeñadas por las diferentes áreas. Esta progresión en la especialización de funciones se manifiesta en las áreas V4 y V5/MT, especializadas en el procesamiento del color y del movimiento, respectivamente, y llega a su máxima expresión en la corteza inferotemporal (IT) donde se han registrado neuronas altamente selectivas a estímulos particulares como animales, objetos o, incluso, rostros de personajes famosos. Las áreas V3 y V3 accesoria (V3a) ocupan un lugar intermedio en la jerarquía cortical. La parte ventral de V3 tiene importantes conexiones con la corteza inferotemporal, implicada en el reconocimiento de formas y objetos. En cambio, la parte dorsal de V3, junto con V3a, envía proyecciones a la corteza parietal, relacionada con la ejecución de acciones guiadas visualmente.

Figura 3.1 Vías nerviosas implicadas en el procesamiento de la visión



El área V4 suele considerarse como el módulo visual del color. Adicionalmente, algunas poblaciones de neuronas de V4 son sensibles a características complejas o combinaciones de características como curvatura, orientación y posición relativa de las partes de una figura global. El importante papel que V4 desempeña en el análisis del color y la forma de los objetos se manifiesta en las numerosas proyecciones que envía a regiones visuales de la corteza temporal inferior implicadas en el reconocimiento de objetos.

El área V5 se encuentra en la región medial temporal (MT) del lóbulo occipital y es considerada como el centro principal de percepción del movimiento en el sistema visual humano. Las neuronas de V5 son selectivas a la dirección del movimiento y no responden a las direcciones fueran del rango para el que están sintonizadas. En contraste con las células de V1, los campos receptivos de V5 son grandes y están implicados en el agrupamiento en formas globales de elementos en movimiento así como en el control de

movimientos oculares lentos. Lesiones en esta área generan akineptosia, esto es, ceguera al movimiento de los objetos, de manera que el mundo se percibe como una secuencia de escenas fijas súbitamente cambiantes. El área V5 no solo recibe conexiones de áreas estriadas y extraestriadas, sino que también recoge proyecciones directas del NGL y de la vía tectopulvinar, que son capaces de activar la respuesta de V5/MT aun en ausencia de entradas desde V1, como sucede en el síndrome de la visión ciega.

2.1.4 Sistemas dorsal y ventral

El procesamiento visual en el ser humano no finaliza en las áreas secundarias V3, V4 o V5 de la corteza occipital, sino que se extiende a otras áreas de los lóbulos parietal, temporal y frontal. Esta prolongación de los procesos asociados a la visión por una amplia extensión de la corteza, convierte este proceso psicológico en el más representado en el cerebro de los primates, con más de treinta áreas cerebrales involucradas en el procesamiento visual (véase Felleman y Van Essen, 1991, para una revisión). ¿Cómo se organizan y relacionan todas esas regiones cerebrales? En 1982, Ungerleider y Mishkin propusieron un influyente modelo de organización de las áreas corticales implicadas en la visión fundamentado en sus trabajos con macacos lesionados. Según su propuesta, las intrincadas redes de proyecciones nerviosas proyectadas desde V1 podían agruparse en dos vías de procesamiento especializadas en el análisis de diferentes contenidos de información visual: por un lado, la vía ventral o vía del qué y, por el otro, la vía dorsal o vía del dónde. La vía ventral transita desde V1 hasta la corteza temporal inferior y estaría especializada en la discriminación e identificación de objetos. La vía dorsal se proyecta desde V1 hasta la corteza parietal posterior y estaría dedicada a la localización de los estímulos en el espacio.

Una década después, David Milner y Melvyn Goodale (véase Milner y Goodale, 2006, para una revisión) reinterpretaron este esquema argumentando que las diferencias entre ambas vías corticales podían entenderse mejor en términos de su función y no tanto en relación con el tipo de información procesada. La vía ventral, según proponen estos autores, genera representaciones perceptivas con información sobre las características

invariantes de los objetos y sus relaciones espaciales (visión para la percepción). Estas representaciones son útiles para identificar objetos, pensar en ellos y, en definitiva, disponer de una base de datos de los eventos visuales del mundo. En cambio, la vía dorsal participa en el control visual de las acciones motoras en curso, procesando la información necesaria en cada momento para suministrar las coordenadas visuoespaciales adecuadas a las instrucciones motoras (visión para la acción). La propuesta de Milner y Goodale supone una ruptura con las teorías clásicas de la visión que asumen la existencia de un sistema visual de propósito general que abastece de representaciones visuales del mundo exterior al resto de procesos cognitivos. En contraste, defienden una disociación entre dos diferentes sistemas visuales con funciones específicas, a saber: un sistema perceptivo, indirectamente conectado con la conducta a través de procesos cognitivos mediadores como la memoria, el pensamiento o la planificación; y un sistema visomotor, conectado con el control motor momento-a-momento de acciones guiadas visualmente. En contraste con Ungerleider y Mishkin, ambos sistemas procesan información sobre las relaciones espaciales de los objetos. En el caso de la vía dorsal se trataría de coordenadas espaciales egocéntricas, es decir, relativas al observador y al sistema motor utilizado (p. ej., ojo, mano, cuerpo), mientras que la vía ventral genera un código espacial allocéntrico, centrado en los objetos de una escena y en las relaciones entre ellos, independiente del punto de vista del observador y que facilita el almacenamiento en la memoria de representaciones invariantes. En la tabla 3.1 se puede consultar una enumeración de las principales características diferenciales entre ambos sistemas de visión.

Tabla 3.1 Características de los sistemas ventral y dorsal de la corteza visual humana

	Sistema ventral	Sistema dorsal
<i>Función</i>	<i>Percepción</i>	<i>Acción</i>
Codificación del espacio	Alocéntrico, centrado en el objeto	Egocéntrico, basado en el observador
Contenidos representacionales	Características invariantes de los objetos basadas en constancias perceptivas	Relaciones métricas absolutas y extracción de la forma referida al efecto implicado
<i>Origen evolutivo</i>	<i>Remoto</i>	<i>Moderno</i>
Control de la conducta	Indirecto, mediado por procesos cognitivos	Directo, momento a momento
Consecuencias de su lesión	Incapacidad para reconocer objetos pero coordinación visomotora preservada (paciente DF)	Incapacidad para coordinar movimientos guiados visualmente (ataxia óptica)

2.2 Los procesos visuales. Evidencias desde la Psicología experimental, lesiones cerebrales y técnicas de neuroimagen

Las primeras investigaciones realizadas en el ámbito de la neurociencia cognitivas se centraron en el análisis de pacientes con lesiones cerebrales como consecuencia de ictus, tumores, etc., o de animales en los que se ha inducido una lesión con un procedimiento experimental en el laboratorio. En las últimas décadas se han incorporado estudios en los que se han utilizado técnicas de neuroimagen. Las aportaciones más importantes de estos estudios sobre las áreas implicadas en la percepción del color, espacio, movimiento, y objeto, se exponen a continuación.

2.2.1 Color

Los primeros desarrollos teóricos sobre el procesamiento del color en humanos provinieron de estudios experimentales³. Durante casi un siglo, dos teorías alternativas se enfrentaron en su intento de explicar la percepción del

color: la teoría tricromática, defendida por Hermann von Helmholtz, y la teoría de los procesos oponentes, desarrollada por Ewald Hering. La primera propone la existencia de tres tipos de mecanismos responsables de la visión del color, con diferente sensibilidad a las longitudes de onda del espectro luminoso. La segunda, en contraste, propone la existencia de cuatro sensaciones básicas de color organizadas en pares opuestos entre sí (rojo-verde; azul-amarillo). La teoría del doble proceso de Hurvich y Jameson integró ambos mecanismos en un sistema secuencial de dos fases. La investigación neurofisiológica posterior ha apoyado este modelo integrado confirmando, por un lado, la existencia de tres tipos de conos con diferente sensibilidad relativa a las longitudes de onda, y, por otro, mostrando que el procesamiento oponente tiene su fundamento fisiológico en la elaboración posterior que las células nerviosas de la retina (bipolares, horizontales, amacrinas y ganglionares) y del NGL realizan de la señal proporcionada por los diferentes tipos de conos (véase Shapley y Hawken, 2011, para una revisión).

Con respecto al procesamiento del color en la corteza cerebral, los estudios iniciales con lesionados cerebrales sugirieron que el área V4 era la responsable del procesamiento del color (Zeki, 1993) ya que las lesiones en esta área pueden producir acromatopsia, que causa ceguera al matiz de forma que los pacientes tan solo perciben distintos tonos de gris. Además, los pacientes con acromatopsia ni siquiera pueden recordar o imaginar colores. Sin embargo estos pacientes son capaces de reconocer objetos y percibir textura y profundidad.

En una serie de estudios (citados en Gazzaniga, Ivry y Mangun, 2009) se examinó el rendimiento de un paciente con acromatopsia en tareas de discriminación del matiz y el brillo. El experimento consistía en presentar al paciente tres láminas de color, dos de los cuales eran iguales y el restante podía diferir en matiz o en brillo. La tarea del paciente consistía en identificar el estímulo que era diferente. Los resultados mostraron que el paciente cometía menos fallos cuando el estímulo difería en brillo que en matiz, aunque su rendimiento en el primer caso también era inferior al de los sujetos sin lesiones. En un estudio posterior se examinó un paciente con acromatopsia que presentaba una pequeña lesión en el área V4 y partes

anteriores de la corteza visual. El paciente no era capaz de discriminar el matiz únicamente cuando el estímulo se presentaba en el campo visual superior izquierdo, es decir, en el lado contrario en el que presentaba la lesión. El objetivo del estudio consistió en examinar si el paciente presentaba déficit en la percepción de la forma cuando el estímulo se presentaba en la misma posición espacial en la que se producía déficit en la percepción del color. Los resultados mostraron que el rendimiento del paciente en la tarea de discriminación de formas solo se deterioraba en el cuadrante superior izquierdo, es decir, en la misma posición en la que se producía déficit en la percepción del color. Estos resultados, junto con los de otros estudios, cuestionaron la consideración del área V4 como centro del color así como la consideración modular del córtex visual sugerida por Zeki (1978).

Evidencia convergente en relación con este problema procede de estudios más recientes. Los trabajos de Schein y Desimone realizados con monos pusieron de manifiesto que las células de V4 responden tanto al brillo como al matiz y que, además, la mayoría de estas células responden a la forma. Otros estudios han mostrado que el área V4 es importante para el procesamiento de la forma (una revisión de estos aspectos se puede ver en Orban, 2008); por ejemplo, lesiones del área V4 en monos producen deterioro en la discriminación de formas visuales y V4 desempeña un importante papel en la percepción de la forma a partir del movimiento. Como sugieren Shapley y Hawken (2011), esta área realiza una función de integración de la información de la forma y el color para la percepción.

Por otra parte, los trabajos realizados con monos en los que se ha producido una ablación de V4 no producen acromatopsia, como ocurre en humanos, sino únicamente ligeros déficits en la discriminación del color, y, por el contrario, lesiones en áreas distintas a V4, como el córtex inferotemporal producen importantes déficits en la percepción del color (Yasuda *et al.*, 2010). Estudios fisiológicos muestran que además el córtex posterior inferotemporal de los monos contiene gran cantidad de células selectivas al color que también lo son a la forma.

Estudios realizados con neuroimagen también han intentado aportar algo de luz sobre la consideración de V4 como centro del color. Los investigadores del grupo de Zeki (revisados en Shapley y Hawken, 2011)

intentaron buscar un área equivalente a V4 en humanos con la técnica de resonancia magnética funcional (RMf). Encontraron dos áreas próximas a las que producen acromatopsia cuando se lesionan: el área 4Vh que respondía más al color que a la gama blanco-negro y la V4a que también presentaba preferencia al color. Sin embargo, estos hallazgos han sido discutidos por autores posteriores aduciendo tanto problemas metodológicos (p. ej., derivados del método sustractivo habitualmente utilizado con RMf) como de interpretación de los resultados.

Finalmente, en un nuevo análisis, un reciente metaanálisis de 92 casos de acromatopsia realizado por Bouvier y Engel (2006) ha puesto en duda la existencia de un déficit perceptivo específico para el color. La mayoría de pacientes con acromatopsia también evidenciaron problemas de percepción de la forma, incluyendo síntomas de prosopagnosia, lo que supone una prueba empírica más en contra de la consideración del área V4 como el centro o módulo cerebral del color propuesta por Zeki hace dos décadas.

2.2.2 Percepción y reconocimiento del objeto

El procesamiento visual consta de varias fases. En las fases iniciales se realiza un análisis de las características básicas del estímulo y en fases posteriores se obtiene la identificación y reconocimiento del objeto⁴. Las principales aportaciones de la Neurociencia cognitiva se han producido fundamentalmente en relación con el segundo aspecto y proceden de distintos tipos de estudios. Los estudios con lesiones cerebrales han permitido identificar una serie de áreas en las cortezas temporal y occipital vinculadas al procesamiento visual. Por otra parte, los estudios electrofisiológicos han descubierto neuronas que responden selectivamente a estímulos visuales (desde estímulos simples como barras de luz a estímulos complejos como caras). Finalmente, el desarrollo de las técnicas de neuroimagen de las últimas décadas han permitido avanzar notablemente el conocimiento sobre el procesamiento visual y reconocimiento de objetos (véase la revisión de Ungerleider y Bell, 2011).

Los estudios realizados con primates que presentaban lesiones cerebrales han puesto de manifiesto que las lesiones en el lóbulo temporal producen

graves dificultades en tareas de discriminación de formas, mientras que no empeoran la tarea de situar la posición relativa de objetos en relación con otros objetos. Por el contrario, cuando las lesiones se localizan en el lóbulo parietal se produce lo contrario, se presentan dificultades en discriminar la posición de los objetos pero no se afecta la discriminación entre objetos. Estos resultados fueron el fundamento empírico de la disociación entre la vía ventral y la dorsal que propusieron originalmente Ungerleider y Mishkin (1982) y que antes hemos comentado. En humanos, las lesiones en estas áreas producen diferentes tipos de agnosia visual, término acuñado por Sigmund Freud y que literalmente significa «ignorancia visual». Los pacientes con este trastorno tienen dificultades en la percepción y reconocimiento visual de los objetos aunque la identificación de los objetos por medio de otras modalidades sensoriales no se encuentra deteriorada (véase la revisión de Farah, 2004). La primera clasificación de las agnosias visuales fue realizada por Lissauer, distinguiendo dos tipos principales de agnosia: la *aperceptiva* y la *asociativa*.

En la *agnosia aperceptiva*, que puede producirse por intoxicaciones con monóxido de carbono o lesiones en el lóbulo occipital, los pacientes no presentan déficits visuales notables y sin embargo son incapaces de nombrar o reconocer la forma de los objetos. Asimismo, también presentan dificultades para copiar figuras geométricas simples o incluso línea en orientaciones distintas. Warrington realizó un estudio con más de 80 pacientes con lesiones cerebrales unilaterales. Los resultados mostraron que los pacientes con lesiones en el hemisferio derecho rendían peor tanto en pruebas diagnósticas como en tareas de reconocimiento de objetos (por ejemplo, eran incapaces de reconocer objetos en fotografías tomadas desde diferentes puntos de vista o comparar objetos presentados en dos fotografías distintas y decir si eran o no el mismo objeto). La interpretación de estos resultados por parte de los autores sugiere que los pacientes con agnosia aperceptiva son incapaces de categorizar los objetos debido a un deterioro en su capacidad para obtener la constancia del objeto.

Goodale *et al.* (1992) examinaron a la paciente DF que presentaba agnosia aperceptiva y tenía dificultades en reconocer la orientación de líneas simples y objetos. DF sufrió una lesión en la vía ventral debido a una intoxicación por

monóxido de carbono que le generó una agnosia para las formas visuales, la cual la incapacitaba para reconocer tanto imágenes complejas como formas geométricas simples. Sorprendentemente, a pesar de que DF era incapaz de discriminar el tamaño, la forma o la orientación de los objetos, en cambio, sí era capaz de hacer uso de esa información para guiar visualmente sus movimientos manuales. Por ejemplo, la paciente era incapaz de indicar la orientación de la ranura de un buzón y, sin embargo, podía introducir una carta en la ranura perfectamente. Es decir, presentaba una disociación entre su capacidad para indicar el ángulo de la ranura y su capacidad para realizar una acción guiada visualmente. La exploración neuropsicológica mostró la preservación de habilidades visomotoras en ausencia de percepción consciente de las propiedades visuales que guiaban esas conductas. Dado que la paciente presentaba lesiones en la vía ventral, estos datos apoyan la existencia de un sistema de control visual de la conducta independiente de la percepción consciente soportada por la ruta ventral, en línea con la propuesta de Milner y Goodale que antes comentábamos. Esta propuesta ha sido apoyada también recientemente por estudios con imágenes cerebrales de sujetos sanos.

El otro tipo de agnosia descrita por Lissauer, la *agnosia asociativa*, generalmente se produce por lesiones en la corteza ventral temporal. Los pacientes con este problema aparentemente mantienen intacta la percepción de los objetos y son capaces de reproducir dibujos de objetos, aunque no de reconocerlos, sobre todo si pertenecen a la misma categoría (por ejemplo, caras). Generalmente estos pacientes no pueden realizar pruebas perceptivas con el mismo rendimiento que los normales pero los déficits perceptivos no justifican el gran deterioro que sufren en tareas de reconocimiento de objetos. Un ejemplo de este tipo de agnosia es el paciente FRA, que presentaba una lesión en la región occipital del hemisferio derecho como consecuencia de un infarto. El paciente podía señalar objetos, copiarlos, colorearlos y descomponerlos en partes, pero era incapaz de nombrarlos cuando estos eran presentados visualmente. Sin embargo, podía identificar y nombrar los objetos cuando eran presentados verbalmente (por ejemplo, no podía indicar si el tamaño de un animal era mayor que el de otro cuando los observaba en una fotografía, pero podía indicarlo si se nombraban verbalmente los dos

animales); lo que indicaría una incapacidad para reconocer el significado de los objetos únicamente cuando eran presentados en la modalidad visual.

Por otro lado, Glyn Humphreys y su grupo de la Universidad de Birmingham, han estudiado durante más de 20 años un paciente (HJA) que presentaba lesiones bilaterales en el lóbulo occipital que se extendían a la parte ventral del lóbulo temporal y que sufre un tipo de agnosia asociativa que se ha denominado *agnosia integrativa*. Este déficit se caracteriza por dificultades para integrar las diversas partes de un objeto de forma coherente. El paciente HJA podía nombrar objetos de uso común pero tenía dificultades en reconocerlos a través de dibujos. Se diferenciaba de los pacientes con agnosia aperceptiva en que podía copiar objetos y de los pacientes con agnosia asociativa en que podían comparar objetos presentados en fotografías. Sus habilidades perceptivas estaban deterioradas, podía reconocer objetos aislados pero era incapaz de hacerlo cuando los objetos se presentaban solapados o se solapaban sus contornos. El reconocimiento de HJA y otros pacientes con agnosia integrativa se basa en las partes salientes de los objetos más que en el objeto total (por ejemplo, para identificar un animal tienen que reconocer previamente sus patas, cuerpo, cabeza, etc.) y no pueden integrar ni agrupar las características de los objetos.

Otro caso especial de agnosia asociativa es la *prosopagnosia*, que se produce como resultado de lesiones bilaterales alrededor de las cortezas occipital lateral, temporal inferior o del giro fusiforme. Los pacientes con prosopagnosia mantienen relativamente preservada la percepción de objetos y pueden reconocer personas por su voz, pero, en cambio, tienen gran dificultad en reconocer caras, incluso caras familiares o su propio rostro. Farah (1990), en un estudio con 81 pacientes, encontró que el 65% presentaba lesiones bilaterales y el 35% lesiones unilaterales (en la mayor parte de los casos en el lado derecho). Tanto en las lesiones bilaterales como en las unilaterales las lesiones se presentaban en las cortezas occipital y temporal.

Esto ha llevado a los investigadores a preguntarse si la prosopagnosia es un trastorno específico del procesamiento de caras. Sin embargo, los estudios con lesiones cerebrales, por sí solos, no permiten establecer conclusiones firmes sobre los mecanismos neuronales de la percepción de caras, debido

fundamentalmente a que, cuando existen lesiones bilaterales, no se puede excluir la intervención de otras áreas que, posiblemente, también han resultado dañadas. Por ello, es necesario considerar la evidencia convergente sobre este problema que procede de estudios realizados con otro tipo de técnicas (véase Gazzaniga *et al.*, 2009).

Los estudios neurofisiológicos que han utilizado la técnica de registros unicelulares en monos han mostrado que algunas células de los lóbulos temporales (surco temporal superior y giro inferotemporal) responden selectivamente a las caras (Rolls, 1992). Resultados convergentes se obtienen utilizando RMf mientras los monos observan imágenes de objetos y caras. Se produce una mayor activación del sulcus temporal superior cuando se observan caras. Además los investigadores utilizaron estos resultados para colocar electrodos en la región sensible del STS y encontraron que el 97% de sus neuronas respondía a las caras.

Por otra parte, los datos obtenidos con RMf utilizando diversos estímulos y tareas también concuerdan con los obtenidos en estudios con lesiones, y ponen de manifiesto la importancia del giro fusiforme (especialmente en el hemisferio derecho) en la percepción de caras, que se denota en la literatura como área fusiforme de caras o área fusiforme facial (AFF) (McCarthy *et al.*, 1997). En estudios que han utilizado métodos electrofisiológicos se ha encontrado que las caras elicitán una respuesta N170 de mayor magnitud que la de otros objetos (Sagiv y Bentin, 2001). Sin embargo, una explicación alternativa (Gazzaniga *et al.*, 2009) podría ser que la AFF se active ante la presentación de caras debido a la mayor familiaridad con este tipo de estímulos en comparación con la de objetos. Desde esta perspectiva, la AFF estaría especializada en responder ante estímulos muy familiares y no específicamente a caras. Esta hipótesis se sometió a contraste mediante un estudio que examinaba si en personas expertas en discriminación de otro tipo de objetos también se activaba el AFF. Los resultados indicaron que, aunque la activación del AFF aumenta con objetos familiares, se activa un área más amplia de la corteza ventral occipitotemporal que se extiende más allá del AFF. Del mismo modo, se ha utilizado la magnetoencefalografía para examinar el problema de la influencia de la experiencia en la activación del área FFA (Xue *et al.*, 2005). Con esta técnica se encontró una respuesta

M170 que no estaba modulada por el grado de experiencia. De este modo, personas expertas en discriminar coches no presentaron una M170 mayor cuando observaban coches que cuando observaban zapatos pero sí cuando observaban caras en comparación a cuando observaban zapatos. Finalmente, en otro estudio se analizó si las respuestas eran diferentes cuando se observaba la propia cara o caras ajenas. Los resultados mostraron que la respuesta en AFF era similar en ambos casos. Sin embargo, la percepción del propio rostro produjo una mayor activación en las regiones límbicas derechas del cerebro así como en el córtex prefrontal izquierdo y sulcus temporal superior. También se han identificado otras áreas selectivas a las caras, una de ellas en el córtex ventral occipital (Ishai *et al.*, 1999), otra en el sulcus temporal superior (Haxby *et al.*, 1999) y la última en el parte anterior del lóbulo temporal (Tsao *et al.*, 2008). Estos resultados son importantes ya que convergen con la evidencia de que lesiones en la corteza occipitotemporal o el giro fusiforme producen prosopagnosia.

Finalmente, técnicas funcionales de neuroimagen han permitido la identificación de áreas selectivas a otras categorías de objetos visuales, como el área parahipocampal de lugar en el giro parahipocampal que es selectiva a posiciones, lugares y sitios conocidos, o el área extraestriada de las partes del cuerpo que es selectiva a imágenes y partes del cuerpo humano, así como movimientos dirigidos a una meta. También se ha localizado un área adyacente al giro fusiforme que es selectiva a las palabras. Esta misma selectividad a categorías de objetos se ha encontrado en monos con técnicas de neuroimagen. Estos resultados son convergentes con los obtenidos en pacientes agnósicos y sugieren una acusada especialización de las áreas visuales extraestriadas hacia categorías de objeto (Ungerleider y Bell, 2011).

2.2.3 Percepción del espacio, visión estereoscópica y percepción de la profundidad

Introducción

Uno de los problemas más interesantes de la percepción visual es cómo nuestro cerebro logra recuperar la información de profundidad presente en el mundo que nos rodea a partir de dos imágenes bidimensionales (2D) que

recogen nuestros ojos. El proceso responsable de esta recuperación se denomina estereopsis. Aunque aparentemente es un proceso realizado fácilmente y sin esfuerzo, el estudio de la estereopsis se ha convertido en un problema muy complicado (Poggio y Poggio, 1984). El hecho de que nuestros ojos estén situados en una posición frontal y separados lateralmente hace que nuestros ojos obtengan imágenes del mundo desde diferentes puntos de vista haciendo que estas imágenes se proyecten en diferentes puntos de nuestras retinas. Esta diferencia entre las imágenes se denomina disparidad retiniana o disparidad binocular; en particular, se distinguen dos tipos de disparidades: absoluta y relativa. La disparidad absoluta de un punto en el espacio corresponde a la diferencia angular entre la posición del punto en el ojo izquierdo y la posición del mismo punto en el ojo derecho. La disparidad relativa de dos puntos es la diferencia entre sus disparidades absolutas. Dado que la separación de los ojos es horizontal, la mayoría de las disparidades ocurren a lo largo de la dimensión horizontal; sin embargo, cuando los ojos convergen, o se mueven explorando la escena visual, también se introducen disparidades en la dimensión vertical (Rogers y Bradshaw, 1993). Las disparidades verticales, sin embargo, son mucho menos abundantes y se producen en áreas periféricas retinianas (Howard y Rogers, 1995).

La contribución de las disparidades horizontales y verticales a la visión estereoscópica

La contribución de las disparidades horizontales a la percepción de la profundidad es conocida desde que Wheatstone inventó en 1838 el estereoscopio. Dado que se percibía profundidad en imágenes dispares, con el estereoscopio se mostró que el cerebro debe usar las disparidades binoculares horizontales para estimar la profundidad relativa entre un objeto y el punto de fijación. Sin embargo, la existencia de claves monoculares que nos ayudan a extraer información de profundidad sin necesidad de usar los dos ojos, tales como la oclusión o interposición, el tamaño relativo de los objetos, la acomodación del cristalino, la convergencia de los ojos, el paralaje de movimiento o la altura relativa de los objetos dentro de la escena visual, puso en duda la contribución real de las disparidades retinianas.

Fue Julesz en 1960, mediante la creación de estereogramas de puntos

aleatorios, quien demostró que era posible percibir profundidad en una imagen carente de claves monoculares (Julesz, 1971). De modo interesante, aunque Julesz introdujo estos estereogramas en el estudio moderno de la visión estereoscópica, parece ser que estos habían sido descubiertos cien años antes por Ramón y Cajal (Bergua y Skrandies). Los estereogramas de puntos aleatorios consisten en dos imágenes idénticas compuestas por puntos distribuidos aleatoriamente en el espacio donde los puntos de una parte de una imagen (o de ambas imágenes) están desplazados horizontalmente creando de este modo una disparidad entre las imágenes. Cuando ambas imágenes se presentan cada una en un ojo (presentación estereoscópica), el cerebro computa las disparidades y nos permite percibir los puntos de la parte desplazada con una profundidad diferente a la del fondo. Estos estímulos se han utilizado ampliamente en psicofísica visual para estudiar propiedades importantes acerca de nuestra visión estereoscópica tales como la agudeza estereoscópica, la sensibilidad a la modulación de la disparidad (Tyler, 1974), las asimetrías en el procesamiento de la modulación de la disparidad en función de la orientación y la resolución estereoscópica espacial (Banks *et al.*, 2004).

Respecto a la contribución de las disparidades verticales a la percepción de la profundidad, existe más controversia (Howard y Rogers, 1995). Desde principios del siglo xx (Helmholtz, 1925) se sabe que las disparidades verticales existen y que pueden influir en la percepción. El ejemplo más conocido de que las disparidades verticales están implicadas en la percepción de la profundidad es el llamado efecto inducido de tamaño (Ogle, 1938). Imaginemos un estereograma de puntos aleatorios donde una de las imágenes está magnificada verticalmente, introduciendo disparidades verticales, entonces al presentarse estereoscópicamente el observador percibe una superficie inclinada hacia el fondo respecto al eje vertical, donde la superficie estará más próxima al ojo donde se presentó la imagen magnificada y más alejada del ojo donde se presentó la imagen más pequeña, justo el efecto contrario que se produce al magnificar la imagen en sentido horizontal. Este efecto ha sido utilizado ampliamente en psicofísica visual para mostrar la contribución de las disparidades verticales en la visión estereoscópica (Longuet-Higgins, 1982; Rogers y Bradshaw, 1993; Serrano-Pedraza y Read,

2009).

El problema de la correspondencia

Una vez que sabemos que las imágenes 2D proyectadas en nuestras retinas introducen disparidades tanto horizontales como verticales, el problema que se nos plantea es cómo el cerebro logra emparejar o fusionar los puntos de una imagen con la otra para poder percibir la profundidad en la escena visual. Increíblemente, el cerebro humano puede detectar disparidades retinianas menores que la anchura de un fotorreceptor y que la separación entre dos fotorreceptores de la retina. Las imágenes naturales poseen bordes orientados y niveles de gris, es decir, información que el cerebro podría usar para emparejar puntos en ambas imágenes (Barlow *et al.*, 1967; Marr y Poggio, 1979), sin embargo con los estereogramas de puntos aleatorios (Julesz, 1971), esta información no está disponible y aun así el cerebro empareja en cuestión de milisegundos los puntos de una imagen con los de la otra creando una percepción tridimensional. A este problema lo llamaremos el problema de la correspondencia. Como se ha dicho antes, dado que la separación entre los ojos es horizontal, la mayoría de las disparidades introducidas por las imágenes son horizontales. Esto significa que la mayor parte de la información de profundidad es transportada por estas disparidades, lo que plantea otro problema, ya que las disparidades horizontales por sí solas en ausencia de información acerca de la distancia al objeto y de la posición de los ojos no son interpretables. El conocimiento de información extrarretiniana como la convergencia ocular y la distancia interocular sería, por tanto, necesario para extraer la información 3D del entorno. Sin embargo, existe un método muy simple que permitiría recuperar la información de profundidad de una superficie plana a partir de las disparidades horizontales y verticales (Longuet-Higgins, 1982). Longuet-Higgins (1982) propuso que a partir de las disparidades verticales es posible determinar la dirección de la mirada y la distancia al objeto. Si las disparidades verticales son utilizadas para estimar la distancia al objeto entonces estas deberían ser medidas con cierta precisión por nuestro sistema visual (Serrano-Pedraza y Read, 2009), lo que hace que el problema de la correspondencia se convierta en un problema bidimensional.

Bases fisiológicas de la visión estereoscópica

Antes de abordar computacionalmente el problema de la correspondencia, se expondrán de forma breve las bases fisiológicas de la visión estereoscópica. Todas las regiones del córtex visual contienen neuronas que responden a la disparidad binocular quedando caracterizadas por sus curvas de sintonía a la disparidad (Parker, 2007; una revisión en profundidad de las bases neuronales de la visión estereoscópica se puede ver en González y Pérez, 1998). En principio, las células binoculares del córtex visual primario (V1) serían las encargadas del procesamiento inicial de la información presente en los dos ojos. Es sabido que muchas células del área cortical V1 (en gatos y primates) son selectivas a la disparidad estereoscópica (Barlow *et al.*, 1967) como también lo son las células del área V2. Esta selectividad se produce tanto en disparidades horizontales como verticales. Hay resultados que muestran neuronas con selectividad a la disparidad binocular en áreas de la vía dorsal (V5 o MT) asociadas con la vía magnocelular y recientemente en áreas de vía cortical ventral (área V4) asociadas con la vía parvocelular. Sin embargo, cada vía ha sido relacionada con un tipo particular de disparidad, es decir, las áreas de la vía dorsal estarían especializadas en el procesamiento de disparidades absolutas, mientras que las áreas de la vía ventral estarían relacionadas tanto con disparidades absolutas como con relativas. De modo interesante, otros resultados han mostrado que lesiones en V4 y MT no producen un déficit significativo en la estereopsis. Sin embargo, DeAngelis *et al.* (1998), utilizando la técnica de microestimulación, mostraron que estimulando artificialmente el área MT se consiguió sesgar de un modo predecible la estimación de la profundidad, siendo, en palabras de Cumming y DeAngelis, la primera evidencia que relaciona una población de células selectivas a la disparidad y la estereopsis.

Los modelos de energía como solución al problema de la correspondencia

Respecto al problema de la correspondencia, Ohzawa, DeAngelis y Freeman (1990) propusieron un modelo computacional de energía para extraer las disparidades binoculares. Este modelo está basado en las propiedades funcionales de las células simples y complejas del área V1, y es muy

parecido a los modelos propuestos para la detección del movimiento (Adelson y Bergen, 1985) salvo que estos últimos introducen una convolución con la función de respuesta al impulso temporal. Básicamente, el modelo de energía propuesto por Ohzawa *et al.* (1990) especifica que cada célula compleja recibe inputs de dos células simples binoculares. Cada célula simple binocular recibe inputs de dos campos receptores idénticos (uno en cada ojo) que son modelizados por funciones de Gabor 2D (producto de una función gaussiana por una función sinusoidal). Los campos receptores de las dos células simples binoculares en un mismo ojo se presentan en cuadratura (diferencia en fase de $\pi/2$ rad). La operación que realiza cada célula binocular (combinación binocular) consiste en sumar y elevar al cuadrado el producto interior de las imágenes proyectadas sobre cada campo receptor de cada ojo. Por último, la respuesta de la célula compleja, es decir, la disparidad estimada, correspondería a la suma del resultado de ambas células binoculares. Este modelo de energía es útil para computar las disparidades absolutas pero no para las relativas aunque pequeñas modificaciones del modelo también darían cuenta de las disparidades relativas (Parker, 2007).

Finalmente, aunque este modelo de energía es el que más aceptación tiene dentro de la comunidad científica, existen resultados que cuestionan su capacidad explicativa. Por ejemplo, Cumming y Parker (1997) utilizando estereogramas de puntos aleatorios anticorrelacionados, es decir, estereogramas donde la luminancia de los puntos en ambas imágenes es opuesta, encontraron que las células binoculares del área V1 respondían de modo selectivo a estos estímulos mientras que el observador es incapaz de acceder a la información de profundidad presente en estos estímulos, es decir, mostraron que la respuesta neuronal no coincidió con el resultado psicofísico. Es interesante notar que las curvas de sintonía a la disparidad determinadas con estos estímulos están invertidas y que su magnitud es inferior cuando se comparan con las curvas obtenidas con estereogramas correlacionados. La forma de las curvas es explicable a partir del modelo de energía, sin embargo, la diferencia en magnitud no lo es, resultado que pone en duda este modelo en su forma presente.

Aunque en líneas generales se han expuesto algunos de los avances para el entendimiento de la visión estereoscópica, todavía estamos muy lejos de tener

una idea clara de cuáles son los procesos que realiza nuestro cerebro para tener una visión unificada y 3D del mundo a partir de las imágenes 2D que se proyectan en las retinas de nuestros ojos.

Integración de imágenes a través de fijaciones: marcos de referencia retinotópicos y espaciotópicos

Como tiene lugar una percepción del espacio estable a partir de sensores móviles (p. ej., los ojos con los movimientos oculares) es un problema aún sin resolver. A pesar de su antigüedad (ya fascinó a Descartes y Helmholtz entre otros), en los últimos años ha centrado una gran cantidad de investigaciones tanto desde la psicofísica como de la neuroimagen. En V1 se crea el primer mapa visual cortical de carácter retinotópico, es decir, existe una correspondencia entre la representación de los objetos en el mapa cortical y en la retina. El problema se da cuando este mapa cortical cambia continuamente en función de nuestros movimientos oculares, pero nuestra percepción del espacio exterior se mantiene estable. Los estudios del grupo de Duhamel mediante registros unicelulares en monos han mostrado la existencia de neuronas que responden a posiciones de objetos en el espacio exterior, es decir, responden de forma independiente de la dirección de la mirada. En humanos se ha encontrado evidencia psicofísica de una codificación espaciotópica (marco de referencia en coordenadas del mundo exterior) independientemente del área retiniana donde se proyectan los estímulos. Otros experimentos psicofísicos han mostrado que atributos visuales como la forma, la posición y color también se integran a través de sácadas dando lugar a una codificación en coordenadas espaciotópicas y no retinotópicas. Así pues, atributos visuales que permiten una descripción de más alto nivel de los objetos (orientación, forma, tiempo y color) se codificarían en coordenadas espaciotópicas, mientras que atributos locales de muy bajo nivel (contraste) no se integrarían a través de los movimientos sacádicos y se codificarían en coordenadas espaciales retinotópicas. Véase Burr y Morrone (2011) para una revisión sobre la codificación espacial en visión. Los avances en la identificación de las áreas cerebrales responsables para obtener esta estabilidad espacial perceptiva, es decir, para transformar las coordenadas retinotópicas a espacio-tópicas (*remapping*), ha sido

sustancial en los últimos años. Son diversas las áreas que muestran una selectividad espaciotópica y no retinotópica. Entre ellas se cuentan el lateral occipital (LO), VIP, un área multisensorial, y MT que codifica el movimiento preferentemente en coordenadas externas. Áreas como MST y V6 también han mostrado una preferencia en coordenadas espaciotópicas.

Sin embargo la codificación de la información en coordenadas espaciotópicas (del mundo exterior) no explica el patrón observado en algunas acciones. Los estudios sobre deslocalización espacial muestran que en acciones con fuerte componente dorsal o bien se codifica el estímulo en coordenadas retinotópicas, o bien se hace la transformación más tarde que en tareas perceptivas. Así pues la codificación del espacio en coordenadas retinotópicas puede ser más eficiente para algunas acciones orientadas a objetos.

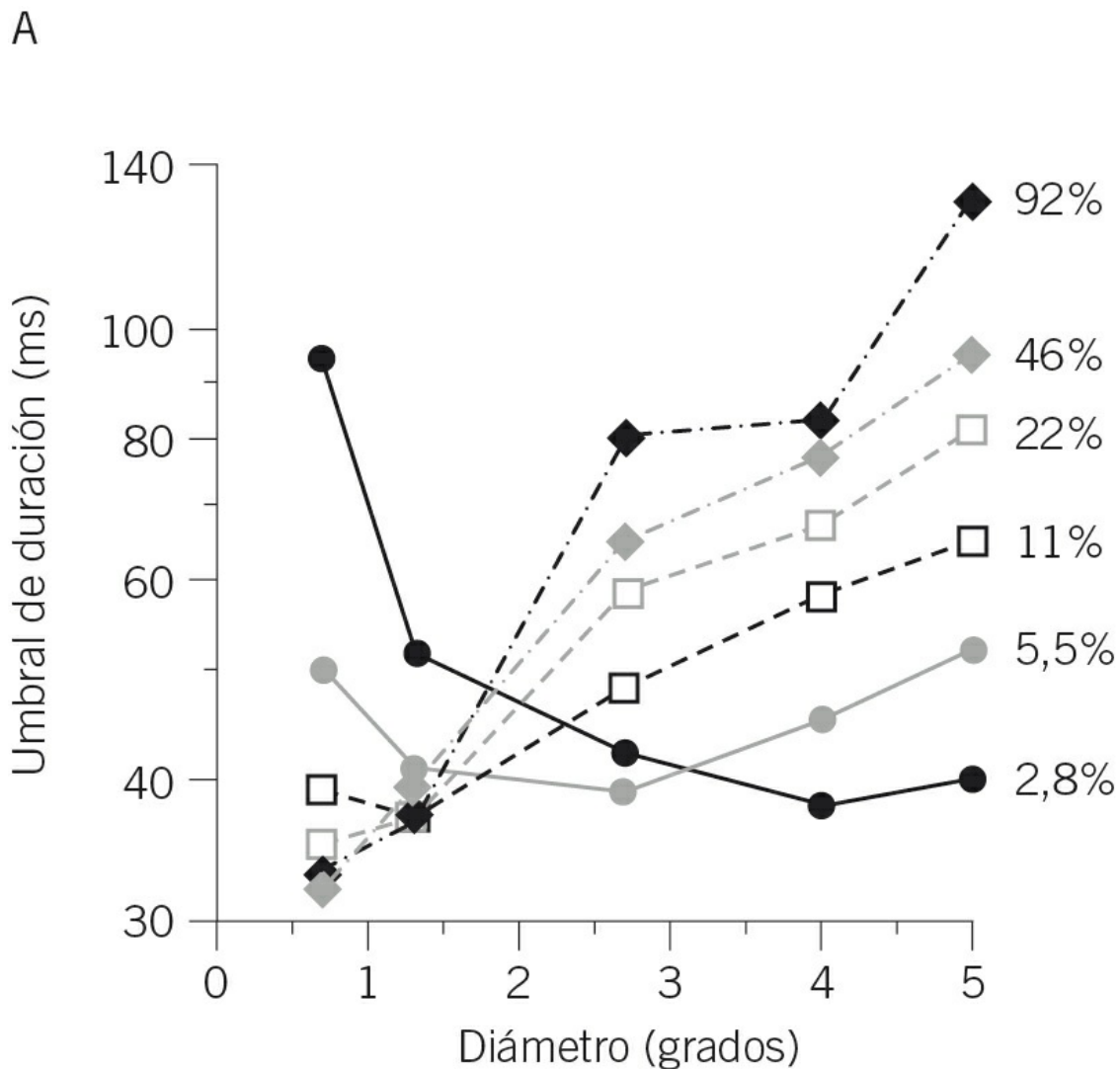
2.2.4 Percepción Visual del Movimiento

Mecanismos antagónicos centro-periferia en la percepción del movimiento

Dentro del estudio de la percepción del movimiento existe un intrigante resultado que muestra que nuestra habilidad para detectar la dirección del movimiento de estímulos de gran tamaño depende diferencialmente de su contraste. De manera paradójica, para contrastes altos, cuanto mayor es el tamaño del estímulo mayor tiempo de presentación (umbral de duración) se necesita para detectar la dirección correcta de movimiento. Sin embargo, para contrastes bajos, cuanto más grande es el estímulo, menor es el tiempo de presentación necesario para discriminar la dirección correcta (Tadin *et al.*, 2003) (ver figura 3.2 A). La reducción del umbral de duración para la detección del movimiento de estímulos de bajo contraste y gran tamaño se ha denominado *facilitación* (Tadin *et al.*, 2003). Por otro lado, la dificultad para discriminar el movimiento de estímulos grandes de alto contraste (o aumento del umbral de duración) ha sido explicada por el proceso perceptivo denominado *supresión*, que es el correlato psicofísico del antagonismo centro-periferia de los campos receptores de algunas neuronas selectivas a la dirección del movimiento y que están presentes en el área MT de la corteza visual (Tadin *et al.*, 2003). La forma que se ha asumido en general para estos

mecanismos antagónicos es concéntrica, es decir, un área central excitadora y un área anular periférica inhibidora. Recientemente se ha mostrado mediante experimentos psicofísicos de discriminación de la dirección del movimiento, donde se utilizaron funciones de Gabor espacialmente elongadas (asimétricas), que los mecanismos de supresión y facilitación tienen más influencia cuando la ventana de la función de Gabor está elongada precisamente en la dirección del movimiento que cuando lo está en la dirección ortogonal (ver figura 3.2 B) (Serrano-Pedraza *et al.*, 2010).

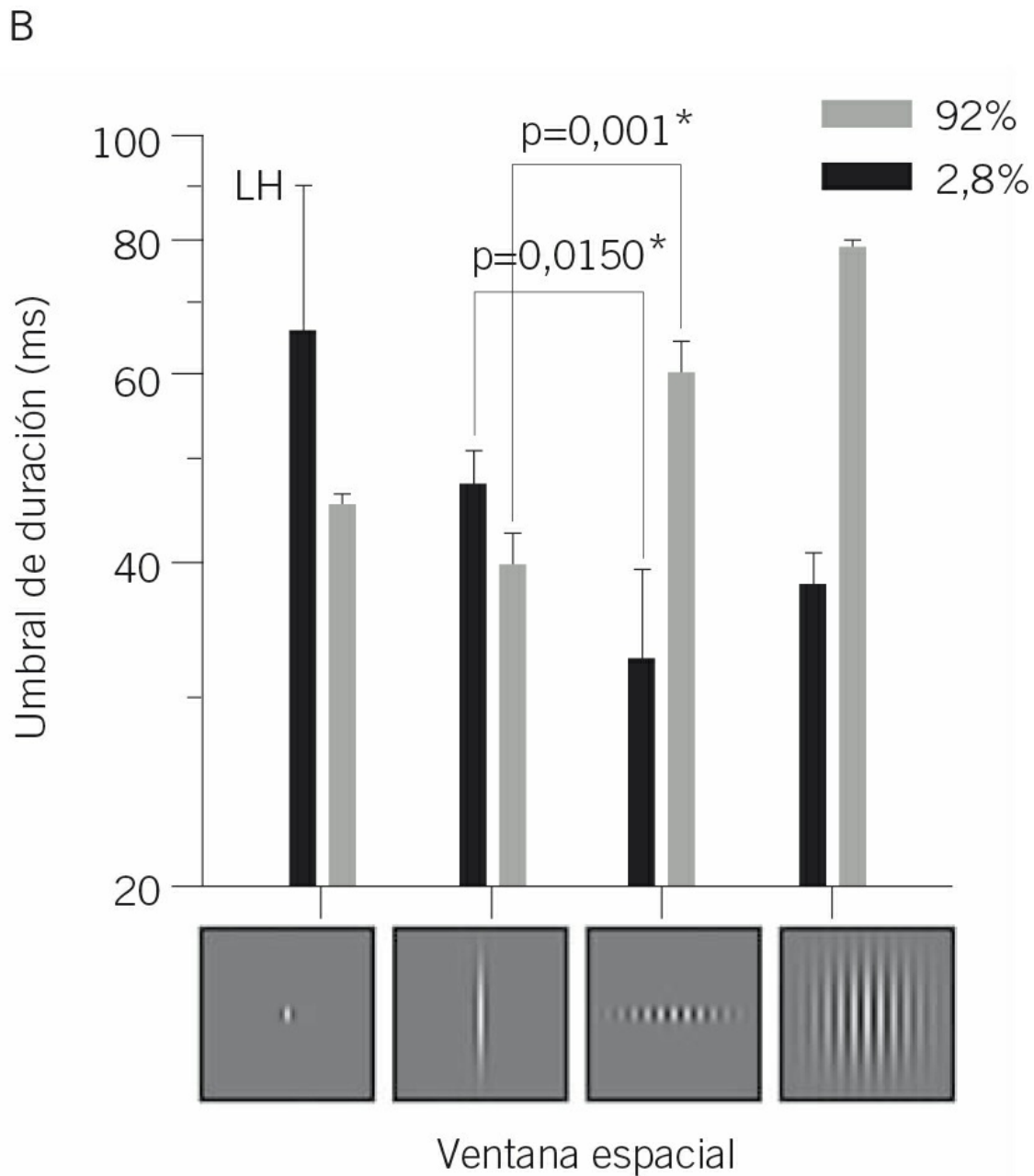
Figura 3.2 A Resultados adaptados de Tadin *et al.*, (2003). Umbrales de duración (en milisegundos) para diferentes contrastes (porcentajes) en función del tamaño (en grados) de la ventana gaussiana del enrejado sinusoidal



En la actualidad, el estudio de estos mecanismos ha despertado un gran interés y se ha producido un incremento de investigaciones donde se estudian estos mecanismos antagónicos en diferentes poblaciones. Concretamente, se han realizado experimentos con esquizofrénicos, con personas de la tercera edad, con niños, e incluso personas con una historia de depresión. La idea subyacente es que estos mecanismos inhibitorios están mediados por el neurotransmisor GABA, por lo que una reducción del factor de supresión es interpretada como una reducción en la activación del sistema inhibitorio

GABA. El objetivo de los estudios actuales es entender cuáles son las características espaciales y funcionales de estos mecanismos antagónicos. Este conocimiento es muy interesante desde un punto de vista clínico ya que nos permitiría desarrollar nuevos test visuales útiles para el estudio de los mecanismos inhibitorios del cerebro y para la detección precoz de patologías clínicas relacionadas con estos mecanismos.

Figura 3.2 B Resultados adaptados de Serrano-Pedraza *et al.* (2010). Umbrales de duración para dos contrastes (2,8% y 92%) en función del tipo de ventana gaussiana utilizada. Los asteriscos muestran diferencias significativas



Integración de movimiento: de local a global

La percepción del movimiento requiere la integración de señales de movimiento a través de amplias regiones. Ello se debe a dos motivos. En

primer lugar, los campos receptivos de las neuronas en V1 son relativamente pequeños y para conocer la dirección real del movimiento de un objeto implicará integrar señales locales de pequeños campos receptivos y segundo, la integración mejora la relación señal ruido en la transmisión de la información neuronal. Así pues, el sistema visual primero detecta cambios de luminancia local mediante detectores de movimiento. Aunque son varios los modelos propuestos para la detección del movimiento local (p. ej., Watson y Ahumada 1985; Adelson y Bergen 1985), todos se basan en la detección del movimiento a partir de componentes de Fourier (véase Nishida 2011, para una revisión reciente de percepción del movimiento). La primera fase de detección de movimiento, donde se procede de forma local, tiene su base neurofisiológica en V1 (véase figura 3.3 A). En esta área visual, se integran las señales de movimiento local a través de diferentes direcciones para obtener estimaciones 1D del movimiento. Posteriormente, las conexiones entre V1 y MT integrarían estas señales 1D a través de diferentes frecuencias espaciotemporales a las cuales son sensibles las neuronas en V1 para dar lugar a estimaciones vectoriales 2D del movimiento. Un estudio reciente (Suchow y Álvarez, 2011), respaldado por una bonita ilusión visual, muestra cómo en el proceso de integración no solo se tienen en cuenta aspectos direccionales del movimiento, sino también otros cambios locales como color, tamaño o forma. Ello supone que se promedian, aparte de direcciones, atributos visuales que aparentemente se pensaban como independientes del movimiento. Este promedio implica que cambios locales en color o forma no son percibidos cuando se integran para dar lugar al movimiento global.

Para percibir movimiento global, las señales locales se deben integrar, como hemos visto, a través de canales espaciotemporales en las conexiones entre V1 y MT. Esta integración da lugar a la percepción del movimiento coherente, es decir, se percibe una dirección de movimiento predominante a pesar del ruido existente. El sistema visual humano es muy sensible a la coherencia y puede llegar a detectar el movimiento coherente con un 95% de direcciones aleatorias coexistentes. El área de integración de señales locales para dar lugar al movimiento global es bastante grande y puede llegar a superar los 30 grados de ángulo visual (Morrone *et al.*, 1995). De forma análoga, el proceso de integración se extiende bastante en el tiempo, y puede

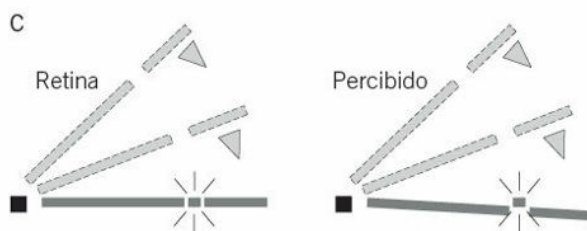
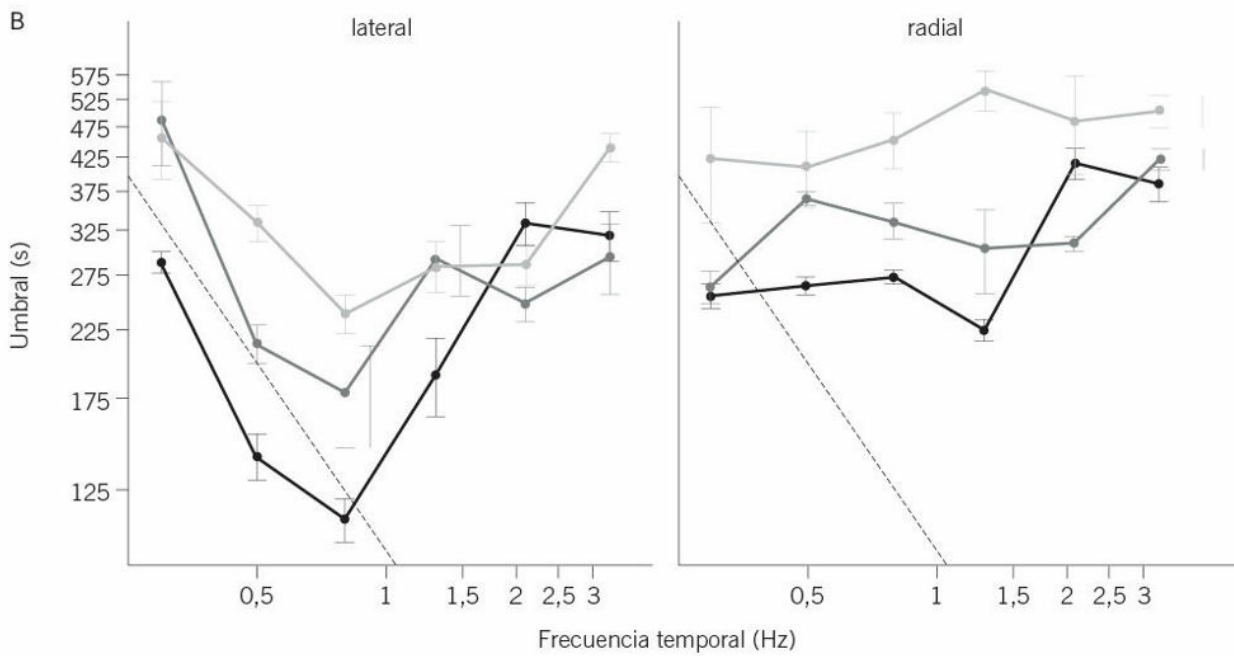
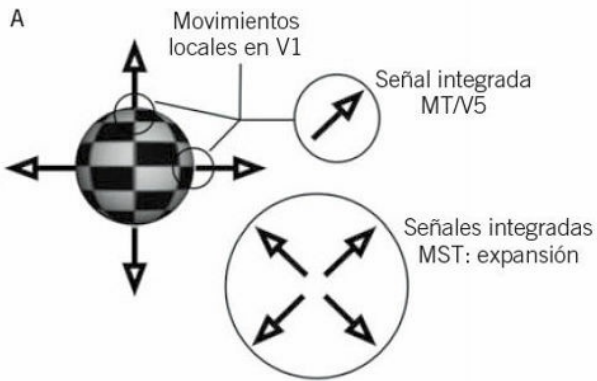
ir desde unos 200 ms hasta cerca de tres segundos, tiempo comparable a la integración del movimiento biológico. El resultado de la integración del movimiento a través de regiones del espacio y por periodos variables de tiempo da lugar a los movimientos bidimensionales y otros de orden más complejo que, en algunos casos, están relacionados con la acción motora. En el próximo apartado tratamos con estos movimientos que se obtienen después de integrar las señales locales.

Flujo óptico y movimientos complejos

Los movimientos del observador producen un continuo cambio en la imagen de la retina. Por ejemplo, cuando caminamos los objetos situados frente a nosotros se expanden en la retina. Este movimiento producido por nuestras acciones es el flujo óptico y proporciona información muy útil para funciones como la navegación. En los años noventa ya se conocieron las áreas cerebrales que son sensibles a los movimientos más simples en que se pueden descomponer (Koenderink 1986) cualquier flujo óptico (movimiento radial, circular, transnacional y distorsión —sheer—). Neuronas en la porción medial del córtex temporal superior (MSTd) responden a estos componentes o combinaciones de los mismos. Más recientemente se han localizado neuronas que responden al flujo óptico en el lóbulo parietal (VIP). Una característica de las neuronas sensibles al flujo óptico es el gran tamaño de sus campos receptivos, lo que permite la integración de información local de regiones distantes de la retina. De esta forma su actividad subyace a la percepción del movimiento global de la imagen de la retina. Otra diferencia interesante entre el procesamiento del movimiento radial, presente en el flujo óptico, y el movimiento lateral se refiere a la sensibilidad de los detectores de movimiento. Los detectores de expansión/contracción parecen estar sintonizados a extensiones espaciales, independientemente de la velocidad. Es decir, para detectar expansión es necesario que el movimiento tenga un desplazamiento espacial mínimo (figura 3.3 B) sin importar la velocidad (de la Malla y López-Moliner 2010) mientras que la sensibilidad de los detectores de movimiento lateral es a velocidades o desplazamientos dependiendo de la frecuencia temporal del movimiento. Así pues, la percepción de los movimientos más complejos (bidimensionales y flujo

óptico) parece tener lugar de forma jerárquica. En primer lugar, en áreas como MT se integrarían espacialmente señales de movimiento local de una dirección específica (p. ej., derecha), para después ser integradas en MSTd con las otras direcciones (p. ej., izquierda) para dar lugar a movimientos complejos (p. ej., expansión). Finalmente, estudios muy recientes del grupo de John P. Wann han puesto de manifiesto mediante estudios de neuroimagen la relevancia de áreas premotoras en la percepción de estímulos en expansión, así como de áreas subcorticales (colículo superior y pulvinar). Estos resultados revelan a nivel neuronal la importancia funcional del flujo óptico en el control de acciones motoras como interceptación o navegación (López-Moliner *et al.*, 2007).

Figura 3.3 A. Integración de señales de movimiento. Los detectores en V1 responden a movimientos locales (pequeños círculos en los bordes). En V5/MT se integrarán las señales locales para obtener promedios a través de distintas direcciones. Finalmente el movimiento bidimensional (expansión en este caso) se obtiene en MST integrando señales relativas opuestas. **B.** Resultados adaptados de Malla y López-Moliner (2010) donde se muestran umbrales de desplazamiento para la detección de movimiento en tres sujetos. En los umbrales dependen de la frecuencia temporal (FT, hasta 1Hz) en el caso lateral, mientras que en el radial son independientes de la FT. **C.** Ilustración del *flash-lag*. El flash se percibe detrás del objeto en movimiento, aunque físicamente están alineados



Interacciones espacio-movimiento

Las relaciones entre movimiento, espacio y tiempo han recibido mucha atención en la última década. Una de las funciones del movimiento es la de

actualizar la posición de los objetos en el mundo y son numerosos los estudios que han puesto de manifiesto las interacciones entre movimiento y posición (véase Whitney 2002). De Valois y De Valois (1991) mostraron que la posición de una envolvente estática de un enrejado se percibe desplazada en la dirección del movimiento del carrier. Asimismo cuando, después de un periodo de adaptación, el movimiento se para, sorprendentemente la posición se percibe desplazada en signo contrario. Esto indica que los desplazamientos de la posición de los objetos se ven afectados por señales de movimiento. Otra ilusión que se ha utilizado frecuentemente es la denominada *flash-lag* (Nijhawan, 1994). Cuando un flash se presenta físicamente alineado con un estímulo en movimiento, aquel se percibe detrás del objeto en movimiento (figura 3.3 C). Aunque la causa de la ilusión aún es objeto de muchos debates, pone de manifiesto claramente la influencia del movimiento en la percepción de atributos espaciales. El efecto del movimiento en el desplazamiento del flash depende también del tiempo de integración del movimiento. Es decir, a mayor tiempo de movimiento le corresponde mayor desplazamiento.

En resumen, estos estudios muestran que movimiento y posición no se pueden concebir de forma aislada. Otros aspectos espaciales, como la forma, también muestran interacciones con el movimiento como muestran los estudios de *motion streaks* y como el movimiento ayuda la percepción más nítida de aspectos espaciales o de forma. Aunque repetidamente los debates se centran en si el conjunto de estos efectos tiene que ver con distorsiones espaciales o temporales, queda claro que tanto espacio como tiempo no son separables con claridad para el movimiento.

Lecturas recomendadas

- Baars, B. y Gage, N. M. (eds.) (2010). *Cognition, Brain and Consciousness: An Introduction to Cognitive Neuroscience* (2.^a ed.). Londres: Elsevier/Academic Press.
- Gazzaniga, M. S., Ivry, R. B. y Mangun, G. R. (2009). *Cognitive Neuroscience* (3.^a ed.). Nueva York: Norton and Company.
- Shevell, S., Hood, D., Martin, P., Morrone, C. y Levi, D. (2011). Vision Research: 50th Anniversary Issue: Part 1 and 2. *Vision Research*, 51, 601-800; 1377-1622.

Referencias bibliográficas

- Baars, B. y Gage, N. M. (eds.) (2010). *Cognition, Brain and Consciousness: An Introduction to Cognitive Neuroscience* (2.^a ed.). Londres: Elsevier/Academic Press.
- Banks, M. S., Gepshtein, S. y Landy, M. S. (2004). Why is spatial stereoresolution so low? *Journal of Neuroscience*, 24, 2077-2089.
- Barlow, H., Blakemore, C. y Pettigrew, J. (1967). The neural mechanisms of binocular depth discrimination. *J. Physiol. London*, 193: 327-342.
- Bouvier, S. E. y Engel, S. A. (2006). Behavioral deficits and cortical damage loci in cerebral achromatopsia. *Cerebral Cortex*, 16, 183-191.
- Burr, D. C. y Morrone, M. C. (2011). Spatiotopic coding and remapping in humans. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 366 (1564): 504-515.
- Cumming, B. G. y Parker, A. J. (1997). Responses of primary visual cortical neurons to binocular disparity without the perception of depth. *Nature*, 389: 280-283.
- DeAngelis, G. C., Cumming, B. G. y Newsome, W. T. (1998). Cortical area MT and the perception of stereoscopic depth. *Nature*, 394: 677-680.
- Farah, M. (2004). *Visual Agnosia* (2.^a ed.). Cambridge: MIT Press.
- Felleman, D. J. y Van Essen, D. C. (1991). Distributed hierarchical processing in primate cerebral cortex, *Cerebral Cortex*, 1, 1-47.
- Ffytche, D. H. y Zeki, S. (2011). The primary visual cortex, and feedback to it, are not necessary for conscious vision. *Brain*, 134, 247-257.
- Gazzaniga, M. S., Ivry, R. B. y Mangun, G. R. (2009). *Cognitive Neuroscience* (3.^a ed.). Nueva York: Norton and Company.
- Gonzalez, F. y Pérez, R. (1998). Neural mechanisms underlying stereoscopic vision. *Prog. Neurobiol.* 5: 191-224.
- Goodale, M. y Milner, A. D. (1992). Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, 15, 22-25.
- Graziano, M. S. A., Andersen, R. A. y Snowden, R. J. (1994). Tuning of MST neurons to spiral motions. *Journal of Neuroscience*, 14, 54-67.
- Howard, I. P. y Rogers, B. J. (1995). *Binocular vision and stereopsis*. Nueva York, NY: Oxford University Press.
- Hubel, D. H. (1995). *Eye, Brain and Vision*. Nueva York: Scientific American Books [ed. cast.: *Ojo, cerebro y visión*. Murcia: Editum. Ediciones de la Universidad de Murcia, 1999].
- Julesz, B. (1971) *Foundations of Cyclopean Perception*. Chicago: University of Chicago Press.
- Koenderink, J. J. (1986). Optic flow. *Vision Research*, 26, 161-168.
- Lamme, V. A. F. (2006). Towards a true neural stance on consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, 10, 494-501.
- Longuet-Higgins, H. C. (1982). The role of the vertical dimension in stereoscopic vision. *Perception*, 11, 377-386.
- López-Moliner, J., Field, D. T. y Wann, J. P. (2007). Interceptive timing: Prior knowledge matters. *Journal of Vision*, 7 (13): 11, 1-8.
- Luna, D. y Tudela, P. (2006). *Percepción Visual*. Madrid: Trotta.
- Malla, C. de la, y López-Moliner, J. (2010). Detection of radial motion depends on spatial displacement. *Vision Research*, 50: 1035-1040.
- Marr, D. y Poggio, T. (1979). A computational theory of human stereovision. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 204: 301-328.
- Milner, A. D. y Goodale, M. A. (2006). *The visual brain in action* (2.^a ed.). Nueva York: Oxford

University Press.

- Morrone, M. C., Burr, D. C. y Vaina, L. M. (1995). Two stages of visual processing for radial and circular motion. *Nature*, 376: 507-509.
- Nijhawan, R. (1994). Motion extrapolation in catching. *Nature*, 370: 256-257.
- Nishida, S. (2011). Advancement of motion psychophysics: Review 2001-2010. *Journal of Vision*, 11 (5).
- Ohzawa, I., DeAngelis, G. y Freeman, R. (1990). Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: neurons ideally suited as disparity detectors. *Science*, 249: 1037-1041.
- Orban, G. A. (2008). Higher order visual processing in macaque extrastriate cortex. *Physiological Reviews*, 88, 59-89.
- Palmer, S. E. (1999). *Vision Science. Photons to Phenomenology*. Cambridge, MA: The MIT Press.
- Parker, A. J. (2007). Binocular depth perception and cerebral cortex. *Nature*, 8: 379-391.
- Poggio, G. F. y Poggio, T. (1984) The analysis of stereopsis. *Ann. Rev. Neurosci.* 7: 379-412.
- Rogers, B. J. y Bradshaw, M. F. (1993). Vertical disparities, differential perspective and binocular stereopsis. *Nature*, 361, 253-255.
- Rolls, E. T. (1992). Neurophysiological mechanisms underlying face processing within and beyond the temporal cortical visual areas. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. *Series B. Biological Sciences*, 335, 11-20.
- Sagiv, N. y Bentin, S. (2001). Structural encoding of human and schematic faces: Holistic and part-based processes. *Journal of cognitive neuroscience*, 13, 937-951.
- Saalmann, Y. B. y Kastner, S. (2011). Cognitive and perceptual functions of the visual thalamus. *Neuron*, 71, 209-223.
- Serrano-Pedraza, I., Hogg, L. y Read, J. C. A. (2010). Spatial non-homogeneity of the antagonistic surround in motion perception. *Journal of Vision*, 11 (2): 3, 1-9.
- Serrano-Pedraza, I. y Read, J. C. A. (2009). Stereo vision requires an explicit encoding of vertical disparity. *Journal of Vision*, 9 (4): 3, 1-13.
- Shapley, R. y Hawken, M. J. (2011). Color in the cortex: single- and double-opponent cells. *Vision Research*, 51, 701-717.
- Sierra-Vázquez, V. (1992). Procesamiento visual inicial: Aspectos biológicos, psicofísicos y computacionales del análisis espacial de imágenes por el sistema visual humano. En J. L. Fdez. Trespalacios y P. Tudela, *Atención y Percepción*. Madrid: Alhambra Universidad.
- Suchow, J. W. y Alvarez, G. A. (2011). Motion silences awareness of visual change. *Current Biology*, 21 (2), 140-143.
- Tadin, D., Lappin, J. S., Gilroy, L. A. y Blake, R. (2003). Perceptual consequences of centre-surround antagonism in visual motion processing. *Nature*, 424, 312-315.
- Tsao, D. Y., Moeller, S. y Freiwald, W. A. (2008) Comparing face patch systems in macaques and humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 19514-19519.
- Tudela, P. (1980). *Psicología Experimental*. Madrid: UNED.
- Tyler, C. W. (1974). Depth perception in disparity gratings. *Nature*, 251: 140-142.
- Ungerleider, L. G. y Bell, A. H. (2011). Uncovering the visual «alphabet»: Advances in our understanding of object perception. *Vision Research*, 51, 782-789.
- Ungerleider, L. G. y Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. En D. G. Ingle (ed.) *Analysis of visual behavior*. Cambridge, MA: MIT press.
- Whitney, D. (2002). The influence of visual motion on perceived position. *Trends in Cognitive Science*, 6: 211-216.
- Xu, Y., Liu, J. y Kanwisher, N. (2005). The M170 is selective for faces, not for expertise. *Neuropsychologia*, 43, 588-597.

Yasuda, M., Banno, T. y Komatsu, H. (2010). Color selectivity of neurons in the posterior inferior temporal cortex of the macaque monkey. *Cerebral Cortex*, 20, 1630-1646.

Zeki, S. M. (1978). Functional specialization in the visual cortex of the rhesus monkey. *Nature*, 274, 423-428.

Zeki, S. (1993). *A vision of the Brain*. Oxford, England: Blackwell.

[1](#) Un análisis en profundidad de la evolución en el estudio de la percepción a lo largo de la historia se puede encontrar en el capítulo 1 de Luna y Tudela (2006).

[2](#) Véase Hubel, 1995 o Luna y Tudela, 2006, para una revisión de la arquitectura V1.

[3](#) Para una exposición detallada de estos aspectos, véase Luna y Tudela (2006) y Tudela (1980)

[4](#) Un desarrollo de las fases del procesamiento visual y reconocimiento del objeto se puede consultar en Tudela (1980) capítulos 8 y 9, y de los modelos de reconocimiento de objetos desarrollados en el ámbito de la Psicología experimental se puede ver en Luna y Tudela (2006) capítulo 8.

4. Integración multisensorial⁵

Salvador Soto Faraco, Jordi Navarra, Scott C. Sinnett, Agnès Alsius y Elena Azañón

1. Los beneficios de integrar información entre modalidades sensoriales

El sistema nervioso de la mayor parte de las especies animales está dotado de varias modalidades sensoriales que captan y transmiten al cerebro diferentes aspectos del entorno, incluyendo energía mecánica, ondas electromagnéticas o compuestos químicos. Lejos de ser puramente ornamental, esta capacidad de procesar información a través de múltiples canales nos permite representar el mundo de una forma más rápida, completa y precisa (p. ej., Stein y Meredith, 1993). Combinar información sensorial tan diversa plantea, sin embargo, una serie de desafíos que el cerebro debe afrontar. Por ejemplo, dada la enorme cantidad de información que llega desde los distintos órganos sensoriales, determinar las correspondencias correctas entre estímulos sensoriales que provienen de un mismo evento externo y segregar la información sobre eventos de origen distinto no es trivial. El sistema perceptivo debe enfrentarse, además, al problema de la enorme diversidad de formatos de representación y de la falta de sincronización entre los distintos sistemas sensoriales. Uno de los grandes retos que se plantean actualmente desde la psicología experimental y la Neurociencia cognitiva consiste en averiguar cómo nuestro cerebro resuelve estos problemas de integración y segregación multisensorial. En este apartado hemos resumido las aportaciones más relevantes en el campo del procesamiento multisensorial en varios dominios del estudio de la percepción (espacio, tiempo, habla) y de la atención.

2. Contribuciones multisensoriales a la representación del espacio

Contrariamente a las típicas tareas de laboratorio, en la vida cotidiana cuando localizamos un objeto o evento en el espacio solemos emplear más de una modalidad sensorial. Así por ejemplo, localizar un mosquito que nos molesta suele implicar información visual y auditiva y, cuando se encuentra cerca, táctil y propioceptiva (es decir, información sobre la postura de las partes del cuerpo). Sin embargo, cada una de estas modalidades sensoriales utiliza un sistema de coordenadas específico, determinado por su organización anatómica. El sistema visual, por ejemplo, representa el espacio de forma retinotópica, el táctil lo hace de forma somatotópica y el auditivo a través de un eje de coordenadas centrado en la cabeza. Representar la localización de un estímulo a través de estos distintos marcos de referencia y llevar a cabo transformaciones de uno a otro eficientemente no es una tarea sencilla. Por si fuera poco, cuando la finalidad de la localización es la de ejecutar un movimiento (aplantar el mosquito, siguiendo con el ejemplo anterior), es necesario representar el objetivo de la acción en un sistema de coordenadas válido para el sistema motor. Estudios electrofisiológicos con primates sugieren que un mismo punto en el espacio se representa en paralelo a través de múltiples marcos de referencia (p. ej., retinotópico, centrado en el eje central del cuerpo, el brazo o la cabeza), y que cada uno de estos marcos tiene mayor o menor grado de control sobre la percepción en función de la tarea a realizar (p. ej., Avillac, Deneve, Olivier, Pouget y Duhamel, 2005). En particular, la corteza parietal posterior (CPP) parece estar estrechamente implicada en este tipo de transformaciones. Se ha postulado, incluso, que esta estructura podría ejercer de estadio intermedio entre los procesos de codificación espacial, sensorial y motora.

Existen numerosos ejemplos del uso de un sistema de referencia espacial de carácter abstracto y común entre modalidades sensoriales (más allá de los mapas topográficos que cada modalidad utiliza para organizar el espacio). Por ejemplo, estudios sobre *atención intermodal* demuestran que atender a un estímulo en una determinada modalidad sensorial facilita la percepción de estímulos en otras modalidades presentados en el mismo lugar del espacio

(véase el apartado 2.5 para una discusión más amplia). Sin embargo, la relación entre mapas espaciales de los distintos sentidos no es fija. Por ejemplo, ¿cómo es posible determinar la coincidencia espacial entre un estímulo visual y uno táctil en la mano, si esta puede estar situada en una infinidad de posiciones distintas con respecto a los ojos? Una propuesta es que la integración entre estímulos táctiles y visuales ocurre a través de un marco de referencia organizado según un mapa abstracto (quizá de tipo visual) del espacio. De esta forma, un estímulo táctil en la mano facilitará el procesamiento de estímulos visuales cerca de esa mano, una vez que haya sido determinada la postura del cuerpo (Eimer, Cockburn, Smedley y Driver, 2001). Es decir, un estímulo táctil en la mano derecha cruzada al lado izquierdo del cuerpo, facilitará la percepción de una luz presentada en el lado izquierdo del espacio (véase Azañón y Soto-Faraco, 2008).

Es interesante subrayar que la transformación de información entre distintos marcos de referencia es necesaria tanto para la coordinación entre el tacto y otras modalidades sensoriales, como para el procesamiento espacial del tacto por sí solo (recodificación táctil). En particular, llegar a una representación táctil basada en el espacio externo que pueda ser fácilmente utilizada por los sistemas atencional y motor requiere integrar información somatosensorial y propioceptiva (Azañón, Longo, Soto-Faraco y Haggard, 2010; Azañón y Soto-Faraco, 2008; Overvliet, Azañón y Soto-Faraco, 2011). Según resultados usando resonancia magnética funcional (fMRI, por las siglas en inglés) así como estimulación magnética transcranial (EMT) en humanos, parece que tal como pasa en otros animales, en los humanos el CPP jugaría un papel importante en este tipo de transformaciones. Los resultados hasta el momento apoyan la idea de que el sistema de recodificación espacial se basa en una red distribuida que incluye áreas somatosensoriales (SI y SII), zonas del CPP y, posiblemente, áreas más ventrales de la corteza promotora. Estas áreas se orquestrarían a través de proyecciones hacia adelante (*feed-forward*) y de retroalimentación (*feed-back*) durante los primeros 200 o 300 ms del procesamiento de un evento táctil para la codificación del estímulo en un marco de referencia externo (Azañón y Soto-Faraco, 2008; Azañón *et al.*, 2010; Bolognini y Maravita, 2007; Lloyd, Shore, Spence y Calvert, 2003).

Figura 4.1 La ilusión de la mano de plástico. En la ilusión de la mano de plástico, el participante observa la estimulación de una mano falsa y siente como su propia mano, oculta bajo una plataforma, recibe la misma estimulación de forma simultánea y constante. Tras un breve periodo de estimulación sincrónica, algunos observadores llegan a percibir que la sensación táctil en su piel se origina en la mano de plástico, produciendo como resultado un sentimiento de pertenencia hacia la mano falsa así como un cambio en la percepción de la localización de la propia mano en dirección al lugar que ocupa la mano de plástico (Botvinick y Cohen, 1998)



El uso combinado de diferentes modalidades sensoriales se observa también en la localización de eventos distales (auditivos, visuales...), que no incluyen tacto ni propiocepción. La predisposición a combinar información multisensorial durante la localización de eventos en el espacio es tan fuerte que, si se introduce una disparidad espacial entre los estímulos en distintas modalidades, se producen curiosas ilusiones perceptivas. En el cine, por ejemplo, raramente somos conscientes de que los sonidos se proyectan desde altavoces situados a metros de la pantalla, y no a través de esta. Este efecto,

denominado *ventriloquia espacial*, demuestra la tendencia que tenemos a percibir un sonido como si procediera de un lugar cercano al estímulo visual cuando los dos ocurren en sincronía (p. ej., Bertelson, 1998). Aunque el caso audiovisual es el más conocido, existen fenómenos análogos en otras modalidades, como entre el tacto y la audición (Caclin, Soto-Faraco, Kingstone, y Spence, 2002), la audición y la propiocepción o la visión, el tacto y la propiocepción. Así por ejemplo, en la ilusión de la mano de goma (*Rubber Hand Illusion*), un observador ve cómo una mano ajena (p. ej., un modelo de goma) es estimulada a la vez que nota que su propia mano, oculta a la vista, está siendo estimulada en sincronía (véase figura 4.1). Tras unos pocos minutos, el observador llega a percibir el origen del tacto (captura visual del tacto) e incluso la posición de su propia mano (*propioceptive drift*, en inglés) sesgados en dirección al lugar que ocupa la mano de plástico (Botvinick y Cohen, 1998). Este tipo de ilusiones, que implican distorsiones del propio cuerpo, pueden llegar a ser bastante impactantes, como en el caso de la sensación de crecimiento de la nariz en la «ilusión de Pinocho» (Lackner, 1988), o la ilusión de desplazamiento de todo el cuerpo en las llamadas experiencias extracorporales (*Out of the Body illusion*; Ehrsson, 2007).

Por último, al considerar la representación multisensorial del espacio deberíamos distinguir entre el *espacio peripersonal*, o más cercano al cuerpo, y el extrapersonal, o aquel que se encuentra fuera del alcance de las manos. La representación del espacio peripersonal depende en mayor medida de procesos multisensoriales y suele implicar un mayor número de modalidades sensoriales (incluyendo gusto, tacto y olfato) que la representación del espacio distal (extrapersonal). A nivel fisiológico, existen neuronas visotáctiles que podrían sustentar el concepto de espacio peripersonal, ya que codifican zonas del espacio con respecto al cuerpo en vez de por su posición absoluta en el espacio. De hecho, algunas de estas neuronas, situadas principalmente en la corteza premotora, responden a estímulos visuales cerca del brazo incluso cuando este se mueve con los cambios de postura (Graziano, Yap y Gross, 1994). Se considera que el espacio peripersonal abarca el alcance de los brazos, aunque esta distancia puede ampliarse en determinadas situaciones, pudiendo incluso englobar el espacio alrededor de

una herramienta sostenida en la mano (Maravita y Iriki, 2004). Es por ese motivo que al caminar con tacones incluimos los centímetros extra en la representación de nuestra altura —evitando así golpearnos la cabeza al pasar por debajo de un obstáculo—, o somos capaces de calcular la trayectoria de impacto de la pelota con la raqueta de tenis como si se tratase de una prolongación del brazo.

3. Contribuciones multisensoriales a la percepción del habla

El habla, en su forma más natural (p. ej., comunicación interpersonal cara a cara), constituye un ejemplo paradigmático de objeto perceptivo multisensorial. El receptor no solo tiene acceso a la información auditiva transmitida por el emisor, sino también a la información visual de sus gestos articulatorios. Aunque resulta obvio que la señal acústica por sí sola es suficiente para entender el mensaje (por ello podemos hablar por teléfono o escuchar la radio sin ninguna dificultad), el oyente usa la información visual para interpretar la señal del habla de una forma más efectiva y mejorar así la comprensión. Esta sinergia entre los sentidos es especialmente relevante cuando la señal auditiva se encuentra degradada; sirva como ejemplo la tendencia que tenemos a fijarnos en los labios de nuestro interlocutor cuando intentamos mantener una conversación en un ambiente ruidoso⁶.

En una de las demostraciones pioneras de esta sinergia audiovisual, Sumbly y Pollack (1954) mostraron que cuando la inteligibilidad de la señal auditiva se degrada con ruido la visión de la cara del hablante mejora drásticamente la comprensión del mensaje hasta un nivel equivalente a un aumento de unos 15-20 dB en la relación señal/ruido (véase también Ross, Saint-Amour, Leavitt, Javitt y Foxe, 2007; véase figura 4.2). Los beneficios derivados de acceder a la información facial del interlocutor durante la percepción del habla son, así pues, de gran importancia para oyentes con discapacidad auditiva (p. ej., Bernstein, Demorest y Tucker, 1998). Sin embargo, la información visual del habla no solo se usa cuando la señal acústica está degradada, sino también cuando esta es completamente nítida.

Por ejemplo, Reisberg, McLean y Goldfield (1987) mostraron que la comprensión de mensajes perfectamente audibles pero pronunciados por un locutor con un fuerte acento extranjero o de pasajes complejos a nivel semántico se ve facilitada cuando se dispone de la correspondiente información visual de los gestos articulatorios. Navarra y Soto-Faraco (2005) demostraron, además, que la discriminación auditiva de fonemas de una segunda lengua mejora cuando se dispone de la correspondiente información visual del interlocutor.

Estos beneficios perceptivos de la estimulación multisensorial pueden atribuirse a la naturaleza correlacionada y complementaria de los movimientos faciales y la acústica vocal. Durante la producción del lenguaje oral, la configuración espacial de las estructuras articulatorias de la cara (p. ej., labios, dientes, lengua, mejillas y mandíbula) cambia dinámicamente para producir el mensaje auditivo deseado. De esta forma, los movimientos articulatorios, así como el espectro acústico derivado de los mismos, resultan en un emparejamiento estructural entre las señales auditivas y los movimientos faciales. En esta línea, varios estudios han hallado correlaciones robustas entre los patrones espaciotemporales de las configuraciones del tracto vocal, la información facial y la señal acústica (p. ej., Yehia, Rubin y Vatikiotis-Bateson, 1998). Dada la elevada coherencia entre los componentes de producción del habla, los movimientos articulatorios del locutor proporcionan marcas temporales (p. ej., inicio y final de eventos), el patrón rítmico, el contorno general de intensidad y las propiedades espectrales del estímulo auditivo. No resulta sorprendente, entonces, que los oyentes sean sensibles a —y exploten—, estas redundancias temporales prefonológicas (o «amodales») para procesar el mensaje de una forma más eficaz (Grant y Seitz, 2000).

Figura 4.2 Habla audiovisual

a) Ejemplos de gestos articulatorios asociados con los sonidos del habla que corresponden al momento de ataque de la sílaba subrayada en cada caso. Nótese la diferencia visual entre las dos caras superiores (pronunciando /p/ y /d/; dos fonemas acústicamente próximos), y la similitud visual entre las dos caras inferiores (pronunciando los fonemas /k/ y /ŋ/, acústicamente muy distintos)

a) Correspondencias entre sonidos y gestos

poner



desilusión



fracaso

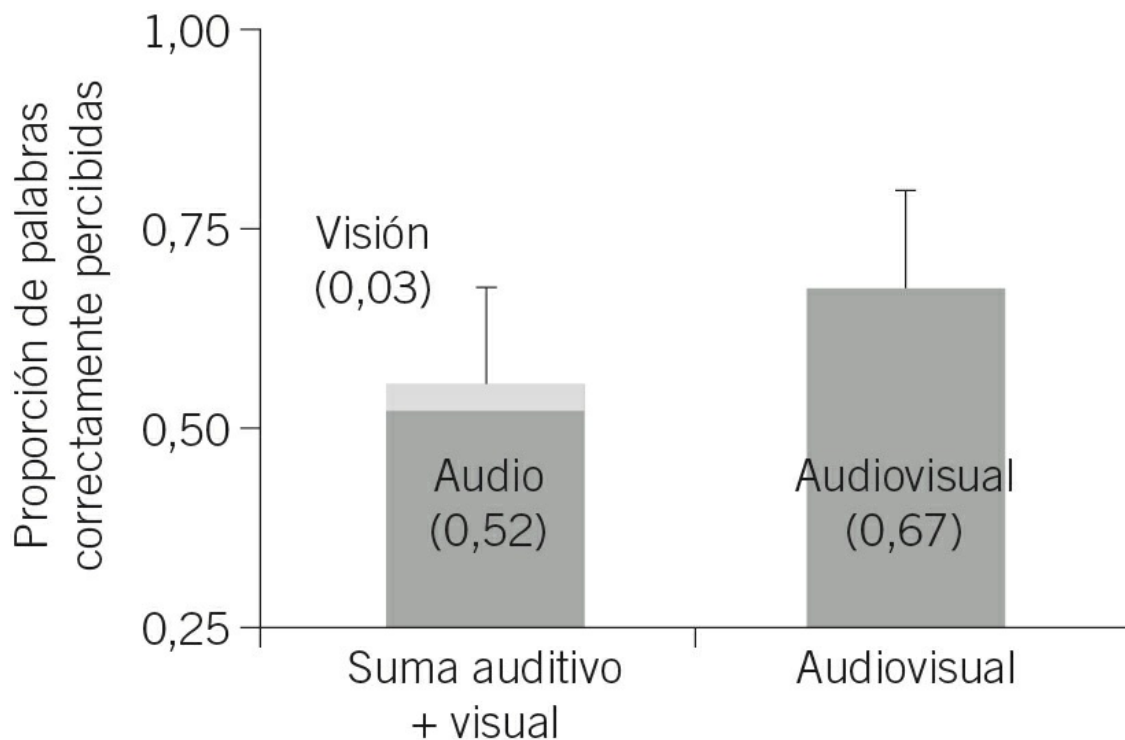


la



b) Resultados de un estudio piloto (n = 10) donde se muestra la ventaja audiovisual en percepción del habla. La tarea consistía en repetir frases cuyo sonido se enmascaró con ruido (-5dB relación señal-ruido). Se computó la proporción de palabras que los participantes lograron repetir en función del modo de presentación: auditivo, visual o audiovisual. La columna de la izquierda representa la suma de la proporción de palabras correctamente en condiciones visuales (blanco) y auditivas (gris). La columna de la derecha representa la proporción de palabras correctas en presentación audiovisual

b) Beneficio audiovisual en la percepción del habla con ruido



A nivel fisiológico, la integración audiovisual del habla implica una red de regiones que incluye áreas corticales de asociación como el surco temporal superior (STS; Calvert, Campbell y Brammer, 2000; Miller y D'Esposito, 2005), áreas subcorticales (tálamo, Komura, Tamura, Uwano, Nishijo y Ono, 2005; colículo superior, Meredith, Nemitz y Stein, 1987), áreas premotoras (Skipper, Van Wassenhove, Nusbaum y Small, 2007), e incluso áreas auditivas y visuales tradicionalmente consideradas unimodales (véase Driver y Noesselt, 2008; Foxe y Schroeder, 2005). Estudios recientes han propuesto que las interacciones audiovisuales en áreas sensoriales unimodales durante

la percepción audiovisual del habla serían el resultado del procesamiento de las redundancias intermodales anteriormente descritas. Según Schroeder, Lakatos, Kajikawa, Partan y Puce, (2008), el procesamiento visual modula el umbral de respuesta de áreas auditivas mediante la oscilación en fase de la excitabilidad de las neuronas en esta área. Así, las respuestas a sonidos que llegan a la corteza auditiva con la «cresta» de la oscilación se verían amplificadas, mientras que aquellas que llegan durante el «valle» se verían inhibidas (Lakatos, Chen, O'Donnell, Mills y Schroeder, 2007; Schroeder *et al.*, 2008; véase más abajo para una discusión de las oscilaciones como mecanismo de interacción). Es importante remarcar que este mecanismo de amplificación aprovecha la naturaleza secuencial de la información audiovisual del habla. Esto es, en la producción del habla los gestos articulatorios no solo correlacionan con, sino que habitualmente preceden en el tiempo a sus correspondientes señales auditivas (p. ej., Van Wassenhove, Grant y Poppel, 2005). Así, una función del sistema visual durante la percepción del habla consistiría en reiniciar la fase de oscilación de las neuronas del sistema auditivo para facilitar el procesamiento de los sonidos en un momento preciso. Los beneficios de la precedencia de la señal visual sobre la señal auditiva han sido, de hecho, descritos con anterioridad. Por ejemplo, estudios con potenciales evocados han mostrado una menor latencia del potencial evocado por un sonido del habla cuando este es precedido por su correspondiente información visual (p. ej., Van Wassenhove, Grant y Poppel, 2005). De forma similar, a nivel comportamental se han descrito recientemente evidencias sobre predicción entre estímulos audiovisuales del habla (Sánchez-García, Alsius, Enns y Soto-Faraco, 2011).

Una propiedad interesante del habla es que sus aspectos visual y auditivo son relativamente complementarios respecto a la información fonológica-articulatoria que proporcionan (véase figura 4.2). Mientras que la información auditiva transmite de una forma más robusta algunos rasgos como la sonoridad y el modo de articulación, la modalidad visual es especialmente informativa respecto a otros como el punto de articulación. Así, la señal visual proporciona pistas que permiten desambiguar algunos sonidos cuyas propiedades acústicas son parecidas (como /ba/ vs. /da/), pero que difieren claramente en las propiedades visuales. Uno de los fenómenos

paradigmáticos de la integración multisensorial en la percepción del habla, el llamado efecto McGurk (McGurk y MacDonald, 1976), presenta, posiblemente, sus raíces en esta complementariedad entre la información auditiva y visual.

El efecto McGurk surge como resultado de un conflicto multisensorial: cuando una sílaba auditiva (p. ej., /ba/) se presenta a la vez que la cara de un locutor articulando otra sílaba distinta (p. ej., [ga]), el observador a menudo percibe (es decir, oye) un fonema distinto al que se ha presentado originariamente en cada modalidad (p. ej., /da/). Esta ilusión demuestra, una vez más, que la información visual se combina con la auditiva durante la percepción incluso en condiciones acústicas óptimas. El efecto McGurk ha sido replicado en numerosas ocasiones y en una gran variedad de manipulaciones experimentales. Por ejemplo, la ilusión ocurre incluso cuando se introduce cierta asincronía temporal entre las dos modalidades, cuando las fuentes de información se encuentran espacialmente separadas, o cuando el género de la voz y la cara no coinciden. Esto ha llevado a algunos investigadores a afirmar que el habla audiovisual —y sus mecanismos subyacentes— constituiría un caso especial y diferenciado de otros eventos multisensoriales, que serían más sensibles a tales discrepancias espaciotemporales (Tuomainen, Andersen, Tiippana, y Sams, 2005). Sin embargo las diferencias halladas entre estímulos multisensoriales del habla y otros estímulos —simples (bips y flashes) o complejos (música)— podrían simplemente explicarse por una mayor familiaridad, interés y exposición a este tipo de estimulación lingüística, más que por diferencias en los mecanismos de integración audiovisual propiamente dichos. Ciertos efectos a nivel de integración audiovisual (p. ej., la recalibración temporal; ver apartado siguiente), parecen generalizarse, de hecho, desde la percepción del habla a la percepción de estímulos más simples como bips y flashes (Navarra *et al.*, 2005).

La robusta fenomenología del efecto McGurk ha sido utilizada, con cierta frecuencia, como argumento para afirmar que la integración audiovisual es un proceso automático (p. ej., no susceptible a las modulaciones cognitivas de alto nivel, como la atención voluntaria). Sin embargo, algunos estudios han mostrado que, de hecho, la integración audiovisual del habla es un proceso

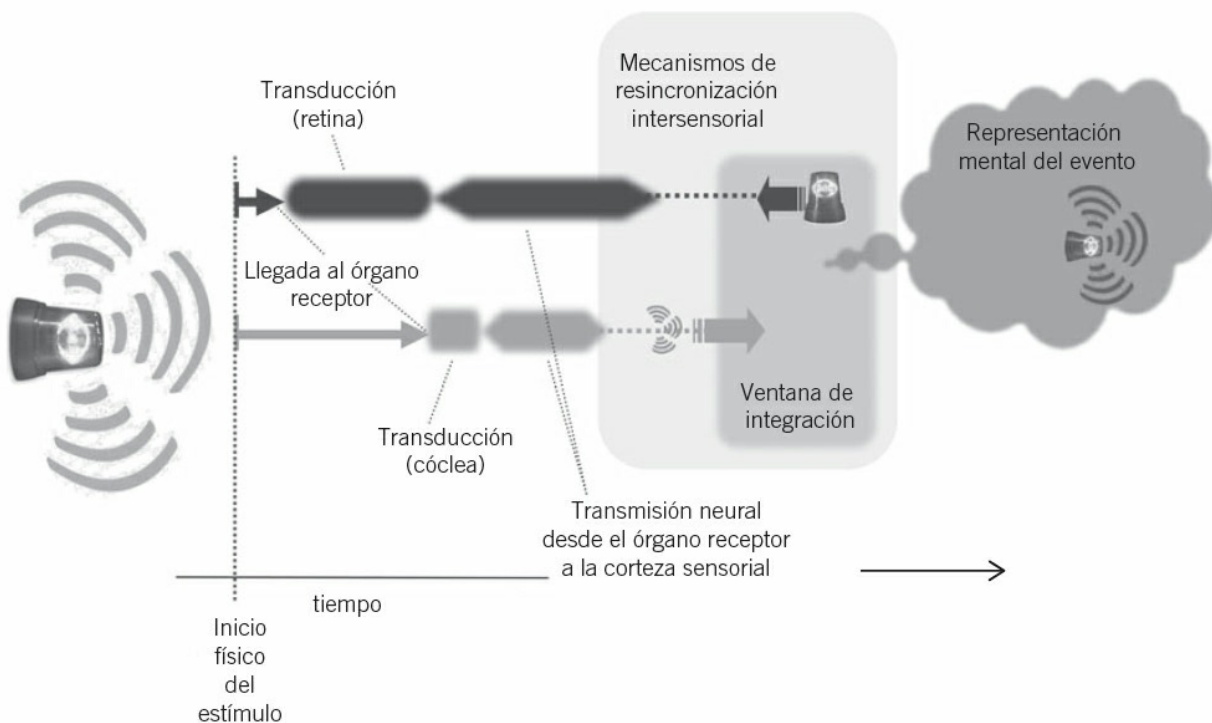
complejo cuya manifestación depende en parte de las demandas atencionales impuestas por la tarea. En esta línea, se ha observado que la magnitud del efecto McGurk varía en función de factores atencionales como la carga perceptiva (Alsius, Navarra, Campbell y Soto-Faraco, 2005; Alsius, Navarra y Soto-Faraco, 2007) y que algunos rasgos unisensoriales del estímulo (p. ej., contenido fonológico, orden temporal, correspondencia espacial) pueden ser percibidos con precisión a pesar de que se haya dado la integración audiovisual (p. ej., Eskelund, Tuomainen y Andersen, 2011; Soto-Faraco y Alsius, 2009). En apoyo de esta idea, estudios con neuroimagen han disociado distintas redes neurales con funciones especializadas durante la integración audiovisual del habla. Así, algunas áreas se encargarían de la integración del contenido audiovisual (surco temporal superior, surco intraparietal medial y giro frontal inferior), mientras que otras responderían preferentemente a la congruencia temporal de la información sensorial (colículo superior, ínsula anterior y surco intraparietal anterior; Miller y D'Esposito, 2005).

4. Contribuciones multisensoriales a la percepción temporal

Ya hemos visto varios ejemplos de que el sistema perceptivo integra información de distintas modalidades sensoriales para llegar a una representación unificada y más precisa de los eventos en el entorno (por ejemplo, del origen o del contenido de un mensaje hablado). La correspondencia entre atributos como la localización espacial o el contenido semántico tiene una gran relevancia para la integración. Sin embargo, la coincidencia temporal es, posiblemente, la pista más importante para determinar si la información que llega a las distintas modalidades sensoriales procede de un mismo evento externo o no (p. ej., Welch y Warren, 1986). Aunque determinar la correspondencia temporal entre eventos de distintas modalidades puede parecer trivial a primera vista, representa un gran reto en términos neurofisiológicos (véase figura 4.3). El procesamiento de un evento visual y de un sonido que ocurren de forma simultánea en origen está sujeto a

varias fuentes de desincronización, tanto físicas (la luz viaja mucho más rápido que el sonido por el aire), como fisiológicas (p. ej., la velocidad de transducción y de transmisión neural es distinta en los sistemas visual y auditivo). Estas diferencias entre modalidades pueden originar grandes desajustes temporales entre las distintas señales sensoriales que recibimos sobre un mismo evento (véase como ejemplo el retraso con el que llega, a las filas más alejadas del estadio, el sonido correspondiente al remate de un balón en un campo de fútbol).

Figura 4.3 Resincronización intersensorial. La asincronía temporal entre modalidades sensoriales se puede dar tanto por causas físicas (la luz se propaga mucho más rápido que el sonido en el aire), como fisiológicas (la señal auditiva se transduce y se transmite a la corteza sensorial más rápido que la señal visual). Estas asincronías, además, cambian con la distancia de observación, el color del estímulo visual, las características espectrales del sonido, la intensidad de cada modalidad, e incluso a causa del foco de atención. Gracias a los distintos mecanismos de resincronización entre modalidades sensoriales (véase texto) y a la existencia de una ventana temporal de integración multisensorial, nuestro sistema perceptivo es capaz de reconstruir la sincronía física original entre las distintas señales sensoriales que corresponden a un mismo evento externo



De hecho, incluso si nos aseguramos de que un estímulo visual y otro acústico alcancen sus respectivos receptores sensoriales (ojo y oído) de forma simultánea, la señal visual llega a la corteza cerebral entre 30 y 50 milisegundos más tarde que la auditiva, a causa de una transducción más compleja y una transmisión neural más lenta (King, 2005; Schroeder y Foxe, 2004). A unos 10-15 m de distancia entre estímulo y observador, este desfase entre los tiempos de transmisión neural queda cancelado por la asincronía audiovisual derivada de la distinta velocidad de la luz y el sonido en el aire (a esta distancia se la ha llamado el *horizonte de simultaneidad*; véase Kopinska

y Harris, 2004). Cuando un evento ocurre más allá de unos 10-15 metros del observador, la asincronía audiovisual empieza a resultar perceptible. Estudios recientes han demostrado que el cerebro parece, en este caso, poner en marcha mecanismos de resincronización intersensorial con el fin de mantener cierta coherencia perceptiva (véase Fujisaki, Shimojo, Kashino y Nishida, 2004). Los mecanismos que permiten reconstruir la organización temporal entre modalidades se han estudiado, mayoritariamente, mediante dos fenómenos; la ventriloquia temporal y la adaptación a la asincronía.

Del mismo modo que un sonido tiende a percibirse en una posición distinta a la original, siendo «atraído» hacia un estímulo visual a través del ya mencionado fenómeno de ventriloquia espacial (véase el apartado 2), el instante en el que percibimos un estímulo visual puede resultar también atraído hacia el momento de aparición de un sonido (Morein-Zamir, Soto-Faraco y Kingstone, 2003). Este fenómeno se conoce como *ventriloquia temporal* y podría jugar un papel importante en la resincronización entre modalidades sensoriales. Resulta interesante que, contrariamente a la ventriloquia espacial, la modalidad dominante es, en este caso, la audición, quizá debido a su mayor precisión temporal. Aunque existe controversia sobre si a nivel electrofisiológico la latencia en procesamiento de la señal visual y/o acústica se retrasa o adelanta alguna durante la ventriloquia temporal, se tiene constancia de que las latencias y/o amplitud con que ciertas áreas del cerebro responden a determinados estímulos pueden verse moduladas por factores como la atención (véase McDonald, Teder-Sälejärvi, Di Russo y Hillyard, 2005) o la predicción de una modalidad hacia la otra (Van Wassenhove *et al.*, 2005).

Otro fenómeno mediante el cual se estudia la resincronización entre sentidos es la *adaptación a la asincronía* (o *recalibración temporal*). Una exposición continuada a estímulos de dos modalidades desfasados en el tiempo parece inducir la resincronización entre sentidos, produciendo un postefecto de adaptación en el procesamiento de los estímulos subsiguientes (Fujisaki *et al.*, 2004; Heron, Whitaker, McGraw y Horoshenkov, 2007). Este proceso permite recuperar, en cierta medida y de forma subjetiva, la simultaneidad original entre señales sensoriales desincronizadas. Por ejemplo, presentar durante la fase de adaptación pares de luz y sonido donde

el sonido está retrasado respecto a una luz, modifica el llamado «punto de simultaneidad subjetiva» entre visión y audición de tal manera que el observador acaba percibiendo un evento multisensorial unificado en el tiempo. Además, si, tras la fase de adaptación, se presenta nuevamente el sonido y la luz esta vez en completa sincronía física, el sonido se percibe con un cierto retraso con respecto a la luz. Asimismo se ha observado que, tras una adaptación como la mencionada, las respuestas ante sonidos aislados son más lentas que en la fase previa a la adaptación (mientras que la adaptación a la asincronía contraria produce respuestas del sonido más rápidas; Navarra, Hartcher-O'Brien, Piazza y Spence, 2009). Navarra y colaboradores (2009) han sugerido que es el procesamiento de la señal auditiva lo que se modularía durante la adaptación a la asincronía. Ello se podría deber al hecho de que la información visual acerca del instante en el que ocurren los eventos es, por lo general (y a causa de la altísima velocidad de transmisión de la luz), más exacta que la información auditiva. En contraste con esta idea, sin embargo, Roach, Heron, Whitaker y McGraw (2011) sitúan los posibles mecanismos de recalibración temporal en una fase tardía de la percepción, descartándose la posibilidad de un ajuste en la velocidad de procesamiento a nivel unisensorial.

Además de los procesos «activos» de adaptación temporal entre modalidades mencionados hasta ahora, el sistema perceptivo parece determinar también la sincronía entre modalidades sensoriales a través de la llamada *ventana temporal de integración multisensorial* (véase Navarra *et al.*, 2005). Los estímulos que aparecen dentro del intervalo temporal definido por esta *ventana* son tratados por el cerebro como susceptibles de proceder de un mismo evento (siempre y cuando haya una correspondencia en otros factores, como la localización espacial, la congruencia semántica, etc.). De esta forma, la señal visual del habla puede aparecer hasta 250 milisegundos antes que la señal auditiva sin que la integración entre las dos resulte afectada ostensiblemente (véase Soto-Faraco y Alsius, 2009). Es importante subrayar que esta ventana de integración no es simétrica; cuando la información auditiva precede a la información visual, la tolerancia a la asincronía es menor (entre 50 y 80 ms). Esta asimetría entre las asincronías en uno y otro sentido se observa incluso en recién nacidos (Lewkowicz, 1996), sugiriendo

quizá la existencia de una cierta especialización cerebral hacia la percepción de asincronías más comunes en la naturaleza (es decir, las generadas por la distancia física). La existencia de esta ventana temporal de integración se ha documentado en estímulos complejos (p. ej., el habla) y estímulos más simples (p. ej., bips y flashes), y tanto en humanos como en animales (véase, Meredith *et al.*, 1987).

Finalmente, un aspecto relevante en lo que a los factores temporales de la percepción multisensorial se refiere es el papel de la experiencia, ya que esta sustenta la formación de mecanismos de predicción perceptiva. Por ejemplo, la información visual puede, en muchas ocasiones, restringir las posibles interpretaciones y así preparar el sistema para la información acústica subsiguiente (Sánchez-García *et al.*, 2011). Estos procesos pueden modular la latencia de los componentes electrofisiológicos auditivos (Van Wassenhove *et al.*, 2005) y la relación temporal entre la señal visual y auditiva (Navarra, Alsius, Velasco, Soto-Faraco y Spence, 2010).

5. La atención a través de modalidades sensoriales

Mientras leemos este párrafo, un ruido inesperado (por ejemplo, alguien llamando a la puerta) capturaré nuestra atención de manera automática, desviándola del flujo de lectura. De modo similar, al ver este símbolo ← podríamos decidir mover el foco de atención momentáneamente en dirección a la flecha, para examinar qué hay en ese lugar. Estos dos ejemplos ilustran dos de los modos (reflejo y voluntario, respectivamente) en los que la atención selecciona qué lugares del espacio inspeccionar en busca de información relevante. La orientación de la atención en el espacio ha sido intensamente investigada durante las últimas décadas, empleándose, por ejemplo, tareas inspiradas en el conocido paradigma de Posner (p. ej., Posner, Snyder y Davidson, 1980). Además de la atención visual, que ha sido objeto de un mayor interés, se han descrito fenómenos atencionales similares en otras modalidades sensoriales como la audición (p. ej., Spence y Driver, 1994) o el tacto (p. ej., Driver y Grossenbacher, 1996). Sin embargo, en la

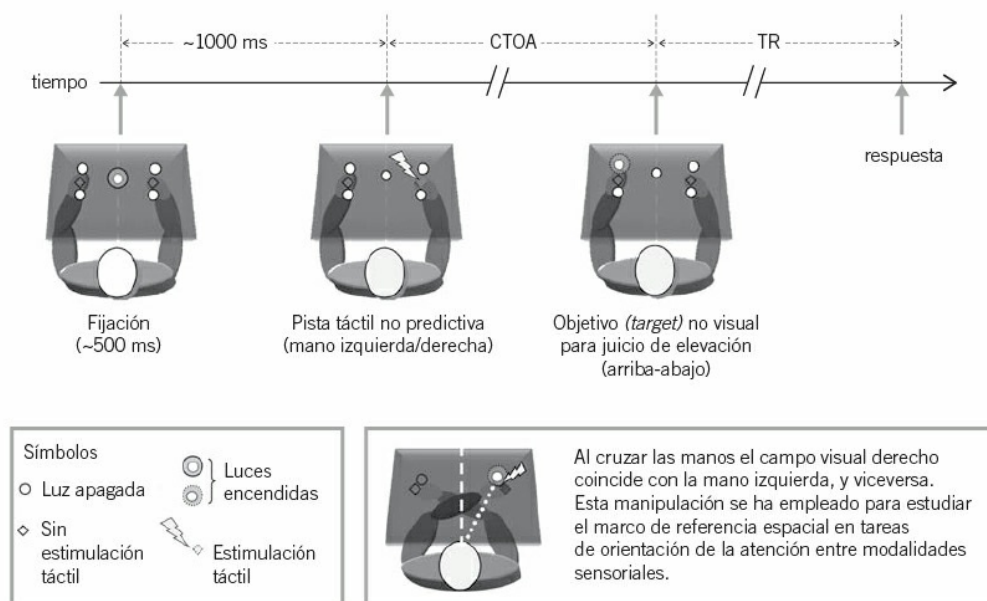
vida cotidiana, los procesos de orientación, selección y competición propios de la atención se expresan en un contexto multisensorial. Por este motivo, la coordinación de la atención a través de los diversos sentidos se ha tratado ampliamente, también, en el terreno de los procesos multisensoriales (p. ej., Spence y Driver, 2004).

Una de las preguntas que han guiado la investigación más reciente en el campo de la atención multisensorial es la de si los mecanismos de orientación de la atención son independientes para cada modalidad sensorial o si, por el contrario, la atención es supramodal (es decir, un solo mecanismo de orientación guía a todos los sistemas sensoriales al unísono). En favor de la idea de independencia, algunos estudios muestran que es más fácil dividir la atención entre dos tareas si cada tarea se realiza en una modalidad sensorial distinta, que si las dos tareas se realizan en la misma modalidad sensorial (p. ej., Duncan, Martens y Ward, 1997). Sin embargo, otros estudios muestran de manera bastante convincente que los mecanismos atencionales para cada modalidad sensorial no son totalmente independientes. Por ejemplo, cuando orientamos la atención visual de manera voluntaria hacia una localización espacial no solo mejora la detección de estímulos visuales (como es lógico), sino también la de eventos auditivos en esa localización (p. ej., Spence y Driver, 1996). Asimismo, Driver y Spence (1994) mostraron que es más difícil dividir la atención sostenida entre visión y audición cuando la información de cada modalidad proviene de un lugar distinto en el espacio que cuando se presentan desde una misma localización espacial². Estudios electrofisiológicos han confirmado estos resultados, demostrando que el potencial eléctrico evocado por un sonido irrelevante se amplifica si este sonido aparece en el lugar donde estamos atendiendo visualmente (p. ej., Eimer y Schröger, 1998). Esta modulación, que se refleja en latencias relativamente tempranas, se ha replicado en otras combinaciones de modalidades sensoriales, aunque no en todas, ya que por ejemplo la atención visual no parece afectar los potenciales evocados somatosensoriales si el tacto es completamente irrelevante para la tarea (p. ej., Eimer y Driver, 2001).

En apoyo de que la atención voluntaria hacia una modalidad puede modular el procesamiento sensorial temprano en otras modalidades, estudios con RMf han encontrado modulaciones en la respuesta hemodinámica

(BOLD, por las siglas en inglés de *Blood Oxynation-Level Dependent*) de áreas sensoriales de una modalidad (p. ej., visual) en función del lugar atendido en otra modalidad sensorial (p. ej., tacto; Macaluso, Frith y Driver, 2000). De acuerdo con estos estudios, los efectos intersensoriales de la atención espacial voluntaria observados en áreas unisensoriales se basarían en mecanismos de retroalimentación, desde áreas asociativas. Estas sinergias entre modalidades sensoriales apoyan la existencia de estrechos lazos entre sistemas sensoriales durante la orientación de la atención en el espacio. Es importante mencionar, sin embargo, que la ausencia de efectos en algunas combinaciones intersensoriales concretas, negaría, a su vez, la idea de un sistema de atención completamente supramodal.

Figura 4.4 Atención intersensorial. Representación esquemática de un experimento de orientación de la atención intersensorial. En este caso, la tarea consiste en responder arriba o abajo en función de la elevación del estímulo objetivo (*target*) visual (representados por círculos en la figura) independientemente del lado en el que se presenta. Previamente a la aparición del *target* visual se presenta una pista táctil espacialmente no predictiva (representada por el símbolo del rayo en la figura), que puede ser congruente o incongruente con la lateralización del *target*. El resultado característico de este tipo de experimento es el de facilitación de la respuesta visual cuando la pista y el *target* se presentan en el mismo lado con un intervalo corto (> 300 ms) y el de inhibición en el tiempo de reacción si el intervalo entre ambos eventos es mayor (> 300 ms)



En el terreno de la orientación refleja o exógena de la atención también se han encontrado sinergias intersensoriales. En el típico estudio, basado en la tarea de Posner (Posner *et al.*, 1980), se presenta una pista espacialmente no predictiva en una modalidad sensorial (p. ej., audición) seguida de un estímulo *target* (objetivo) en una modalidad distinta (p. ej., visión), bien en el lugar indicado por la pista, bien en la localización opuesta (véase figura 4.4).

Con esta metodología, a intervalos cortos entre pista y *target* (sobre 200 ms) se observan las clásicas ventajas en tiempo de reacción y precisión en la detección o discriminación del *target* si se presenta en el lugar indicado (p. ej., Spence y Driver, 1994). Algunos estudios han mostrado, además, efectos de inhibición de retorno entre modalidades, otro indicador del sistema de orientación refleja (Spence, Lloyd, McGlone, Nicholls y Driver, 2000). Sin embargo, como en el caso de la orientación voluntaria, algunos emparejamientos concretos entre determinadas modalidades no son tan efectivos como otros. Por ejemplo, las pistas visuales no parecen orientar la atención exógena auditiva a no ser que la localización del sonido sea relevante para la tarea (véase un resumen en Spence, McDonald y Driver, 2004). Otra cuestión relevante en el estudio de la orientación de la atención exógena entre modalidades se refiere a la coordinación de los diferentes marcos de referencia espacial empleados por modalidades sensoriales distintas (p. ej., Azañón y Soto-Faraco, 2008; este tema se ha tratado ya en el apartado 2 sobre la representación espacial). La interpretación de la facilitación intersensorial por orientación exógena es, sin embargo, algo controvertida. En particular, algunos autores han puntualizado que es difícil distinguir la facilitación perceptiva en una modalidad por orientación refleja de la atención en otra modalidad, de la mejora perceptiva resultante de la simple integración entre eventos multisensoriales descrita en estudios anteriores, que ocurriría al margen del foco de atención (p. ej., McDonald, Teder-Sälejärvi y Ward, 2001).

Precisamente otra controversia reciente en este campo concierne al papel de la atención en la integración multisensorial. Algunos autores han propuesto que la integración multisensorial es automática y mayoritariamente independiente del foco de atención (p. ej., de Gelder y Bertelson, 2003). Driver (1996), por ejemplo, mostró que la selección espacial auditiva operaba sobre una representación perceptiva que ya había sido espacialmente organizada a través de interacciones multisensoriales, concluyendo por lo tanto que la integración debía anteceder a la atención. Resultados posteriores, sin embargo, han puesto en duda la generalidad de esta conclusión al mostrar que los efectos derivados de la integración multisensorial se reducen considerablemente si los estímulos multisensoriales no son atendidos (p. ej.,

mediante la introducción de una segunda tarea; Alsius *et al.*, 2005; Fairhall y Macaluso, 2009). Contribuciones recientes sugieren que la interacción entre atención e integración multisensorial es, de hecho, un fenómeno complejo determinado por varios factores como la saliencia relativa de ambas modalidades, la carga perceptiva, el criterio de selección y el tipo tarea requeridas (p. ej., Talsma, Senkowski, Soto-Faraco y Woldorff, 2010).

6. Los mecanismos de integración multisensorial

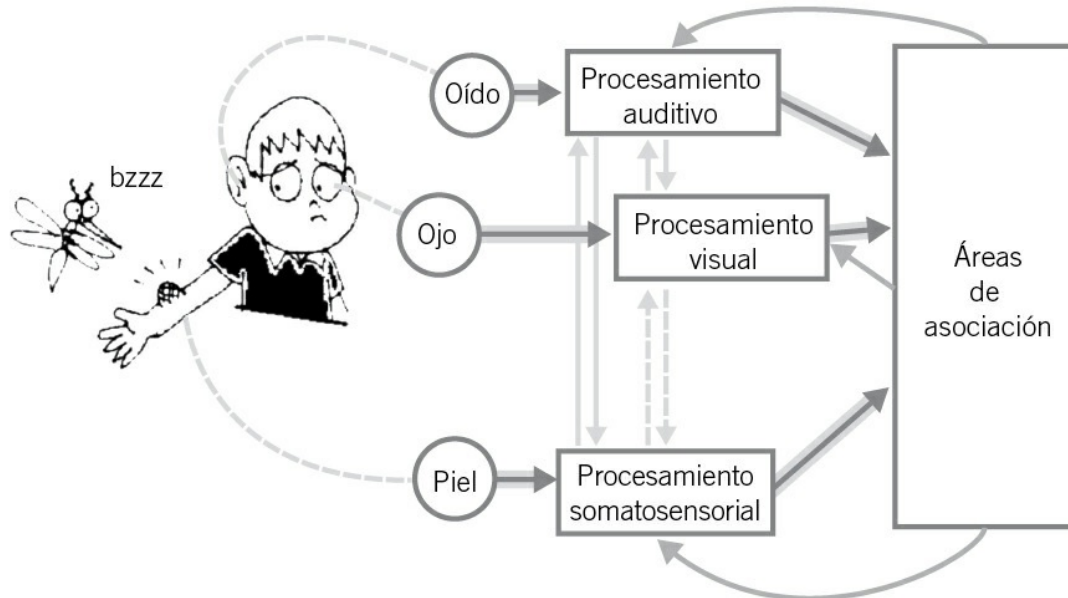
Hasta este punto se ha considerado sobre todo la expresión fenomenológica de la integración multisensorial, tanto al nivel comportamental (facilitación, interferencia, ilusiones perceptivas; véase Bertelson, 1998, para una revisión) como fisiológico (amplificación de la respuesta neuronal, efectos en la latencia de respuesta; Stein y Meredith, 1993). Sin embargo, cabe preguntarse por los mecanismos que subyacen en tales fenómenos de integración. Para finalizar este apartado del capítulo, se presentan brevemente cuatro de las perspectivas más importantes sobre los posibles mecanismos de la integración multisensorial: la superaditividad, la arquitectura *feed-forward*, la oscilación como modo de interacción y la teoría de la integración óptima.

Uno de los hallazgos más influyentes en el campo de la integración multisensorial es el de las *neuronas multisensoriales en el colículo superior* (CS; Stein y Meredith, 1993), una estructura subcortical implicada en respuestas de orientación. En los estudios originales en gatos se descubrió que la tasa de disparo de estas neuronas ante la presencia de estimulación multisensorial supera ampliamente la suma de las respuestas que se obtienen cuando cada estímulo se presenta por separado. Este patrón, llamado *superaditivo*, ha llevado a muchos autores a pensar que estas neuronas implementan un mecanismo de amplificación que potencia la detección de los estímulos multisensoriales presentes en el entorno. Esta amplificación afectaría especialmente a aquellos pares de eventos que coinciden en el espacio (dada la superposición entre los campos receptivos de distintas modalidades sensoriales que exhiben estas neuronas) y en el tiempo. Otra de las características del patrón de respuesta de las neuronas multisensoriales del

CS es la eficiencia inversa, es decir, que el grado de amplificación de respuesta a un estímulo multisensorial es inversamente proporcional a la eficacia de los componentes unisensoriales por separado. Desde el hallazgo inicial de estas neuronas, la lógica de la *superaditividad* se ha extrapolado a diversos paradigmas, estructuras cerebrales y especies animales, incluyendo el ser humano (p. ej., Bolognini, Frassinetti, Serino y Ladavas, 2005; Calvert *et al.*, 2000). Por ejemplo, en un estudio usando RMf con humanos, se vio que la respuesta de hemodinámica en el surco temporal superior (STS) durante la presentación de la voz y la imagen congruente de una persona hablando era mayor que la suma de respuestas a la voz y la imagen presentadas por separado (Calvert *et al.*, 2000).

Sin embargo, la generalidad de los fenómenos superaditivos como mecanismo básico de integración multisensorial se ha puesto en duda recientemente. Al nivel neuronal, por ejemplo, la superaditividad parece ser un fenómeno relativamente infrecuente, limitado a un pequeño número de neuronas multisensoriales, y que puede ser explicado por la distribución estadística de las respuestas neurales a nivel poblacional (Holmes, 2007). Asimismo, el uso de la superaditividad como criterio de integración en neuroimagen (RMf en humanos) ha resultado ser demasiado estricto, y varios autores han propuesto el uso de criterios alternativos que consideran otros posibles patrones cuando se miden respuestas BOLD (p. ej., Beauchamp, 2005).

Figura 4.5 Arquitectura de la integración multisensorial. Ilustración esquemática de algunas de las arquitecturas funcionales que subyacen a los fenómenos de integración multisensorial. Las flechas negras representan la idea clásica de convergencia jerárquica, donde un estadio de procesamiento unisensorial precede a la integración de información multisensorial en áreas de asociación. Las flechas gris oscuro representan la idea de retroalimentación, mediante la cual áreas en principio unisensoriales son moduladas por retroalimentación de áreas asociativas hacia áreas sensoriales, de forma que información de una modalidad sensorial puede afectar a estadios funcionalmente tempranos de otras modalidades (véase texto). Las flechas gris claro representan la idea de interconexiones directas entre áreas sensoriales, que pueden explicar interacciones multisensoriales en latencias muy cortas de procesamiento (véase texto)



A un nivel más macroscópico, otra cuestión relevante en esta área de investigación corresponde al *tipo de arquitectura funcional* que subyace a la integración multisensorial (véase figura 4.5). Según la visión tradicional, la combinación de información proveniente de modalidades sensoriales distintas tendría lugar únicamente en áreas cerebrales de asociación, y se daría una vez

completado el procesamiento sensorial inicial en áreas primarias (unisensoriales). Sin embargo, los resultados de un número cada vez mayor de estudios cuestionan esta concepción. Por un lado, estudios electrofisiológicos en animales (p. ej., Lakatos *et al.*, 2007) y de neuroimagen en humanos han mostrado interacciones multisensoriales en áreas cerebrales supuestamente unisensoriales (incluso sensoriales primarias; véase Calvert *et al.*, 1997; Macaluso *et al.*, 2000). Por ejemplo, Calvert *et al.*, (1997) mostraron la existencia de respuestas BOLD en la corteza auditiva (según los autores, el área auditiva primaria) ante una cara articulando habla en silencio. Por otro lado, Macaluso y cols. demostraron modulación de las respuestas de la corteza visual en función de la lateralización de estímulos táctiles en las manos. Estos hallazgos pueden explicarse mediante la existencia de retroalimentación desde áreas cerebrales asociativas, donde converge información multisensorial (p. ej., STS, o CPP), hacia áreas sensoriales. Sin embargo, no todos los resultados apuntan a ese tipo de arquitectura recurrente. Estudios electrofisiológicos (ERP en humanos, por ejemplo) muestran que algunas respuestas de integración multisensorial suceden en latencias extremadamente cortas, del orden de 40 ms (Giard y Peronnet 1999; Molholm *et al.*, 2002). En principio, latencias tan cortas son inconsistentes con una modulación por recurrencia desde áreas corticales asociativas, ya que por ejemplo las primeras respuestas sensoriales en la corteza visual humana se dan sobre los 45-60 ms. Para poder explicar estas interacciones multisensoriales tan tempranas algunos autores han propuesto que la integración de información de distintas modalidades sensoriales se produciría mediante convergencia durante el procesamiento sensorial hacia adelante (*feed-forward*), en niveles de la jerarquía cerebral más tempranos de lo que se pensaba en un principio. Estas interacciones podrían ser implementadas en diversas formas, por ejemplo con proyecciones desde el tálamo (Schroeder y Foxe, 2005) o mediante conexiones directas entre áreas sensoriales de la corteza (Falchier, Clavagnier, Barone y Kennedy, 2002). Por el momento, se puede concluir que existe consenso sobre la idea de que la arquitectura de tipo recurrente juega un papel importante en la interacción multisensorial y, aunque está claro que existen mecanismos de convergencia temprana hacia adelante, su relevancia funcional en los procesos de integración está aún por

determinar (p. ej., Driver y Noesselt, 2008, para una revisión).

Por otro lado, los fenómenos de sincronización neuronal han sido estudiados recientemente en relación con su papel en la percepción y la atención. Algunos autores han señalado que muchos de estos fenómenos pueden ser importantes para explicar las interacciones multisensoriales a nivel fisiológico (Lakatos *et al.*, 2007; Schroeder *et al.*, 2008). En un estudio reciente, Lakatos *et al.* (2007) demostraron que la preparación para la respuesta en las neuronas de la corteza auditiva del mono podía ser modulada a partir de estimulación táctil. En particular, de acuerdo con los autores, un estímulo táctil reiniciaría la fase en la que las neuronas oscilan de forma natural en la corteza auditiva. El efecto de la estimulación táctil en estas neuronas no consistiría en incrementar su tasa de disparo, sino en alinear la fase de disparo de las distintas neuronas de la población, con lo que todas las neuronas pasarían por varios ciclos de forma sincronizada. Si un estímulo acústico (es decir, el estímulo óptimo para esas neuronas) aparece justo en la fase del ciclo de máxima excitabilidad neuronal (cresta del ciclo oscilatorio), entonces la respuesta a ese sonido se amplifica. Hallazgos como este han llevado a plantear la hipótesis de que los mecanismos de interacción intersensorial pueden ser de tipo modulador, y no necesariamente implicar suma de actividad post-sináptica (potenciales de acción; Schroeder *et al.*, 2008).

Al nivel del comportamiento humano, una de las ideas de mayor aceptación en la literatura sobre integración multisensorial es que las modalidades más precisas en la percepción de un determinado atributo sensorial tienden a dominar en el resultado de la integración entre modalidades. Tradicionalmente, esta idea se ha referido como *hipótesis de la precisión de modalidad* (p. ej., Welch y Warren, 1986). Así, en la ventriloquia, el origen de un sonido suele percibirse cerca de la luz y no al contrario, porque la visión es más precisa que la audición en la percepción espacial. Recientemente, esta idea ha sido formalizada en el modelo de la integración óptima (*Optimal Integration Model*; Ernst y Bulthoff, 2004). Este modelo tiene como objetivo describir cómo estimamos una determinada propiedad perceptiva (p. ej., el tamaño) a partir de varias fuentes de información sensorial (p. ej., visual y táctil). El modelo propone que el

sistema perceptivo humano combina la información de manera estadísticamente óptima, según un proceso bayesiano. La idea es que la estimación de un atributo multisensorial viene determinada por una suma ponderada de las estimaciones individuales de cada modalidad, de forma que las modalidades más precisas «pesan más» en la suma final. En concreto, el peso de cada modalidad es proporcional a su precisión. Si se cumplen ciertos presupuestos, este modelo asegura que la precisión de la estimación multisensorial será mayor que la más precisa de las estimaciones unisensoriales. El modelo de integración óptima se ha implementado con éxito en varios contextos para predecir con bastante exactitud datos empíricos sobre algunos fenómenos multisensoriales. Por ejemplo, Alais y Burr (2004) lograron predecir en qué condiciones se invertía la dominancia sensorial en la ilusión de ventriloquia. Una posible limitación del modelo es que, para que se produzca una integración de tipo óptimo, los errores de las estimaciones en distintas modalidades sensoriales deben ser independientes estadísticamente y no es seguro que este presupuesto se cumpla siempre.

7. Conclusiones

Hemos empezado este capítulo hablando de la importancia de los procesos de integración multisensorial en la percepción humana y de los problemas que plantea al cerebro. En los diferentes apartados hemos ido desgranando algunas de las contribuciones experimentales al estudio de los procesos multisensoriales en dominios tan dispares como la representación espacial, la organización temporal, la percepción del habla o la atención. También se han plasmado brevemente algunas de las ideas actuales sobre qué mecanismos subyacen en la integración multisensorial a distintos niveles de análisis, desde la fisiología hasta el comportamiento. Cabe señalar también que esta breve revisión deja de lado algunos temas importantes como, por ejemplo, el desarrollo de las funciones multisensoriales a lo largo de la vida, la plasticidad intersensorial en personas sanas y en personas con privación sensorial, la expresión de la integración multisensorial en los síndromes clínicos y neuropsicológicos, así como las posibilidades de transferencia a

entornos aplicados como la realidad virtual, las telecomunicaciones, o la conducción de vehículos. A pesar de estas omisiones, obligadas por el espacio limitado del capítulo, esperamos que este repaso de los avances recientes en el estudio de la integración multisensorial refleje con claridad algunos de los problemas que aún quedan por resolver, las grandes posibilidades de este campo de investigación para entender la percepción humana, así como, en cierta medida, la importancia de las contribuciones científicas realizadas tanto desde el punto de vista de la Psicología experimental como desde la Neurociencia.

Referencias bibliográficas

- Alais, D. y Burr, D. (2004). The ventriloquist effect results from nearoptimal bimodal integration. *Current Biology*, 14, 257-262.
- Alsius, A., Navarra, J., Campbell, R. y Soto-Faraco, S. (2005). Audiovisual integration of speech falters under high attention demands. *Current Biology*, 15 (9), 839- 843.
- , — y Soto-Faraco, S. (2007). Attention to touch reduces audiovisual speech integration. *Experimental Brain Research*, 183, 399-404.
- Avillac, M., Deneve, S., Olivier, E., Pouget, A. y Duhamel, J. R. (2005). Reference frames for representing visual and tactile locations in parietal cortex. *Nature Neuroscience*, 8, 941-949.
- Azañón, E. y Soto-Faraco, S. (2008). Changing reference frames during the encoding of tactile events. *Current Biology*, 18, 1044–1049.
- , Longo, M. R., Soto-Faraco, S. y Haggard, P. (2010). The posterior parietal cortex remaps touch into external space. *Current Biology*, 20, 1304-1309.
- Beauchamp, M. S. (2005). Statistical criteria in RMf studies of multisensory integration. *Neuroinformatics*, 3 (2), 93-113.
- Bernstein, L. E., Demorest, M. E. y Tucker, P. E. (1998). What makes a good speechreader? First you have to find one. En R. Campbell, B. Dodd, y D. Burnham (eds.), *Hearing by eye II: Advances in the psychology of speechreading and auditory-visual speech* (pp. 211-228). East Sussex, Reino Unido: Psychology Press.
- Bertelson, P. (1998). Starting from the ventriloquist: The perception of multimodal events. En M. Sabourin, F. Craik y M. Robert (eds.), *Advances in psychological science II: Biological and cognitive aspects* (pp. 419-439). Hove, UK: Psychology Press.
- Bolognini, N. y Maravita, A. (2007). Proprioceptive alignment of visual and somatosensory maps in the posterior parietal cortex. *Current Biology*, 17, 1890-1895.
- , Frassinetti, F., Serino, A. y Ladavas, E. (2005). «Acoustical vision» of below threshold stimuli: interaction among spatially converging audiovisual inputs. *Experimental Brain Research*, 160, 273-282.
- Botvinick, M. y Cohen, J. (1998). Rubber hands «feel» touch that eyes see. *Nature*, 391, 756.
- Caclin, A., Soto-Faraco, S., Kingstone, A. y Spence, C. (2002). Tactile «capture» of audition. *Perception & Psychophysics*, 64, 616-630.

- Calvert, G. A., Campbell, R. y Brammer, M. J. (2000). Evidence from functional magnetic resonance imaging of crossmodal binding in the human heteromodal cortex. *Current Biology*, 10, 649-657.
- , Bullmore, E. T., Brammer, M. J., Campbell, R., Williams, S. C. R., McGuire, P. K. *et al.*, (1997). Activation of auditory cortex during silent lipreading. *Science*, 276 (5312), 593-596.
- Driver, J. (1996). Enhancement of selective listening by illusory mislocation of speech sounds due to lip-reading. *Nature*, 381, 66-68.
- y Grossenbacher, P. G. (1996). Multimodal spatial constraints on tactile selective attention. En T. Inui y J. L. McClelland (eds.), *Attention and performance XVI: Information integration in perception and communication* (pp. 209-235). Cambridge, MA: MIT Press.
- y Noesselt, T. (2008). Multisensory interplay reveals crossmodal influences on «sensory-specific» brain regions, neural responses, and judgments. *Neuron*, 57 (1), 11-23.
- Driver, J. S. y Spence, C. J. (1994). Spatial synergies between auditory and visual attention. En C. Umiltà y M. Moscovitch (eds.), *Attention and performance XV: Conscious and nonconscious information processing* (pp. 311-331). Cambridge, MA: MIT Press.
- Duncan, J., Martens, S. y Ward, R. (1997). Restricted attentional capacity within but not between sensory modalities. *Nature*, 387, 808-810.
- Ehrsson, H. H. (2007). The experimental induction of out-of-body experiences. *Science*, 317, 1048.
- Eimer, M. y Driver, J. (2001). Crossmodal links in endogenous and exogenous spatial attention: Evidence from event-related brain potential studies. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, 25, 497-511.
- , Cockburn, D., Smedley, B. y Driver, J. (2001). Cross-modal links in endogenous spatial attention are mediated by common external locations: Evidence from event-related brain potentials. *Experimental Brain Research*, 139, 398-411.
- y Schröger, E. (1998). ERP effects of intermodal attention and cross-modal links in spatial attention. *Psychophysiology*, 35, 313-327.
- Ernst, M. O. y Bühlhoff, H. H. (2004). Merging the senses into a robust percept. *Trends in cognitive sciences*, 8 (4), 162-169.
- Eskelund, K., Tuomainen, J. y Andersen, T. S. (2011). Multistage audiovisual integration of speech: Dissociating identification and detection. *Experimental Brain Research*, 208, 447-457.
- Fairhall, S. L. y Macaluso, E. (2009). Spatial attention can modulate audiovisual integration at multiple cortical and subcortical sites. *European Journal of Neuroscience*, 6, 1247-1257.
- Falchier, A., Clavagnier, S., Barone, P. y Kennedy H. (2002). Anatomical evidence of multimodal integration in primate striate cortex. *Journal of Neuroscience*, 22, 5749-5759.
- Foxe, J. J. y Schroeder, C. E. (2005). The case for feedforward multisensory convergence during early cortical processing. *Neuroreport*, 16 (5), 419-423.
- Fujisaki, W., Shimojo, S., Kashino, M. y Nishida, S. (2004). Recalibration of audiovisual simultaneity. *Nature Neuroscience*, 7, 773-778.
- Gelder, B. de, y Bertelson, P. (2003). Multisensory integration, perception and ecological validity. *Trends in Cognitive Science*, 7 (10), 460-467.
- Giard, M. y Peronet, F. (1999). Auditory-visual integration during multimodal object recognition in humans: a behavioral and electrophysiological study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11, 473-490.
- Grant, K. W. y Seitz, P. F. (2000). The use of visible speech cues for improving auditory detection of spoken sentences. *Journal of the Acoustical Society America*, 108, 1197-1208.
- Graziano, M. S., Yap, G. S. y Gross, C. G. (1994). Coding of visual space by premotor neurons. *Science*, 266, 1054-1057.
- Heron, J., Whitaker, D., McGraw, P. V. y Horoshenkov, K. V. (2007). Adaptation minimizes distance-related audiovisual delays. *Journal of Vision*, 7, 1-8.

- Holmes, N. P. (2007). The law of inverse effectiveness in neurons and behaviour: Multisensory integration versus normal variability. *Neuropsychologia*, 45, 3340-3345.
- King, A. J. (2005). Multisensory integration: Strategies for synchronization. *Current Biology*, 15, R339-R341.
- Komura, Y., Tamura, R., Uwano, T., Nishijo, H. y Ono, T. (2005). Auditory thalamus integrates visual inputs into behavioral gains. *Nature Neuroscience*, 8 (9), 1203-1209.
- Kopinska, A. y Harris, L. R. (2004). Simultaneity constancy. *Perception*, 33: 1049-1060.
- Lackner, J. R. (1988). Some proprioceptive influences on the perceptual representation of body shape and orientation. *Brain*, 111, 281-297.
- Lakatos, P., Chen, C. M., O'Donnell, M. N., Mills, A. y Schroeder, C. E. (2007). Neuronal oscillations and multisensory interaction in primary auditory cortex. *Neuron*, 53, 279-292.
- Lewkowicz, D. J. (1996). Perception of auditory-visual temporal synchrony in human infants. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 22, 1094-1106.
- Lloyd, D. M., Shore, D. I., Spence, C. y Calvert, G. A. (2003). Multisensory representation of limb position in human premotor cortex. *Nature Neuroscience*, 6, 17-18.
- Macaluso, E., Frith, C. y Driver, J. (2000). Modulation of human visual cortex by crossmodal spatial attention. *Science*, 289, 1206-1208.
- Maravita, A. e Iriki, A. (2004). Tools for the body (schema). *Trends in Cognitive Science*, 8, 79-86.
- McDonald, J. J., Teder-Sälejärvi, W. A. y Ward, L. M. (2001). Multisensory integration and cross-modal attention effects in the human brain. *Science*, 292, 1791.
- McDonald, J. J., Teder-Sälejärvi, W. A., Di Russo, F. y Hillyard, S. A. (2005). Neural basis of auditory-induced shifts in visual time-order perception. *Nature Neuroscience*, 8, 1197-1202.
- McGurk, H. y MacDonald, J. (1976). Hearing lips and seeing voices. *Nature*, 265, 746-748.
- Miller, L. M. y D'Esposito, M. (2005). Perceptual fusion and stimulus coincidence in the cross-modal integration of speech. *Journal of Neuroscience*, 25, 5884-5893.
- Molholm, S., Ritter, W., Murray, M. M., Javitt, D. C., Schroeder, C. E. y Foxe, J. J. (2002). Multisensory auditory-visual interactions during early sensory processing in humans: a high-density electrical mapping study. *Cognitive Brain Research*, 4, 115-128.
- Morein-Zamir, S., Soto-Faraco, S. y Kingstone A. (2003). Auditory capture of vision: Examining temporal ventriloquism. *Cognitive Brain Research*, 17, 154-163.
- Munhall, K. G. y Vatikiotis-Bateson, E. (2004). Spatial and temporal constraints on audiovisual speech perception. En G. A. Calvert, C. Spence y B. E. Stein (eds.), *The handbook of multisensory processing* (pp. 177-188). Cambridge, MA: MIT Press.
- Navarra, J., Alsius, A., Velasco, I., Soto-Faraco, S. y Spence, C. (2010). Perception of audiovisual speech synchrony for native and non-native language. *Brain Research*, 1323, 84-93.
- Navarra, J., Hartcher-O'Brien, J., Piazza, E. y Spence, C. (2009). Adaptation to audiovisual asynchrony modulates the speeded detection of sound, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106 (23), 9169-9173.
- y Soto-Faraco, S. (2005). Hearing lips in a second language: Visual articulatory information enables the perception of L2 sounds. *Psychological Research*, 71, 4-12.
- , Vatakis, A., Zampini, M., Soto-Faraco, S., Humphreys, W. y Spence, C. (2005). Exposure to asynchronous audiovisual speech extends the temporal window for audiovisual integration. *Cognitive Brain Research*, 25, 499-507.
- Overvliet, K. E., Azañón, E. y Soto-Faraco, S. (2011). Somatosensory saccades reveal the timing of tactile spatial remapping. *Neuropsychologia*, 49, 3046-3052.
- Posner, M. I., Snyder, C. R. R. y Davidson, B. J. (1980). Attention and the detection of signals. *Journal of experimental psychology: General*, 109, 160-174.
- Reisberg, D., McLean, J. y Goldfield, A. (1987). Easy to hear but hard to understand: a lip-reading

- advantage with intact auditory stimuli. En B. Dodd y R. Campbell (eds.), *Hearing by eye: the psychology of lip-reading* (pp. 97-114). Hillsdale, Nueva Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Roach, N. W., Heron, J., Whitaker, D. y McGraw, P. V. (2011). Asynchrony adaptation reveals neural population code for audio-visual timing. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 278, 1314-1322.
- Sánchez-García, C., Alsius, A., Enns, J. T. y Soto-Faraco, S. (2011). Cross-modal prediction in speech perception. *PLoS One*, 6, e25198.
- Schroeder, C. E. y Foxe, J. (2005). Multisensory contributions to low-level, «unisensory» processing. *Current Opinion in Neurobiology*, 15, 454-458.
- , Lakatos, P., Kajikawa, Y., Partan, S. y Puce, A. (2008). Neuronal oscillations and visual amplification of speech. *Trends in Cognitive Science*, 12, 106-113.
- Skipper, J. I., Van Wassenhove, V., Nusbaum, H. C. y Small, S. L. (2007). Hearing lips and seeing voices: how cortical areas supporting speech production mediate audiovisual speech perception. *Cerebral Cortex*, 17 (10), 2387-2399.
- Soto-Faraco, S. y Alsius, A. (2009). Deconstructing the McGurk-MacDonald illusion. *Journal of Experimental Psychology: Human perception and Performance*, 35, 580-587.
- Spence, C. y Driver, J. (1994). Covert spatial orienting in audition: Exogenous and endogenous mechanism. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 20, 355-374.
- y — (1996). Audiovisual links in endogenous cover spatial attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 22, 1005-1030.
- y — (2004). *Crossmodal space and crossmodal attention*. Oxford: Oxford University Press.
- , Lloyd, D., McGlone, F., Nicholls, M. E. R. y Driver, J. (2000). Inhibition of return is supramodal: A demonstration between all possible pairings of vision, touch and audition. *Experimental Brain Research*, 134, 42-48.
- , McDonald, J. y Driver, J. (2004). Exogenous spatial-cuing studies of human crossmodal attention and multisensory integration. En C. Spence y J. Driver (eds.), *Crossmodal space and crossmodal attention* (pp. 277-320). Oxford: Oxford University Press.
- Stein, B. E. y Meredith, M. A. (1993). *The merging of the senses*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Sumby, W. y Pollack, I. (1954). Visual contribution to speech intelligibility in noise. *Journal of Acoustical Society of America*, 26, 212-215.
- Talsma, D., Senkowski, Soto-Faraco, S. y Woldorff, M. G. (2010). The multifaceted interplay between attention and multisensory integration. *Trends in Cognitive Sciences*, 14, 400-410.
- Tuomainen, J., Andersen, T., Tiippana, K. y Sams, M. (2005). Audio-visual speech perception is special. *Cognition*, 96 (1), B13-B22.
- Van Wassenhove, V., Grant, K. W. y Poeppel, D. (2005). Visual speech speeds up the neural processing of auditory speech. *Proceedings of National Academy of Sciences USA*, 102, 1181-1186.
- Welch R. B. y Warren D. H. (1986). Intersensory interactions. En K. R. Boff, L. Kaufman y J. P. Thomas (eds.), *Handbook of perception and human performance. Vol. 1, Sensory processes and perception* (pp. 25.1-25.36). Nueva York: Wiley.
- Yehia, H., Rubin, P. y Vatikiotis-Bateson, E. (1998). Quantitative association of vocal-tract and facial behaviour. *Speech Communication*, 26, 23-43.

a Universitats i Recerca del DIUE-Generalitat de Catalunya (SRG2009-092), y el *European Research Council* (StG-2010 263145). Damos las gracias a Carlos Albiac por la ilustración de la ilusión de la mano de goma en la figura 4.1.

6 Además de la audición y la vista, el tacto puede ser también un canal eficaz para procesar información del habla, especialmente en el caso de poblaciones con pérdidas audiovisuales. Evidencias sobre la eficacia del sentido del tacto para la comunicación proviene especialmente de sujetos sordo-ciegos, y que, por medio de métodos táctiles, han sido capaces de desarrollar habilidades lingüísticas excepcionales (Reed, Durlach y Braidá, 1982). Una de estas técnicas, el método Tadoma, está basado en la recepción vibro-táctil de los movimientos articulatorios y acciones que ocurren durante la producción del habla. En este método, la mano del sordo-ciego se posiciona sobre la cara del hablante, de forma que puede detectar la vibración de la laringe, el movimiento de los labios y mandíbula, las resonancias nasales y los cambios en el flujo del aire, usando los dedos de una mano (Reed *et al.*, 1985).

7 Aunque aquí se ha tratado solamente el caso de la orientación atencional en el espacio, resultados comportamentales y de neuroimagen indican que fenómenos intersensoriales similares operan durante la orientación de la atención en el tiempo.

5. Atención

Juan Lupiáñez, Ángel Correa, Ana Chica, Ana Vivas,
Alicia Callejas, Daniel Sanabria y Juan Botella

1. Introducción histórica y conceptual

Algunas introducciones a la atención comienzan recordando la frase de William James, cuando en sus *Principios de Psicología* decía que «todos sabemos lo que es la atención» (1890-1990). Podemos sospechar que aquella afirmación sirvió entonces y ha servido después como coartada para no tener que afrontar la espinosa cuestión de la definición de este concepto. Que hoy todavía se empiece así puede resultar descorazonador para los psicólogos, pues puede dar a entender que no hemos avanzado mucho. Más aun sabiendo que unos años después Titchener (1908) apelaba a una metáfora judicial y decía que, según la importancia que los psicólogos diesen a la atención, así serían ellos considerados ante el tribunal general de la Psicología.

El término «atención» se ha utilizado históricamente como referencia para estudiar aspectos muy variados de la cognición, pero ha sobrevivido a pesar de que esos aspectos han sido muy cambiantes a lo largo de la historia de la Psicología. No parece que haya importado mucho que esos aspectos hayan sufrido grandes cambios ni que se haya eludido la definición del concepto. Johnson y Dark (1986) llegan incluso a retomar, cien años después, la vieja pregunta de James relativa a si la atención debería ser considerada como causa o como efecto. Se utiliza el término «atención» para hacer referencia a múltiples aspectos de la cognición y lo cierto es que, lamentablemente, estos no tienen una característica común que, de forma exclusiva y exhaustiva, caracterice lo que estudiamos bajo esta etiqueta académica. Esto era tan obvio para James que ya en el famoso capítulo XI de sus *Principios de Psicología* incluyó un apartado titulado «Variedades de la Atención».

Parasuraman y Davies (1984) no solo pusieron a su libro ese mismo título

en homenaje a James, sino también para reflejar cómo de actual era en los años ochenta la impresión de que se estaba estudiando una colección de fenómenos relativamente heterogéneos. En su libro de 1970, Neville Moray describía un panorama similar y concluía que el estudio de la atención era un complejo campo que englobaría al menos las siguientes subáreas: Concentración mental, Vigilancia, Atención Selectiva, Búsqueda, Activación, Disposición mental o *Set* y Análisis por Síntesis. La lista propuesta por Tudela (1981) contenía Orientación, Alerta, Selectividad, Capacidad y Conciencia. Probablemente cada estudioso de la atención podría elaborar una lista parecida, pero difícilmente idéntica.

Pero esto no significa que los fenómenos estudiados bajo el término *atención* no sean relevantes e interesantes, o que respondan a modas superficiales o gustos personales. Muy al contrario, los estudios realizados bajo este título han abarcado aspectos centrales (aunque heterogéneos) de la cognición y su relación con otros procesos o funciones tradicionalmente mejor definidos. Así, no es casual que, a diferencia de otros campos como la percepción, la memoria, el lenguaje, el pensamiento, la motivación o la emoción, el término «atención» no haya aparecido en el nombre de ninguna revista científica de investigación básica hasta 2009 con *Attention, Perception & Psychophysics*.

Hace ya 25 años Johnston y Dark (1986) predecían que probablemente íbamos a asistir a un proceso de desgaste del concepto de atención que consistiría en ir definiendo mejor cada aspecto incluido en esta. Esos aspectos se irían desgajando de la etiqueta general de atención hasta que al final el término sería abandonado por inútil y vacío. Por eso es comprensible la decisión de abandonar la pretensión de alcanzar una definición unitaria y, en cambio, centrarse en esa colección de efectos y fenómenos que tanta relevancia tienen para comprender el comportamiento humano y que, con su habitual lucidez, Tudela (1989) denominó la «problemática atencional».

La diversidad de esta problemática se refleja en la Psicología cognitiva, que ha ido cambiando el acento sobre distintos aspectos de la atención a lo largo de los años. En los cincuenta lo más importante era la activación y las características que hacían que una parte concreta del entorno capturase la atención. El libro de Berlyne (1960) y fenómenos como el reflejo de

orientación representan bien esa preferencia. Hacia finales de los cincuenta el estudio de la atención empezó a centrarse en la atención selectiva y los modelos estructurales. El modelo del filtro de Broadbent (publicado en 1958) y sus secuelas, como los modelos de filtro atenuado de Treisman y el de selección tardía de Deutsch y Deutsch, estuvieron en el centro de los debates de la época (Tudela, 1989). Estos modelos, inspirados en la naciente Psicología del Procesamiento de la Información, trataban de representar el flujo de información en el sistema cognitivo tal y como se haría en el diagrama de flujo con el que se elabora un programa informático. Considerada la atención como un filtro, los experimentos trataban de obtener evidencia acerca de dónde actúa el filtro o de la naturaleza del mismo (figura 5.1, paneles A y B).

En los años setenta surgieron con fuerza los conceptos de capacidad y esfuerzo, especialmente con la publicación del libro de Kahneman (1973) y la distinción entre procesamiento controlado y automático, una destacada aportación desarrollada por Shiffrin y Schneider (1977; Schneider y Shiffrin, 1977). Estos modelos trataron de recuperar el aspecto intensivo de la cognición, relacionándolo con el concepto de recursos de procesamiento. Eran modelos centrados en la gestión de esos recursos (figura 5.1, panel C).

A lo largo de los años setenta la atención selectiva con estímulos auditivos fue perdiendo protagonismo en favor de la atención selectiva visual. En el campo de la búsqueda visual, Treisman y Gelade (1980) formularon su Teoría de la Integración de Características (o Rasgos), que tanta influencia posterior ha tenido. En los años ochenta el control de la acción tomó protagonismo y especialmente el modelo de Norman y Shallice (1986) que subraya el papel de la atención como un mecanismo de supervisión y control del procesamiento. En esta época ya se conjugaban con naturalidad los aspectos selectivos e intensivos de la cognición, lo que permitía abordar de manera unificada el rendimiento en tareas de atención selectiva y de doble tarea.

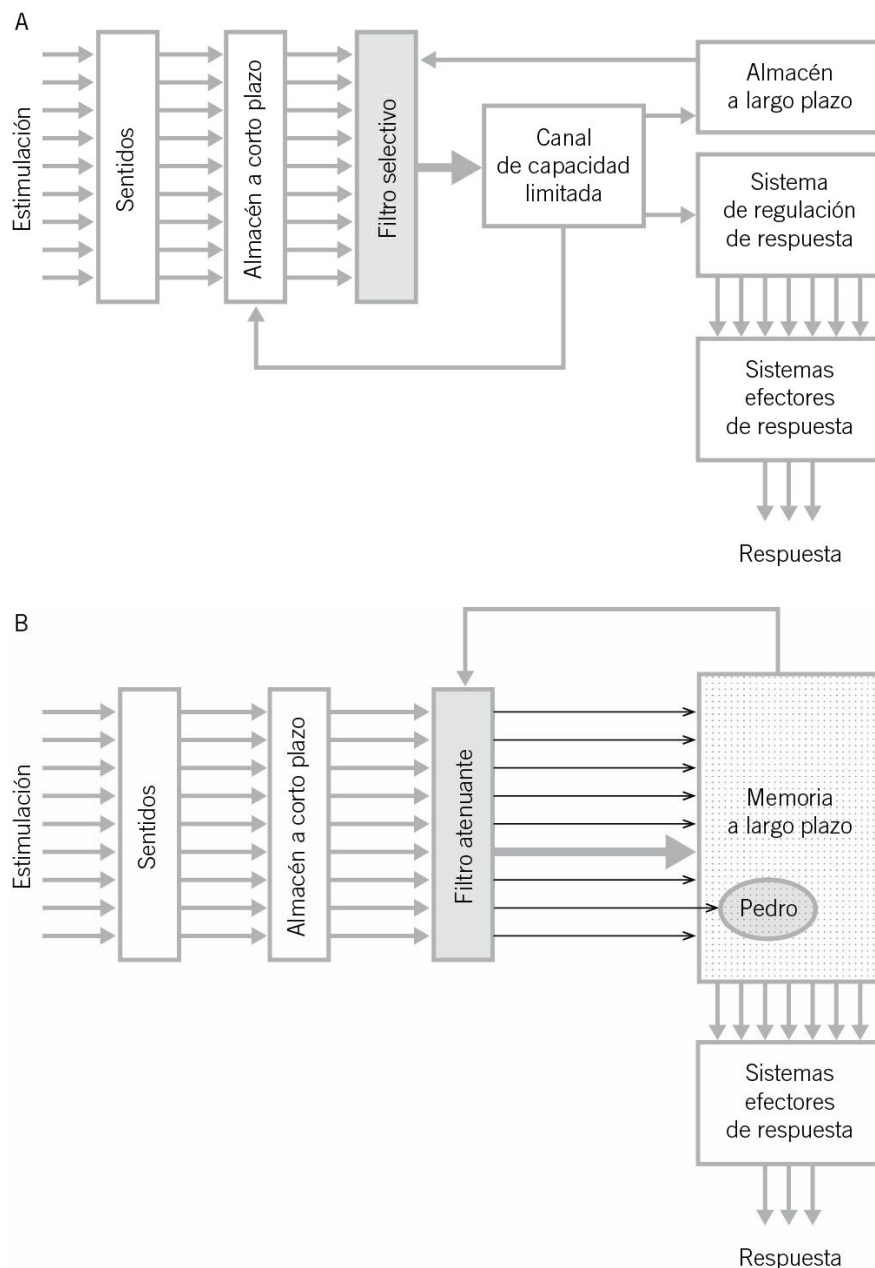
La línea de la integración convergió con otra línea de desarrollo, la Neuropsicología, que resurge con fuerza en los noventa, seguramente por la sentida necesidad de poner como límite la verosimilitud neural, añadida a la necesidad de tratar de conectar fenómenos para así trabajar de una forma más

coherente. El «modelo de tres redes» de Posner (Posner y Petersen, 1990), el primero capaz de ofrecer un marco que abarca una razonable variedad de fenómenos, trata de ser a la vez integrador y neuroanatómicamente creíble; le dedicaremos especial atención en este capítulo.

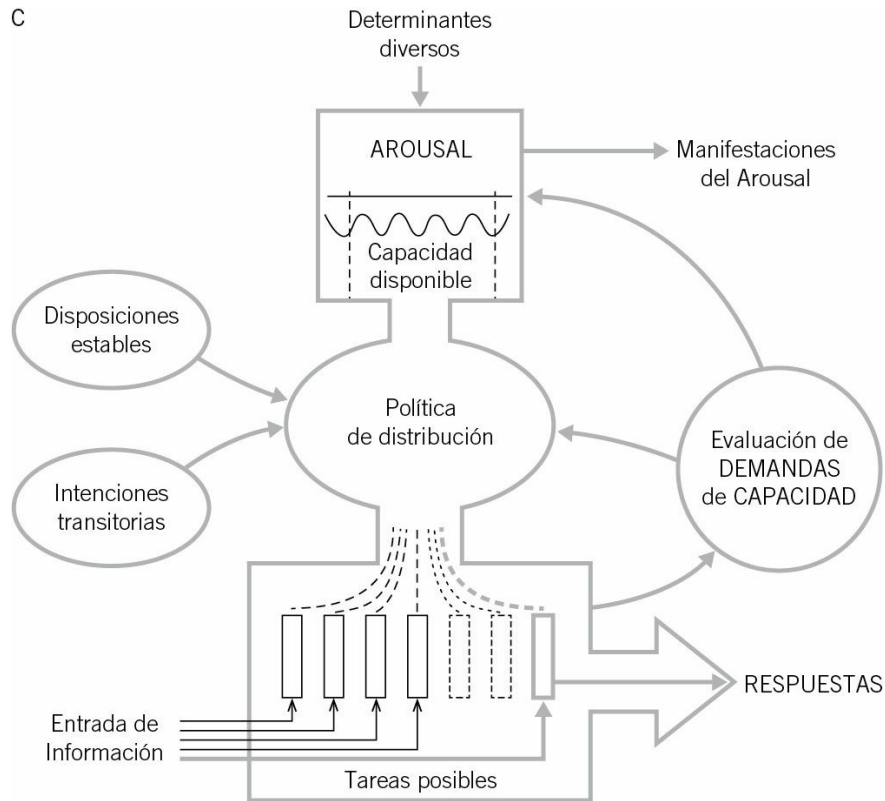
Seguramente la idea más compartida hoy en día por los estudiosos de la atención es que esta se relaciona con la selección y el control sobre el procesamiento. La selección y el control (o la ausencia de control) en diferentes tipos de tareas y contextos sería el objeto de interés en los distintos subcampos dentro de la atención. Así, el control de la guía en la búsqueda visual, el control y balance entre los procesos de realce e inhibición en atención selectiva, el control de los recursos en situaciones de tareas múltiples o el control del nivel óptimo de activación y su curso temporal, no serían más que ejemplos de cómo toda esta problemática atencional se vincula a un concepto integrador o, al menos, a una referencia común.

Figura 5.1 Modelos atencionales. Los modelos de filtro son el prototipo de modelo estructural. A imagen y semejanza de los diagramas de flujo que en la época eran la base para la elaboración de programas de ordenador, el modelo del filtro representa las vías del flujo de información, con especial atención a los cuellos de botella. En el modelo de Broadbent (panel A) se considera la atención como un cuello de botella rígido en el inicio del procesamiento

En el modelo de Treisman (panel B) se presenta como un filtro flexible, atenuador, que limita la intensidad con que pasa la información a etapas de procesamiento superior. En el panel C se presenta como prototipo de los modelos de capacidad el de Kahneman, que se diferencia de los estructurales en que a las indicaciones sobre el flujo de información se añaden, a modo de esquema, los factores que intervienen en la gestión de los recursos de procesamiento



C



2. La atención como mecanismo de selección. Tres funciones atencionales con dos formas de control

En el modelo de las redes atencionales de Posner se considera la atención como un sistema modular compuesto por tres sistemas o redes neurales integradas: Red Atencional Posterior, Red Atencional Anterior y Red de Vigilancia (Posner y Rothbart, 2007). El sistema atencional posterior sería el encargado de la orientación de los receptores hacia la fuente estimular, el control sobre el procesamiento perceptivo y la selección de la información relevante. Es decir, tendría como función la selección de información a nivel perceptivo en las etapas tempranas de procesamiento. Las estructuras cerebrales implicadas serían la corteza parietal y la unión temporoparietal, los campos oculares frontales y los colículos superiores. Y el principal neurotransmisor implicado en estos procesos sería la acetilcolina. El sistema atencional anterior se ocuparía de lo que se ha venido a denominar control ejecutivo; del control de la acción de forma que esta se adecue a ciertos

objetivos o metas a corto plazo. Esta función atencional estaría sustentada principalmente por el sistema dopaminérgico, y estructuras cerebrales como la corteza prefrontal, la corteza cingulada anterior y los ganglios de la base. La red de vigilancia se ocuparía de producir y mantener el estado de alerta necesario para ejecutar la tarea conveniente en cada momento. Se trataría de una función de selección temporal que se lleva a cabo sintonizando los niveles óptimos de actuación del sistema con los momentos donde es requerido. En esta función atencional estarían implicadas la corteza frontal y parietal, principalmente derecha, y las proyecciones de norepinefrina que estas reciben desde el *locus coeruleus*.

Consideramos que una fórmula bastante integradora del estudio de la atención en Neurociencia cognitiva es combinar el modelo de las tres redes atencionales de Posner que ya se ha descrito con el modelo de redes atencionales de Corbetta (Corbetta y Shulman, 2002), que considera que la atención puede estar dirigida de arriba-abajo por nuestras metas, o de abajo-arriba por los propios estímulos. Así, podemos considerar que cada una de las tres funciones atencionales representas en la tabla 5.1 se pueden llevar a cabo de dos modos distintos: *top-down* y *bottom-up*. La influencia de arriba-abajo (*top-down*) sería ejercida por el sistema cognitivo, por la intención y ocurriría cuando uno se plantea el cumplimiento de ciertos objetivos. La influencia de abajo-arriba (*bottom-up*) estaría bajo el control de los estímulos que sesgan el procesamiento y el curso de la acción en una determinada dirección. La tesis que se pretende transmitir en este capítulo es que el resultado final que se manifestará en el comportamiento será siempre el producto de la sinergia entre estas dos formas de control: voluntario o interno e involuntario o externo (ejercido por los estímulos).

Tabla 5.1 Modelo de redes atencionales de Posner, propuesta teórica en torno a la que se organiza el capítulo

	Función	Implementación neural
Red de alerta	Vigilancia/ Alerta/ Arousal	Corteza frontal y parietal, principalmente derecha, y <i>locus coeruleus</i> .
Red de orientación (red posterior)	Orientación voluntaria / involuntaria	Corteza parietal y unión temporo-parietal, campos oculares frontales y colículos superiores. Neurotransmisor: acetilcolina.
Red de control (red anterior)	Autorregulación / control	Corteza prefrontal, corteza cingulada anterior y ganglios de la base. Neurotransmisor: dopamina

La distinción entre control voluntario e involuntario del modelo de Corbetta se ha centrado principalmente en la función atencional de selección de información y por tanto el modelo se describirá en detalle en el cuarto apartado de este capítulo que está dedicado a esa temática. No obstante, la distinción entre control voluntario y control involuntario puede extenderse a las otras funciones atencionales. En el siguiente apartado se describirán distintos mecanismos de carácter voluntario e involuntario en la selección temporal, en relación con la función atencional de alerta. En el quinto apartado del capítulo se describirán someramente los mecanismos de control de la acción evocados de forma voluntaria por el propio sistema (mecanismos de autorregulación), o evocados involuntariamente por el contexto estimular. No obstante, en el capítulo 12, dedicado a las funciones ejecutivas, se tratará más a fondo esta temática. Por último, en la parte final del capítulo se describirán las distintas tareas que se usan en Neurociencia cognitiva para estudiar, medir o investigar las funciones atencionales en distintas poblaciones.

3. Atención selectiva en el tiempo. Procesos voluntarios e involuntarios

Es probable que la mayoría de nosotros haya experimentado alguna vez que nuestro nivel de atención aumenta súbitamente al escuchar una alarma de incendios, que la atención decae tras realizar una tarea monótona durante un rato, o que resulta difícil atender a las explicaciones del profesor cuando las clases son por la mañana muy temprano o a la hora de la sobremesa. Estos ejemplos cotidianos ilustran que nuestra habilidad para atender a los estímulos no permanece constante, sino que experimenta oscilaciones o vaivenes a lo largo del tiempo. Entender e intentar predecir las oscilaciones de la atención es un objetivo de la Psicología experimental y la Neurociencia cognitiva que tiene grandes implicaciones para la mejora de la salud y el bienestar social, como por ejemplo la prevención de accidentes que ocurren debido a un lapso o fallo transitorio de la atención.

3.1 Oscilaciones de la atención en el tiempo

Las oscilaciones de la atención han sido objeto de estudio desde los inicios de la Psicología experimental. Las primeras investigaciones informaron de que la percepción de tonos de una intensidad muy débil, cercana al umbral de detección auditiva, oscilaba entre estados subjetivos de detección y no detección. Este resultado fue inicialmente atribuido a la fatiga de los nervios periféricos auditivos (Urbantschitsch, 1875; cf. Tudela, 1992). Sin embargo, Nicolai Lange (1887) demostró posteriormente que tales oscilaciones eran causadas por fatiga de la atención. Estos hallazgos ponen de manifiesto dos dimensiones fundamentales de la atención: intensidad y temporalidad. La vigilancia es definida en términos de ambas dimensiones como la habilidad de los organismos para mantener su foco de atención y permanecer alerta durante largos periodos de tiempo (véase Warm, Parasuraman, y Matthews, 2008, para una revisión).

Aunque los graves accidentes atribuidos a lapsos de atención (por ejemplo, durante el pilotaje de vehículos) justifican el estudio de los aspectos temporales de la atención, la investigación científica, sin embargo, no parece

haber progresado tanto como en el campo de la atención espacial. Un dato sorprendente al respecto es que la mayoría de los artículos de revisión sobre la percepción del tiempo aún reconocen que actualmente no acertamos a explicar cómo el cerebro computa el paso del tiempo (consulte Correa, Lupiáñez, y Tudela, 2006, para una revisión en castellano). En este apartado se ofrece una visión comprehensiva sobre las oscilaciones de la atención en diversas escalas de tiempo, desde los milisegundos hasta los minutos y las horas del día. Las oscilaciones de la atención en cada una de estas escalas se estudian en los campos de la preparación temporal, la vigilancia y los ritmos circadianos de la atención respectivamente.

3.2 Preparación temporal

Desde los experimentos clásicos de Psicología se sabe que la presentación previa de una señal de alerta (por ejemplo, un sonido de 50 ms) acorta la latencia de respuesta a un estímulo, llamado «objetivo», sobre el que los participantes han de realizar una tarea (Woodrow, 1914). Una interpretación comúnmente aceptada de este resultado considera que la señal de alerta proporciona información temporal predictiva que los participantes pueden utilizar para incrementar su preparación durante el intervalo de tiempo existente entre la presentación de la señal de alerta y el objetivo, conocido como «intervalo de preparación» (véase Niemi y Näätänen, 1981, para una revisión). Por tanto, los cambios regulares en el medio permiten la anticipación y la preparación de respuestas eficientes a eventos futuros. Esta habilidad se conoce como «preparación temporal» y es una función cognitiva fundamental que está implicada en la mayoría de las actividades humanas, tales como el lenguaje, la música, el deporte o la conducción de vehículos.

La preparación temporal es un proceso transitorio, pues requiere varios cientos de milisegundos para desarrollarse y decae rápidamente tras alcanzar un máximo. Sin embargo, una característica relevante de este proceso es su curso temporal, que se puede regular a voluntad del individuo con la finalidad de que el estado óptimo de preparación coincida con el momento en que se espera que ocurra el estímulo objetivo. A este modo de prepararse voluntariamente en el tiempo se le ha llamado «orientación temporal, de la

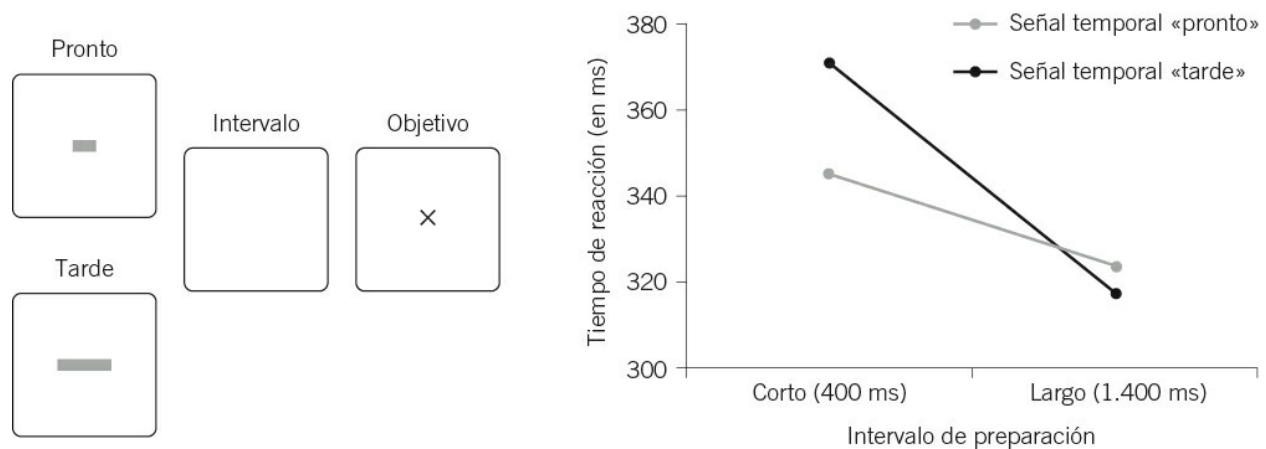
atención» (Coull y Nobre, 1998; puede consultar una revisión en Correa, 2010). La orientación temporal se estudia en el laboratorio con la presentación de estímulos que proporcionan a los participantes información temporal explícita y predictiva acerca de cuándo va a aparecer el objetivo tras el intervalo de preparación.

En la figura 5.2 se ilustra un procedimiento típico de orientación temporal donde la longitud del estímulo llamado «señal temporal» indica si el objetivo aparecerá pronto o algo más tarde (tras intervalos de 400 y 1400 ms, respectivamente). Se dice que las señales temporales son predictivas porque en la mayoría de los ensayos (por ejemplo, en un 75%) la señal «pronto» está válidamente asociada a la aparición del objetivo en el intervalo corto, mientras que la señal «tarde» se relaciona con objetivos que frecuentemente ocurren (el 75% de las veces) en el intervalo largo. La tarea consiste en responder lo más rápidamente posible al objetivo (letra «x»).

El resultado habitual consiste en que las respuestas más rápidas se producen para los estímulos que ocurren en el intervalo indicado por la señal temporal. Es decir, en la condición señal «pronto» —intervalo corto y señal «tarde»— intervalo largo (figura 5.2, derecha). A partir de este resultado se puede concluir que la orientación temporal mejora el comportamiento acelerando la ejecución de una tarea de detección de estímulos.

La demostración de este mecanismo de orientación de la atención en el tiempo ha impulsado una gran cantidad de investigación desde la Neurociencia cognitiva que se ha centrado en responder dos preguntas fundamentales: ¿cuál es la naturaleza funcional y anatómica de dicho mecanismo?, y ¿cuáles son los efectos que tal mecanismo produce sobre el procesamiento de los estímulos? En relación con la segunda pregunta, actualmente sabemos que los efectos del mecanismo de orientación temporal no se limitan a la potenciación de procesos motores, sino que también potencian etapas del procesamiento de los estímulos que son previas a la motora, tales como las de percepción de los estímulos y de selección de respuesta, cuando este nivel de análisis es relevante para la tarea (Correa, 2010).

Figura 5.2 Procedimiento y resultados habituales de las investigaciones sobre orientación temporal de la atención. La señal temporal «pronto» está constituida por una barra de longitud corta que indica que el estímulo objetivo aparecerá tras 400 ms en el 75% de las veces, mientras que la barra larga indica con la misma probabilidad que el objetivo aparecerá tras 1.400 ms. La duración del intervalo de preparación se manipula de manera que el objetivo a veces aparece en el momento indicado por la señal (condición válida), otras veces aparece en momento distinto indicado por la señal (condición inválida), ya sea antes o después de lo esperado. El efecto de orientación temporal consiste en el beneficio relativo en la ejecución de la tarea sobre aquellos estímulos que ocurren en el momento válidamente indicado por la señal temporal, y por tanto atendido. Procedimiento y resultados adaptados de Correa, Lupiáñez, Milliken y Tudela (2004)



La respuesta a la primera pregunta se encuentra en estudios de neuroimagen que sugieren la intervención de un circuito formado por áreas premotoras y de la corteza parietal inferior en la orientación temporal (Coull y Nobre, 2008). Además, estudios neuropsicológicos han especificado que la corteza prefrontal derecha es una estructura elemental en el circuito para la orientación temporal (Triviño, Correa, Arnedo, y Lupiáñez, 2010a, lectura en castellano en Triviño, Correa, Arnedo y Lupiáñez, 2010b). En este estudio, solo los pacientes con lesión en el prefrontal derecho, pero no los que presentaban lesión en el prefrontal izquierdo o en los ganglios de la base, mostraron un déficit para orientar la atención al momento indicado por las señales temporales. Sin embargo, es interesante destacar que un estudio posterior mostró que los pacientes con el prefrontal derecho lesionado sí conservaban la habilidad para prepararse en el tiempo, pero solo cuando la información temporal era proporcionada de una manera más automática y repetitiva. Es decir, a través de la presentación de un estímulo visual que

aparecía y reaparecía siguiendo una secuencia rítmica, como si fuera el intermitente que utilizan los coches para señalar un cambio de carril (Triviño, Arnedo, Lupiáñez, Chirivella, y Correa, 2011).

En conjunto, estos resultados confirman que la preparación temporal no es un proceso unitario, sino que es posible diferenciar entre procesos automáticos (involuntarios) y controlados (voluntarios) de preparación temporal. El ejemplo más claro de preparación temporal controlada es la orientación temporal, que depende de estructuras neurales implicadas en el control voluntario de la atención como la corteza prefrontal derecha. Dentro de la preparación temporal automática, se encuentra la habilidad para prepararse basada en ritmos (Jones, Moynihan, MacKenzie y Puente, 2002; Sanabria, Capizzi y Correa, 2011), o basada en experiencias previas de preparación, lo que se conoce como «efectos secuenciales» (Los, 2010; Vallesi *et al.*, 2007). Los efectos secuenciales consisten en que respondemos más rápido a un estímulo objetivo que aparece pronto cuando en el intervalo previo dicho estímulo también apareció pronto en lugar de tarde. Es decir, la ocurrencia consecutiva de intervalos de preparación de la misma duración facilita la ejecución mediante una reducción de la latencia de respuesta.

3.3 Vigilancia

Otra evidencia sobre la naturaleza oscilatoria (en este caso en el orden de minutos) de la atención proviene de la investigación sobre vigilancia. Así, se ha demostrado que la ejecución en tareas de detección empeora conforme más tiempo se lleve realizando dicha tarea. Esto se conoce como «decremento de vigilancia» y suele aparecer tras 15 minutos de tarea o incluso a los 5 minutos en condiciones de alta carga mental (Warm *et al.*, 2008). La tarea clásica para medir vigilancia es el «Test del Reloj» que simula el papel de un operario que vigila la pantalla de un radar durante unas dos horas (Mackworth, 1948). Sin embargo, la utilización de tareas experimentales para medir vigilancia de tan larga duración no siempre es posible. Por este motivo, hay un creciente interés por el uso de tareas más cortas tanto en investigación básica como en contextos aplicados a la clínica y la ergonomía, como el Test de Ejecución Continua (conocido como CPT

por sus siglas en inglés; Conners, Epstein, Angold, y Klaric, 2003), la Tarea de la Atención Sostenida a la Respuesta (conocida como SART, por sus siglas en inglés; Robertson, Manly, Andrade, Baddeley y Yiend, 1997), o el Test de Vigilancia Psicomotora (PVT, en inglés; Lim y Dinges, 2008).

El Test de Vigilancia Psicomotora consiste en una tarea de tiempo de reacción simple, cuya característica principal es que el objetivo aparece de forma impredecible en el tiempo (tras un intervalo aleatorio entre 2 y 10 segundos). Entre las ventajas de esta tarea se encuentran la facilidad de administración (un simple teléfono móvil sería suficiente), su brevedad (10 minutos en la versión estándar que pueden acortarse a 3 minutos), apenas muestra efectos de aprendizaje (conveniente para administraciones repetidas), muestra una alta fiabilidad test-retest y una gran sensibilidad a la privación de sueño, fármacos estimulantes y variaciones circadianas del nivel de alerta.

3.4 Ritmos circadianos

La mayoría de las funciones fisiológicas y comportamentales que son vitales para el organismo siguen patrones temporales regulares llamados «ritmos biológicos». Por ejemplo, las oscilaciones de la temperatura corporal, la ejecución en tareas cognitivas o el cambio entre estados de vigilia-sueño y de reposo-actividad siguen un ciclo aproximado de 24 horas conocido como «ritmo circadiano» que se encuentra regulado principalmente por el núcleo supraquiasmático del hipotálamo (Kleitman, 1933; monografía en castellano en Madrid y Rol de Lama, 2006). La estadística de los accidentes laborales y de tráfico pone de manifiesto la importancia del efecto de la hora del día sobre el comportamiento humano. Concretamente, las tasas más altas de accidentes ocurren entre las 3 y las 5 horas de la madrugada y hacia el mediodía, en coincidencia con la «depresión pospandrial» (Folkard, 1997). La depresión pospandrial consiste en una bajada en la activación acompañada de un incremento de somnolencia que sucede en torno a la hora del almuerzo, aunque puede ocurrir con independencia de que haya ingesta de alimento. Estas observaciones se han confirmado empíricamente en estudios que muestran efectos circadianos en la ejecución de tareas de vigilancia (Lenné, Triggs y Redman, 1997; Tom Manly, Lewis, Robertson, Watson y Datta,

2002). En resumen, estos estudios destacan la importancia de que psicólogos y neurocientíficos consideren factores relacionados con los ritmos circadianos a la hora de evaluar o de rehabilitar funciones cognitivas tales como la memoria o la atención.

4. Atención selectiva en la percepción. Orientación voluntaria e involuntaria de la atención en el espacio y selección de objetos

Cuando nos encontramos con una escena visual compleja que contiene una multitud de estímulos, el sistema cognitivo se enfrenta con un problema básico de procesamiento: ¿qué información es importante para la tarea actual y debe ser por tanto representada en nuestro sistema perceptivo? Es decir, una interacción efectiva con el medio ambiente requiere mecanismos que nos permitan seleccionar información. En línea con la discusión esbozada en la introducción del capítulo acerca de si la selección atencional ocurre al principio o al final del procesamiento, en un principio se pensó que nuestro sistema atencional seleccionaba información en función de la localización espacial de los estímulos, de forma que percibiríamos y seleccionaríamos el objeto que ocupara el lugar atendido. No obstante, hoy sabemos que la atención puede orientarse también hacia los objetos (o características de un objeto). En este caso, la atención no sería necesaria para la percepción del objeto, sino que es la percepción de este la que atrae nuestra atención y esta entonces selecciona ese objeto frente a otros.

Por ejemplo, cuando estamos a punto de cruzar la calle, orientaremos nuestra atención hacia la derecha para determinar si algún vehículo se aproxima. Sin embargo, si en la misma calle esperamos la llegada de un taxi, orientaremos nuestra atención hacia cada uno de los coches que se aproximan, hasta que detectemos la llegada del taxi que esperamos. Si en ese momento apareciera un coche de carreras, muy diferente del taxi que estamos esperando, este atraería nuestra atención. En el ámbito de la Psicología y Neurociencia Cognitiva de la Atención, esta dicotomía se conoce como «atención al espacio» vs. «atención al objeto» (Driver, 2001). La distinción

entre que seamos nosotros los que decidamos qué o dónde atender, o que sean los eventos externos los que, por novedosos, atraigan nuestra atención, se conoce como «atención voluntaria, endógena», dirigida de arriba-abajo, o «atención involuntaria, exógena», dirigida por los estímulos, respectivamente. Estas dos distinciones servirán de hilo argumental al desarrollo de este apartado.

4.1 El espacio o los objetos como marco de orientación y selección atencional

Una forma muy extendida de entender la selección atencional es considerar que la atención funciona como una linterna que se mueve en el campo visual, de forma que solo la información contenida en el área iluminada por esta se beneficiaría del procesamiento. Como veremos más adelante, esta forma de considerar la atención ha estado en gran medida determinada por los trabajos de Michael Posner en la Universidad de Oregón. En términos neurales, la metáfora funcionaría como un mecanismo de preparación en las neuronas de procesamiento perceptivo que serviría para mejorar el procesamiento de cualquier información que se presenta en los campos receptivos de esas neuronas.

En línea con esta concepción de la atención, los investigadores se han planteado si es posible procesar una escena visual y segregar los objetos presentes sin la necesidad de la atención focalizada en cada lugar para percibir correctamente cada uno de ellos. Dado que, como se ha visto en el capítulo 3, las características perceptivas de un objeto (el color, la forma, la orientación) se procesan de forma paralela, se ha considerado que la atención tendría un papel fundamental en la unión de todas las características de un objeto como parte del mismo.

Uno de los modelos más influyentes en este contexto es el presentado por Treisman y Gelade (1980). Treisman y colaboradores propusieron que la atención es necesaria para combinar en un objeto características perceptivas que se procesan en paralelo, como color y orientación. Por tanto, la atención seleccionaría características que pertenecen a un mismo objeto en función de su localización en un mapa de activaciones. En este sentido, la teoría de

integración de características de Treisman, de forma similar a la teoría del foco de linterna de Posner, enfatiza la importancia de la localización. El principal apoyo empírico para esta teoría se ha encontrado en tareas de búsqueda visual y en experimentos que muestran conjunciones ilusorias en adultos sanos. En tareas de búsqueda visual, los participantes tienen que encontrar un estímulo objetivo inmerso en un grupo de estímulos distractores tan rápido como les sea posible (como en las láminas de «Buscar a Wally»). Treisman y colaboradores observaron que cuando el estímulo objetivo era definido por una sola característica (una T vertical coloreada en rojo entre T verticales coloreadas en verde), los tiempos de búsqueda no se veían afectados por el número de estímulos distractores presentes. Sin embargo, cuando los participantes debían buscar un estímulo complejo (una T vertical coloreada en rojo entre T verticales coloreadas en verde y T invertidas coloreadas en rojo), los tiempos de respuesta incrementaban proporcionalmente al aumento del número de distractores presentes. El primer caso se denominó búsqueda de rasgo y el segundo búsqueda conjuntiva. El resultado con la búsqueda conjuntiva se interpretó como que los participantes escaneaban de forma secuencial cada estímulo y esto requeriría atención focalizada a cada localización. Los autores también mostraron en otros estudios que, si los participantes eran forzados a distribuir su atención de forma global sobre una presentación visual con diferentes figuras y colores para identificar dos dígitos presentados en los dos extremos del campo visual, producían errores al combinar características pertenecientes a distintos objetos. Esto se conoce como conjunción ilusoria. Por ejemplo, si se presentaba un cuadrado rojo y un triángulo azul, en algunas ocasiones los participantes percibían configuraciones no presentadas como un triángulo rojo. Si el mismo experimento se realiza con pacientes con lesión en la corteza parietal, una estructura eminentemente atencional, se produce un incremento considerable de conjunciones ilusorias (Friedman-Hill, Robertson y Treisman, 1995).

La teoría de integración de características de Treisman y la investigación que la avala nos muestra que quizá se requiera la atención para integrar de forma adecuada las características que componen un objeto cuando este está formado por distintas características arbitrarias. Pero de ahí no podemos

concluir que la integración de las partes de un objeto real en una representación unitaria requiera de la atención. La aplicación automática de los principios de agrupamiento y organización perceptiva permiten segregar la imagen de forma que se procese un objeto sin necesidad de atención.

Duncan (1984) fue uno de los primeros autores en mostrar que la atención selectiva se ve influenciada por procesos de agrupamiento perceptual. Mostró que el coste asociado de estimar simultáneamente dos características como la orientación y el grosor que pertenecen a objetos distintos se eliminaba si ambas características pertenecían al mismo objeto. Esto era así aunque se controlase que la distancia espacial entre las características fuera la misma independientemente de que se presentaran en el mismo objeto o en dos distintos. Como hemos visto, el cerebro tiende a aplicar de forma automática los principios de agrupamiento perceptivo y esto hace más fácil atender a dos aspectos de un mismo objeto que a dos aspectos de objetos distintos. Por la misma razón, si las dos características son incongruentes entre sí y solo debemos seleccionar una de ellas, la selección será más fácil si pertenecen a objetos o grupos perceptivos distintos. Así, los estímulos distractores que rodean a un estímulo objetivo producen más interferencia si tienden a agruparse perceptivamente con el estímulo objetivo: se mueven en la misma dirección, o comparten el mismo color (Driver y Baylis, 1989).

Pero quizá la evidencia más concluyente de que nuestro sistema atencional selecciona objetos o agrupamientos perceptivos independientemente de su localización se encuentra en los estudios de Neuropsicología. Un ejemplo de esto lo podemos encontrar en el caso de los pacientes con el síndrome de Balint, nombrado así en honor al neurólogo austro-húngaro Rezso Bálint, que informó del síndrome por primera vez en 1909. Los pacientes con este síndrome tienen una lesión bilateral en la parte posterior de la corteza parietal y sufren ataxia óptica, además de simultagnosia. La ataxia óptica hace referencia a una incapacidad para guiar visualmente la acción aunque sobre objetos que se pueden identificar sin problema, es decir, se trata de un déficit en la vía de procesamiento perceptivo de cara a la acción, la vía del «cómo». Estos pacientes además padecen simultagnosia, por lo que son incapaces de percibir más de un objeto a la vez; si se les presentan dos objetos juntos informarán que ven uno u otro, pero no los dos. La selección del objeto que

se percibe está determinada en estos pacientes por los principios perceptivos de agrupamiento y saliencia perceptiva y por lo tanto, solo percibirán, al menos de forma consciente, el objeto más saliente en ese momento. Se ha demostrado que la atención de estos pacientes es atraída por la configuración que presenta un mejor agrupamiento perceptivo, es decir, la presencia de un objeto atrae la atención. Sin embargo, los pacientes desconocen la localización del objeto que ha sido seleccionado, y por tanto el único del que son conscientes (Humphreys y Riddoch, 2003).

Si la lesión es unilateral, especialmente en el lóbulo parietal inferior y posterior del hemisferio derecho (o de sus conexiones con el lóbulo frontal del mismo lado), da lugar al síndrome denominado *heminegligencia visual* y *extinción*, que resulta de una deficiencia en la orientación de la atención hacia el lado contralateral a la lesión. Curiosamente, algunos de los primeros informes clínicos de pacientes con heminegligencia visual ya apuntaban a una influencia del procesamiento de objetos en la orientación de la atención. Así, al dibujar copias de objetos, estos pacientes a menudo omitían detalles de la parte del objeto opuesta al lado de la lesión (es decir, la parte izquierda del objeto dado que los pacientes tenían lesionado el hemisferio derecho), aunque el objeto se presentase en la parte derecha de la página. Este hallazgo clínico se confirmó más tarde en el laboratorio. Driver y Halligan (1991) presentaron a un paciente con negligencia visual, figuras verticales que podían diferenciarse en su parte izquierda o derecha (ver figura 5.3 A). La manipulación crítica consistía en que las figuras se presentaban inclinadas 45 grados hacia la izquierda o la derecha. Los autores observaron que el paciente cometía más errores cuando las diferencias entre las dos figuras se hallaban en la parte izquierda, incluso cuando la figura estaba inclinada hacia la derecha, y por tanto las diferencias aparecían en el campo visual derecho (ipsilesional).

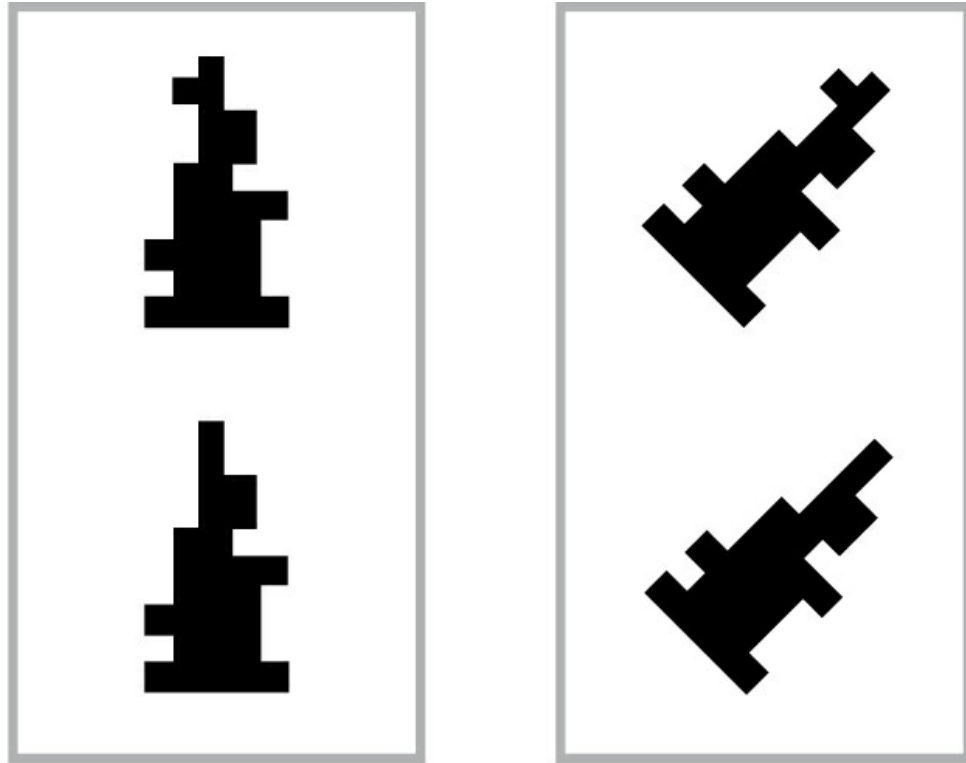
Los pacientes con daño parietal derecho (tengan o no heminegligencia) presentan un déficit denominado extinción. Cuando se les muestra un objeto en un solo campo visual, los pacientes reportan su presencia. Sin embargo, cuando estos se presentan simultáneamente en posiciones bien separadas, uno a la derecha y otro a la izquierda, solo se percibe uno de los objetos. Es decir, los objetos presentados a la izquierda no son procesados conscientemente

cuando se presentan otros objetos que pueden capturar la atención en el campo visual derecho del paciente. Sin embargo, la negligencia visual de los estímulos contralesionales en pacientes con extinción se elimina si los estímulos presentados en ambos campos visuales forman un objeto: dos círculos que se unen con una línea horizontal, o dos grupos de letras que forman una palabra (ver figura 5.3 B).

Figura 5.3 A. Ejemplos de los estímulos utilizados en el estudio de Driver y Halligan (1991) con pacientes heminegligentes.

B. Ejemplos de agrupaciones perceptivas que mejoran la ejecución en pacientes con extinción: i) al unir los dos círculos y crear un único objeto, los pacientes son capaces de informar de la existencia de ambos estímulos. De forma similar, los ejemplos B.ii) y B.iii) muestran una condición de no agrupamiento y una condición de agrupamiento, en este caso semántico. Cuando las letras en ambos campos visuales forman una palabra, los pacientes son capaces de informar de las letras en el campo visual contralesional

A



B



Tipper y colaboradores han propuesto que el sistema atencional implementaría diferentes sesgos en la búsqueda visual, hacia localizaciones u

objetos novedosos, dependiendo del contexto. Así, cuando buscamos un objeto en un entorno estático, un tenedor en una mesa llena de comida, platos, cubiertos etc., una estrategia atencional para explorar localizaciones no atendidas sería efectiva para evitar buscar el tenedor de forma repetida en el mismo sitio. Sin embargo, cuando buscamos un objeto en movimiento en un entorno dinámico y cambiante (p. ej., encontrar a un amigo a la salida del cine), una estrategia atencional para explorar caras no atendidas (independientemente de su localización) sería mucho más efectiva. Esto ha quedado demostrado con efectos atencionales como la Inhibición de Retorno (revisada en el epígrafe 4.2), que consiste en un coste en volver a atender a un lugar u objeto previamente atendido, y que se observa también cuando los objetos se mueven (Tipper *et al.*, 1991; Vivas *et al.*, 2008).

4.2 Mecanismos de orientación atencional voluntaria e involuntaria

En este apartado veremos el papel de la intención frente al poder de atracción de la atención por parte de los estímulos como determinantes de la orientación atencional. Esta dicotomía se ha investigado principalmente en el contexto de la orientación de la atención en el espacio, que ha sido ampliamente estudiada con el paradigma de costes y beneficios desarrollado por Michel Posner y sus colaboradores (véase figura 5.4) (Posner y Cohen, 1984).

En este paradigma se suele presentar un punto de fijación flanqueado por dos marcadores que indican las localizaciones posibles donde se presentará el estímulo objetivo que los participantes deben detectar. Para manipular la orientación atencional, dicho estímulo suele aparecer precedido por una señal que dirige la atención hacia una de las localizaciones espaciales. La señal puede ser periférica (por ejemplo, cuando se ilumina uno de los marcadores) o central (por ejemplo, una flecha cerca del punto de fijación que apunta a uno de los marcadores). Las señales periféricas suelen usarse para medir los efectos de orientación atencional exógena o involuntaria que se observa cuando las señales no aportan información sobre la localización del estímulo (señales no informativas). Las señales centrales se usan para medir los efectos

de orientación atencional endógena, voluntaria, lo que se observa cuando la señal indica con una alta probabilidad la posición en la que aparecerá el estímulo (señales informativas).

Pronto se descubrió que la orientación atencional producida por estos dos tipos de señales atencionales era diferente. La orientación atencional producida por las señales centrales era más lenta que la producida por las señales periféricas, aunque sus efectos se mantenían por periodos más prolongados. Sin embargo, los efectos de las señales periféricas no informativas eran muy rápidos y restringidos en el tiempo y se invertían además en periodos más largos. Así, las mejoras asociadas a la orientación atencional (denominadas efectos de facilitación) aparecían muy pronto, pero solo duraban unos 300 ms y se convertían en un coste (es decir, un mayor TR en el lugar señalado que en el lugar no señalado) cuando el intervalo entre la señal y el estímulo objetivo era mayor. Este efecto, al que nos referimos anteriormente, es el conocido como Inhibición de Retorno (IR, Lupiáñez, Klein y Bartolomeo, 2006), y su valor adaptativo consistiría en aumentar la efectividad con la que exploramos nuestro entorno, favoreciendo la selección de localizaciones u objetos nuevos o no atendidos, frente a los que previamente han capturado nuestra atención.

Aparte de las diferencias en el curso temporal de los efectos de ambos tipos de señales, la orientación exógena producida por las señales periféricas no se ve afectada por factores como la presencia de una tarea secundaria y es difícil de suprimir voluntariamente. Además, la orientación exógena es más resistente a la interferencia producida por otras señales periféricas que la atención endógena (puede verse Ruz y Lupiáñez, 2002, para una revisión). Todo lo anterior nos permite concluir que la atención exógena es más automática que la atención endógena. Esta última consistiría en una forma de orientación atencional sujeta al control voluntario del participante, mientras que la primera sería el resultado de la atracción automática de la atención por parte de las características perceptivas de los objetos, bien por su saliencia o, como vimos antes en el caso del paciente de Balint, por su naturaleza como objeto: los objetos nuevos parecen capturar la atención. Estos primeros estudios sobre la orientación atencional endógena y exógena llevaron a considerar que la atención espacial consistía en un único sistema que podía

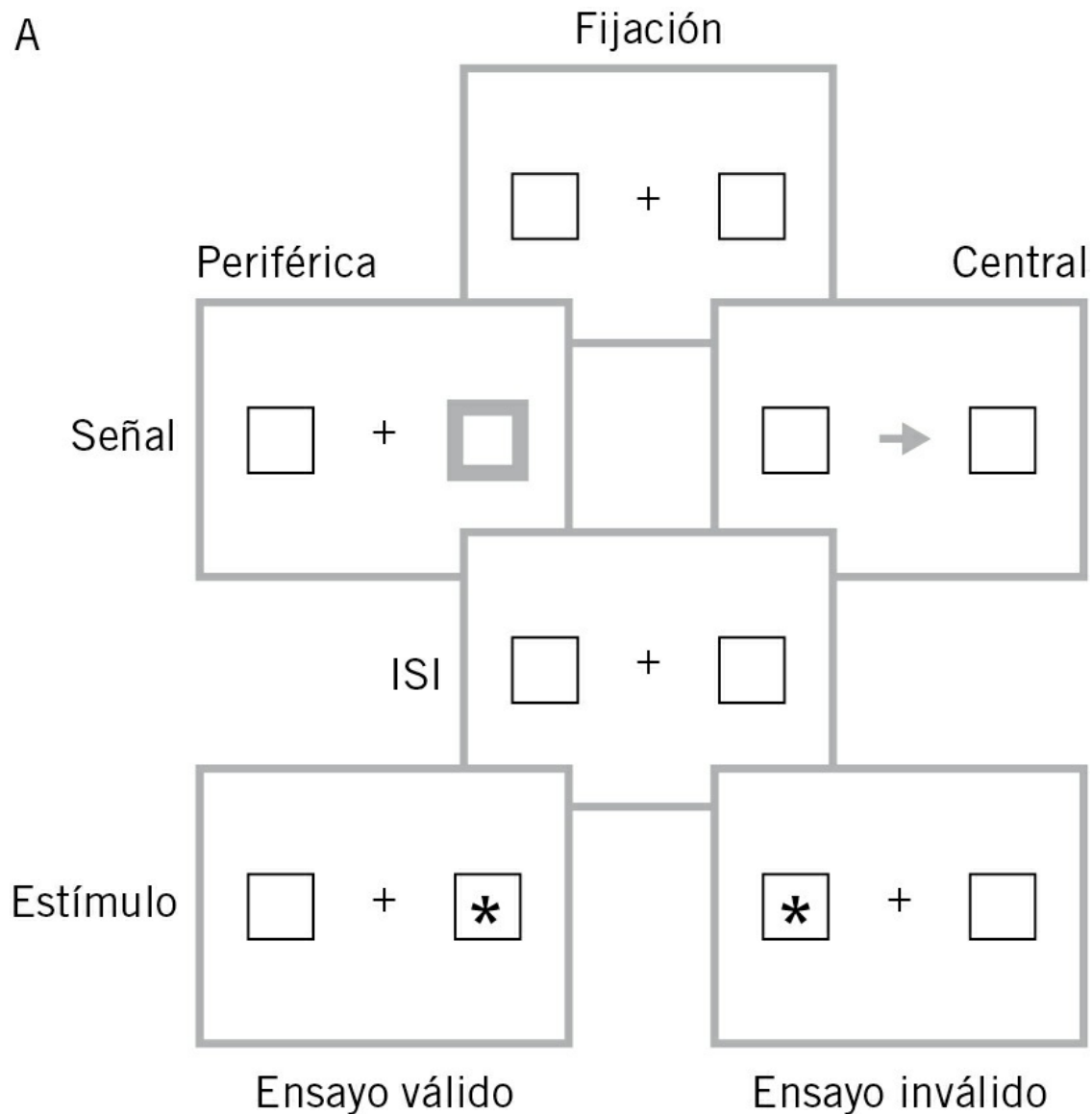
«transportarse» bien de manera endógena o de manera exógena.

El estudio de la disociación entre atención endógena y exógena ha continuado ampliamente en Psicología cognitiva, lo que ha dado lugar a una amplia cantidad de datos experimentales que demuestran que no solo existen diferencias cuantitativas entre ambos tipos de orientación atencional, sino que existen diferencias cualitativas entre los efectos que ambos tipos de orientación atencional producen en el procesamiento perceptivo; es decir, en la forma en que modulan la percepción (Klein, 2004). De entre todas las disociaciones, dos merecen especial atención. La primera se refiere a los efectos de la atención endógena y exógena en tareas de búsqueda visual. Los efectos de la atención espacial son mayores en tareas de búsqueda de rasgo que en tareas de búsqueda conjuntiva, pero esto solo ocurre cuando la atención se orienta de manera exógena. La segunda disociación consiste en que la manipulación de expectativas no espaciales, como la frecuencia con la que se presentan diferentes tipos de estímulos a los que los participantes tienen que responder, interacciona con la atención endógena, pero no con la atención exógena. Klein y Shore (2000) concluyeron, basándose en estos datos, que la atención exógena afectaría a etapas tempranas del procesamiento perceptual mientras que la atención endógena afectaría a factores decisionales más tardíos.

Figura 5.4 A. Paradigma de costes y beneficios en el que se muestra un ejemplo de señal periférica y de señal central

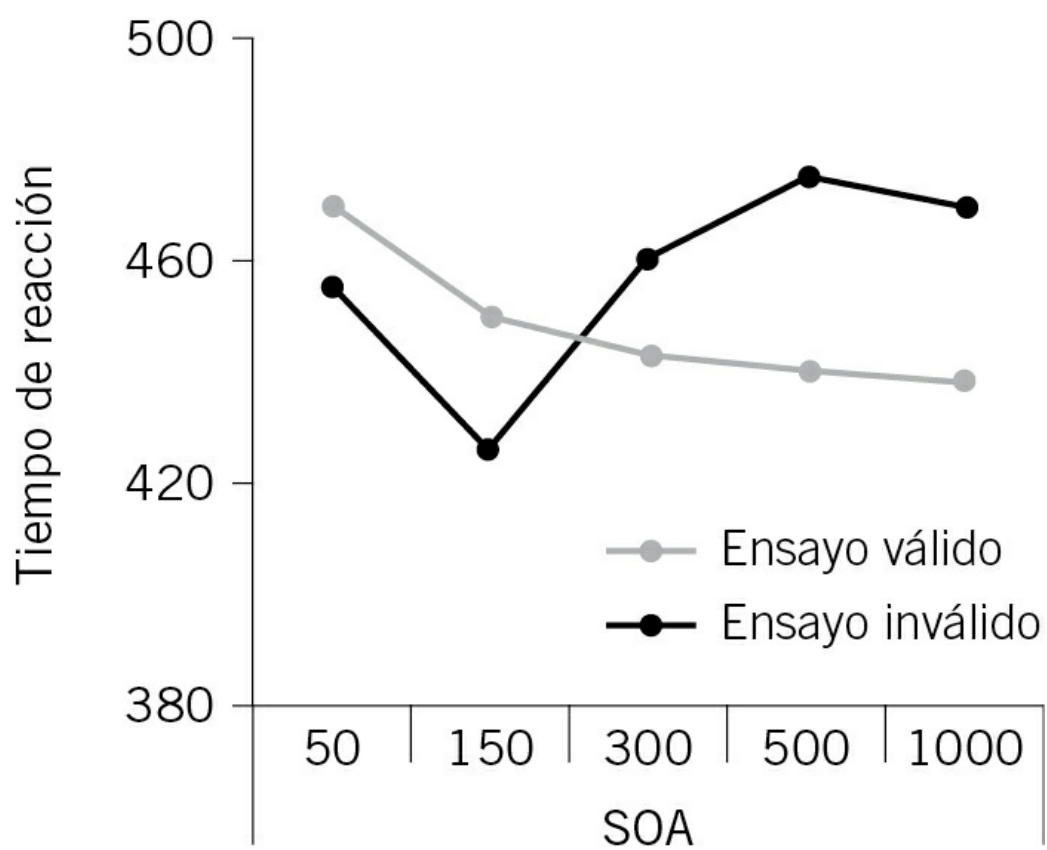
B. Resultados típicos de una tarea de detección con señal periférica no informativa. Puede observarse un efecto de facilitación que consiste en tiempos de reacción (TR) más rápidos para los ensayos válidos que inválidos cuando el intervalo entre la señal y el estímulo objetivo (SOA, del inglés *Stimulus Onset Asynchrony*) es corto (50 y 100 ms), y un efecto de inhibición de retorno (IOR, del inglés *Inhibition of Return*) que consiste en un TR más lento para los ensayos válidos que inválidos en los SOA largos (500 y 1.000 ms)

C. Resultados típicos de una tarea de detección con señal central informativa. Puede observarse un efecto de facilitación que aumenta a medida que incrementa el SOA



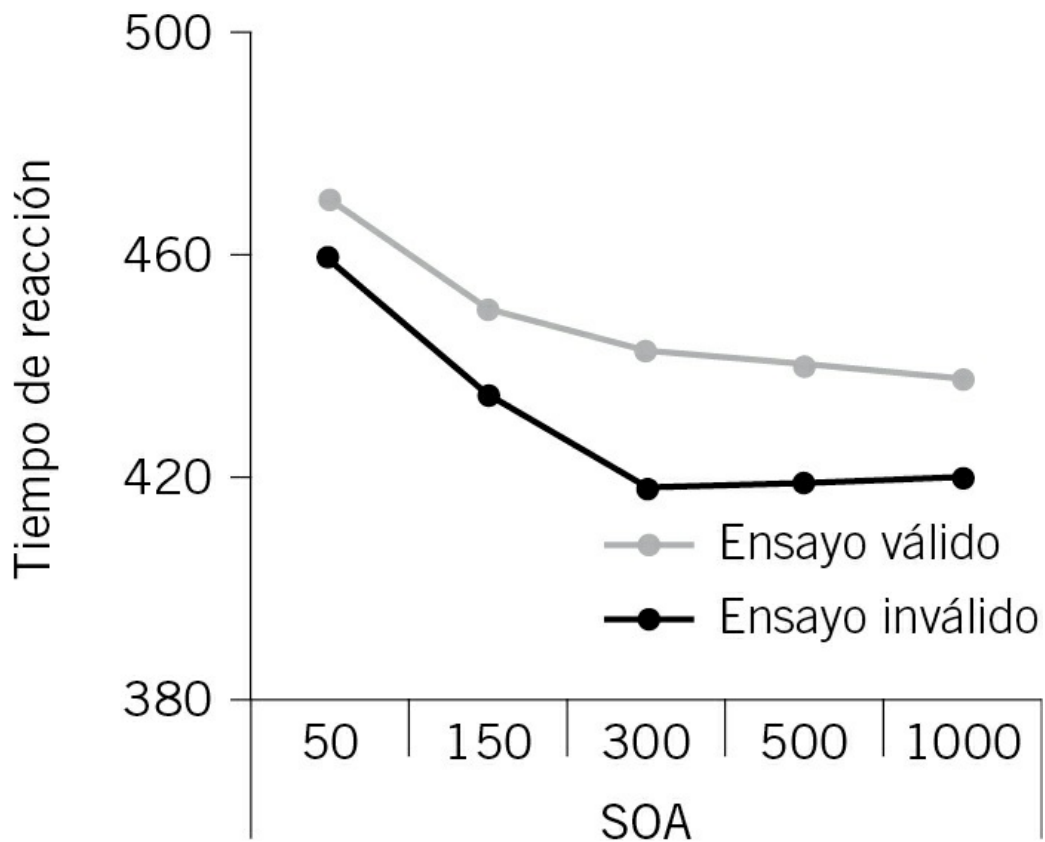
B

Señal periférica no informativa



C

Señal central informativa



Pero quizá la evidencia más clara de doble disociación entre los efectos de la atención endógena y exógena proviene de un estudio comportamental sobre los efectos de ambos tipos de orientación atencional en una tarea de *Stroop* espacial. En esta tarea aparece una flecha que apunta a la izquierda o la derecha y que se presenta en la localización izquierda o derecha de la pantalla. Eso da lugar a ensayos congruentes (por ejemplo, una flecha apuntando a la izquierda que se presenta en la parte izquierda de la pantalla) e incongruentes (por ejemplo, una flecha apuntando a la izquierda que se presenta en la parte derecha de la pantalla). El efecto *Stroop* espacial consiste en un mayor TR y porcentaje de errores cuando los ensayos son incongruentes. Funes, Lupiáñez y Milliken (2007) observaron que mientras que la atención exógena reducía el *Stroop* espacial, la orientación endógena lo incrementaba. Esta doble disociación es una clara prueba comportamental de que ambos tipos de atención constituyen dos sistemas atencionales

diferenciados y no un único sistema atencional que puede orientarse de dos formas diferentes (una más automática y otra más controlada).

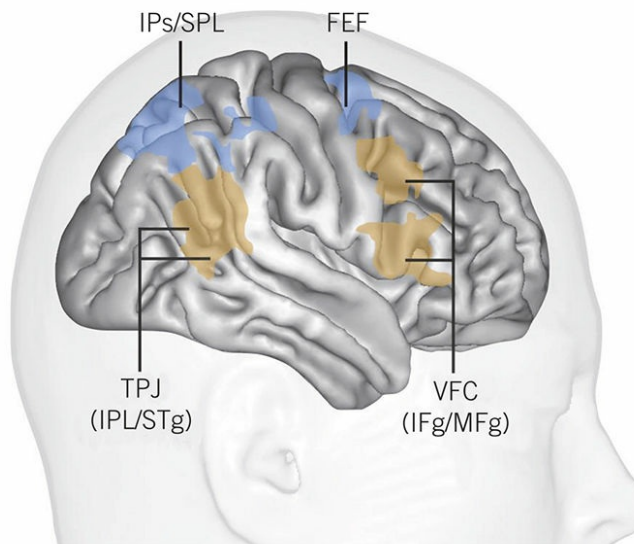
Sin embargo, a pesar de que la literatura proveniente de la Psicología cognitiva indica cada vez con más claridad y de forma más refinada que la atención endógena y exógena constituyen dos sistemas atencionales diferentes, los estudios de neuroimagen no han conseguido encontrar una clara equivalencia de dos sistemas atencionales diferenciados en el cerebro encargados de orientar la atención de manera endógena y exógena. Debido a las limitaciones de resolución temporal de la resonancia magnética funcional, la mayoría de los estudios publicados se han centrado en la orientación voluntaria de la atención (ya que su curso temporal es más lento y por tanto se adapta mejor a este tipo de diseños). Estos trabajos han indicado claramente la existencia de una red neuronal cuya actividad está asociada a la orientación atencional en el espacio. Esta red está formada por estructuras frontoparietales simétricamente distribuidas en ambos hemisferios cerebrales. Entre estas estructuras cabe destacar los lóbulos parietales, y estructuras frontales como los campos oculares frontales (en inglés *Frontal Eye Field*, FEF). Otras estructuras cerebrales, principalmente lateralizadas en el hemisferio derecho, se activan en estudios de resonancia magnética funcional especialmente en respuesta a estímulos relevantes que aparecen de forma no esperada o en localizaciones no atendidas. Entre estas estructuras cabe destacar la unión temporo-parietal y el giro inferior frontal. A partir de estos datos, Corbetta y sus colaboradores han desarrollado un modelo que plantea la existencia de dos redes neuronales implicadas en la orientación atencional (Corbetta, Patel y Shulman, 2008). La red dorsal frontoparietal, compuesta por estructuras como el FEF y los lóbulos parietales superior e inferior de ambos hemisferios estaría implicada en la orientación atencional hacia localizaciones espaciales. Estructuras como la unión temporoparietal y el giro inferior frontal del hemisferio derecho formarían la red ventral frontoparietal. Según este modelo, esta red no estaría implicada en la orientación atencional, sino en procesos de reorientación hacia estímulos relevantes que se presentan en localizaciones no atendidas (véase figura 5.5).

Algunos estudios han intentado explorar si la atención endógena y exógena se encuentran implementadas en redes neuronales diferentes o si

existe una única red neuronal a cargo de ambos tipos de orientación atencional. El uso de la resonancia magnética funcional, dado su pobre resolución temporal, no ha sido muy fructífero en este sentido. No obstante, el uso de otras técnicas con mayor resolución temporal, como la Estimulación Magnética Transcraneal (EMT), es una alternativa que nos permite determinar el papel causal de ciertas regiones cerebrales en procesos cognitivos concretos. Chica y colaboradores demostraron con esta técnica que la orientación atencional endógena y exógena estaban implementadas en estructuras cerebrales parcialmente diferenciadas (Chica, Bartolomeo y Valero-Cabré, 2011). La interrupción temporal mediante EMT del lóbulo parietal inferior derecho interfiere con los procesos atencionales tanto endógenos como exógenos, mientras que la interrupción temporal de la unión temporo-parietal del hemisferio derecho solo interfiere con la orientación atencional exógena. Estos resultados indican que, contrariamente a lo propuesto por Corbetta y sus colaboradores, la red atencional ventral frontoparietal, no es solo importante durante la reorientación atencional a estímulos novedosos o no atendidos, sino que juega un papel causal en la orientación exógena de la atención. Este planteamiento es consistente con los estudios de pacientes heminegligentes. Las lesiones cerebrales de estos pacientes suelen implicar parte de la red atencional ventral, principalmente la unión temporo-parietal, y sus conexiones con el lóbulo frontal ipsilateral (Bartolomeo, Thiebaut de Schotten y Doricchi, 2007). Los problemas atencionales causados por este tipo de lesiones están asociados principalmente con la orientación atencional exógena, aunque si el daño cerebral implica estructuras de la red ventral y dorsal, los déficits atencionales como la extinción visual se incrementan. Estudios electrofisiológicos con monos también han mostrado que los lóbulos frontales y parietales muestran diferentes dinámicas de interacción cuando la atención es capturada de manera exógena o de manera endógena (Buschman y Miller, 2007). Obsérvese que un funcionamiento correcto de uno solo de los tipos de atención tendría consecuencias dramáticas. Si fuéramos perfectos en nuestra capacidad para seleccionar solo aquello que nos interesa conseguiríamos más fácilmente nuestros objetivos (por ejemplo, un niño se concentraría perfectamente en su tarea escolar), pero no podríamos detectar y reaccionar a

estímulos irrelevantes para la tarea pero relevantes para nuestra supervivencia. Un control perfecto de la selección atencional inhibiría hasta tal punto el procesamiento de la estimulación irrelevante que haría imposible reaccionar ante un peligro imprevisto. Así, el que ese niño deje de atender a su tarea escolar para atender a un coche que pasa representa el funcionamiento de un sistema atencional complementario de orientación involuntaria desarrollado para hacer frente a peligros potenciales imprevistos, que aparecen de forma abrupta en el ambiente. No obstante, lo ideal sería no seguir orientándose de forma repetitiva a ese mismo coche que no deja de pasar, una vez que lo hemos considerado la primera vez. Solo cuando ocurriera algo distinto, por ejemplo, que pasara ahora un coche de bomberos, debería ser capturada de nuevo nuestra atención.

Figura 5.5 Áreas cerebrales más destacadas de la red frontoparietal dorsal (en azul) y ventral (en naranja). IP (sulco intraparietal), SPL (lóbulo parietal superior), FEF (campo ocular frontal), TPJ (unión temporoparietal), IPL (lóbulo parietal inferior), STg (giro temporal superior), VFC (corteza frontal ventral), IFg (giro frontal inferior), MFg (giro frontal medial).



4.3 Atención crossmodal

La mayor parte de los estudios que se han descrito en este capítulo utilizaban estímulos visuales. Sin embargo, no podemos obviar que nuestro cerebro recibe entradas de diferentes modalidades sensoriales. Por tanto, la atención tiene que ser capaz de seleccionar no solo estímulos visuales, sino también auditivos, táctiles, olfativos y gustativos. A lo largo de los últimos 30 años (aunque existen evidencias anteriores), son muchos los investigadores formados en psicología experimental y neurociencia cognitiva que han estudiado los aspectos relacionados con lo que se ha denominado atención crossmodal (o atención entre sentidos).

Numerosos estudios han demostrado que, cuando tenemos que dividir la atención entre dos tareas, resulta más eficiente si cada una de las tareas involucra estímulos de diferentes modalidades sensoriales que si las dos tareas incluyen estímulos de la misma modalidad (p. ej., Wickens, 2008). Igualmente, se ha demostrado que el cerebro tiene la capacidad de focalizar la

atención en una modalidad sensorial en situaciones en las que se presentan estímulos en varias modalidades. Por ejemplo, en una situación en la que se presentaban estímulos visuales y táctiles al mismo tiempo, cuando los sujetos atendían a los estímulos visuales se activaba el córtex parietal posterior y el córtex premotor superior, mientras que atender a la modalidad táctil activaba en mayor medida el opérculo parietal (Macaluso *et al.*, 2002). La atención dirigida a una modalidad sensorial normalmente se traduce en una mayor activación de áreas asociadas al procesamiento de estímulos de esa modalidad y una inhibición de áreas asociadas a los estímulos irrelevantes presentados en otra modalidad (p. ej., Johnson y Zatorre, 2005).

La habilidad mostrada por los sujetos para dividir la atención entre dos modalidades sensoriales con mayor eficacia que entre estímulos (tareas) de una misma modalidad ha llevado a algunos autores a proponer la existencia de sistemas atencionales independientes para cada sentido (p. ej., Wickens, 2008). Esto nos indica que, al igual que el espacio, o los objetos, las distintas modalidades sensoriales son un buen medio de selección atencional (es posible atender a una modalidad frente a otra, al igual que es posible atender a un lugar u objeto frente a otros).

Sin embargo, son muchos los estudios que han demostrado la existencia de conexiones a nivel atencional entre distintas modalidades sensoriales, lugares y objetos, tanto en la atención endógena como exógena. Por ejemplo, dirigir la atención visual de forma voluntaria hacia una localización espacial mejora el procesamiento de estímulos táctiles presentados en esa localización. De igual forma, presentar un estímulo auditivo no esperado en una localización espacial es capaz de capturar la atención (exógena) visual hacia ese lugar (ver Spence y Driver, 2004, para una revisión sobre las conexiones atencionales entre sentidos).

Por tanto, la evidencia empírica no apoya las hipótesis «extremas»: ni la existencia de sistemas atencionales independientes para cada modalidad ni la de un sistema atencional totalmente «amodal» que no discrimina entre las entradas de los diferentes sentidos. Más bien, las investigaciones a lo largo de estos años favorecen la hipótesis acerca de la existencia de conexiones atencionales entre los diferentes sistemas de procesamiento sensorial. Estos descubrimientos son importantes tanto a nivel básico como a nivel aplicado.

Por ejemplo, se ha demostrado que la presencia de estímulos auditivos durante la conducción interfiere con la habilidad para focalizar la atención visual (Spence y Read, 2003), una evidencia más de la conexión atencional entre las diferentes modalidades que hay que tener en cuenta en situaciones potencialmente peligrosas, como en el caso de la conducción.

5. Atención selectiva en la acción. Intención y contexto como moduladores voluntarios e involuntarios en el control cognitivo

La atención no es solo un mecanismo selectivo en la percepción. La selección atencional se produce también de cara a la acción mediante la selección de aquellas acciones que son más adecuadas para conseguir nuestras metas en función de los estímulos con los que interactuamos. No obstante, igual que ocurría con los mecanismos atencionales de orientación voluntaria e involuntaria, la acción final que llevemos a cabo también será el producto de la sinergia entre dos fuerzas: los automatismos y el control cognitivo. Imaginémonos que nos presentan una palabra escrita en un color particular, por ejemplo la palabra BLANCO, que como vemos está escrita en tinta de color negro. Por un lado, nuestro comportamiento está determinado por nuestra experiencia previa con los estímulos, que nos llevarán a hacer con ellos aquello que hemos practicado extensamente. La memoria hará que se imponga nuestra experiencia previa con la lectura y que, de forma rápida y automática leamos la palabra «blanco» sin problemas. Pero nuestro sistema cognitivo debe ser flexible y estar preparado igualmente para anteponer a ese automatismo una respuesta nueva y original, como nombrar el color de la tinta en lugar de leer la palabra, aunque ello implique un coste en la ejecución. Efectivamente, la investigación con este efecto denominado *Stroop* (Stroop, 1935) ha mostrado durante casi un siglo que esto es lo que sucede. Aunque tardaremos unos 100 ms más cuando la palabra es distinta al color de la tinta, somos capaces de emitir la respuesta correcta al anteponerla a la respuesta más automatizada de la lectura.

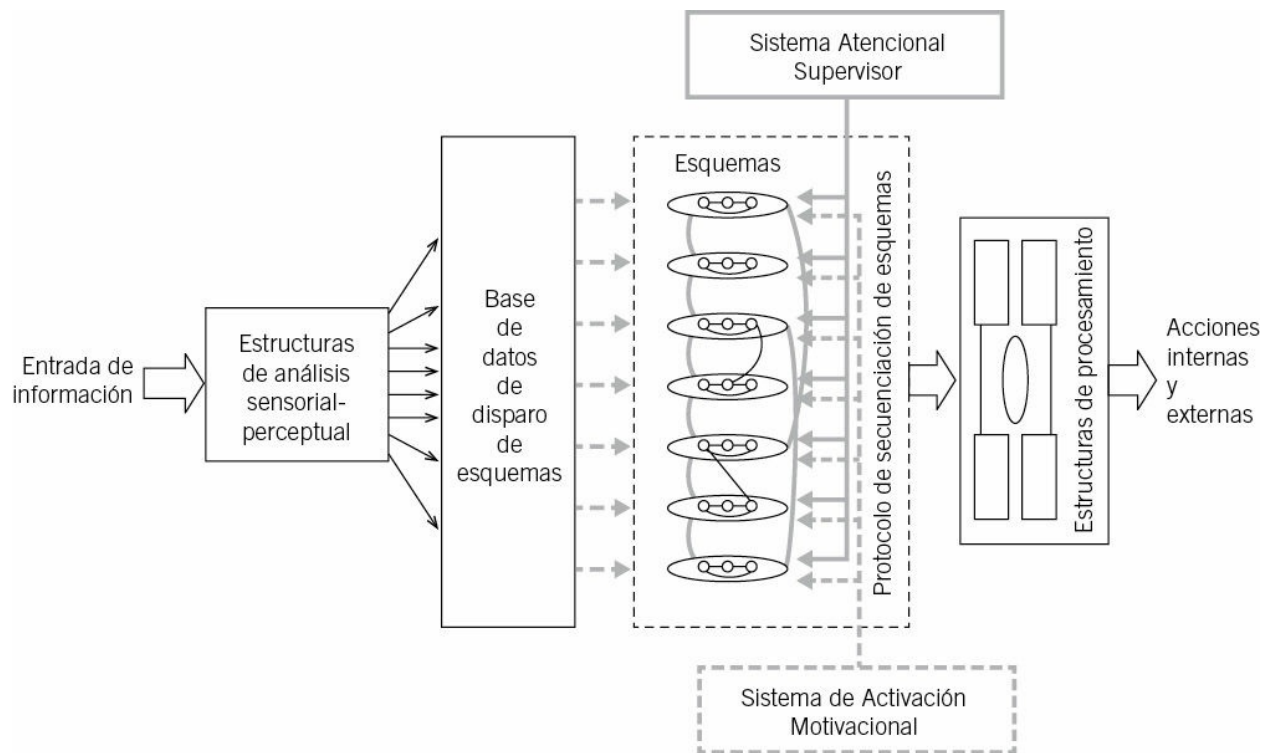
El Sistema Atencional Supervisor de Norman y Shallice (1986) se ha

mostrado como un modelo de amplio carácter explicativo en este contexto. En la figura 5.6 se representa este modelo que ha tenido una importancia capital en el estudio del control cognitivo en Neurociencia cognitiva. Los autores explican la acción tanto en los casos de automatización, donde la respuesta se lleva a cabo sin necesidad de control atencional, como en aquellos casos en que se requiere control interno. Consideran que toda acción o secuencia de acciones puede llevarse a cabo, después de la práctica necesaria y sin necesidad de conciencia o control atencional, mediante la integración en un esquema de mayor o menor nivel en función de la jerarquía de acciones que contenga (con suficiente práctica el acto de conducir un coche constituye en sí un único esquema de acción). Los esquemas pueden estar en uno de tres estados, inactivo, activo y seleccionado, y solo se ejecuta el esquema seleccionado en cada momento de entre los esquemas activos.

El modelo propone que los esquemas compiten entre sí mediante un proceso de inhibición mutua entre todos los esquemas activos (protocolo de secuenciación de esquemas), que funciona por el principio de que «el ganador se lo lleva todo». Esto es, en ausencia de algún sesgo en la competición se termina activando el esquema con mayor nivel inicial de activación. Así se explica que con suficiente automatización la mera percepción de un estímulo pueda llevar a la realización de una acción concreta con él, como la lectura de la palabra en el ejemplo anterior.

Según el modelo, la competición que determina el esquema de acción que se ejecuta en cada momento está sesgada por dos fuentes de control. La influencia motivacional constituye una fuente de control a largo plazo sobre las acciones que realizamos, mientras que el Sistema Atencional Supervisor provee el control flexible a corto plazo que permite que podamos nombrar el color de la tinta en lugar de leer la palabra en nuestro ejemplo del efecto *Stroop*.

Figura 5.6 Representación gráfica del modelo de Norman y Shallice (1986) de control sobre la acción



Es importante destacar que el Sistema Atencional Supervisor ejerce el control sobre la acción de forma indirecta mediante la inhibición y/o activación de los esquemas correspondientes en función de las metas presentes (por ejemplo, nombrar colores frente a leer palabras). Sin embargo, la selección final de un esquema particular se produce por la interacción entre los esquemas activos. De esta forma, la conducta se ajusta a las metas específicas y generales del individuo, pero se evita el problema recursivo inherente a cualquier modelo que proponga una selección directa de la acción por parte del sistema de control. Este problema recursivo, conocido como problema del homúnculo, radica en la explicación de un proceso por medio de un módulo que lo ejecuta pero sin explicar cómo lo hace. En este caso, esto crearía la necesidad de explicar cómo el sistema de control selecciona el esquema, y así hasta el infinito.

Norman y Shallice (1986) señalan que la actuación de un sistema atencional de control es necesaria cuando las tareas o situaciones: 1) implican la planificación y toma de decisiones, 2) tienen componentes de conflicto, 3)

no están bien aprendidas o contienen secuencias de acciones novedosas, 4) el individuo las percibe como peligrosas o técnicamente difíciles, o 5) requieren imponerse a un hábito o resistir una tentación. La investigación en Neurociencia cognitiva ha mostrado la implicación de estructuras prefrontales, principalmente la corteza dorsolateral y la corteza cingulada anterior, en estos procesos de control. Así, los pacientes con lesiones prefrontales tienen problemas en estas situaciones cuando se requiere cambiar de una tarea a otra siguiendo una orden (Rogers *et al.*, 1998), cuando se debe realizar una tarea nueva, no automatizada (Raichle *et al.*, 1994), cuando debemos resolver un conflicto cognitivo, como en el caso del *Stroop* (Botvinick, Cohen y Carter, 2004), o cuando cometemos un error y debemos reajustar la conducta. En este último caso se ha observado con potenciales evocados que se produce un Potencial Negativo relacionado con el Error, localizado en la corteza cingulada anterior (Van Veen y Carter, 2002). En el capítulo 13, dedicado a las funciones ejecutivas, se desarrolla extensamente esta temática.

Esta supervisión atencional de la acción de cara a la consecución de metas, implementada en estructuras frontales, constituye el control voluntario y flexible sobre la acción. La automaticidad constituiría el control de los estímulos sobre la ejecución, al disparar la rápida recuperación en memoria de algoritmos de acción automática y efectiva adquiridos en nuestra experiencia previa con la misma tarea o tareas similares. Esta influencia aportaría al comportamiento gran rapidez y eficacia, pero a costa de excesiva rigidez. De hecho, son clásicas las demostraciones de que la automaticidad, lejos de ser beneficiosa, constituye un coste añadido si se debe realizar una tarea similar pero de una forma fundamentalmente distinta (Schneider y Shiffrin, 1977; Shiffrin y Schneider, 1977). Esto ocurre, por ejemplo, cuando decidimos cambiar la forma de agarre de la raqueta para conseguir a largo plazo una mayor potencia de saque. Al principio sufrimos, no obstante, un retroceso en nuestra ejecución.

No obstante, algunos investigadores han ido más allá y se han planteado si mediante entrenamiento específico en procesos de control ciertos estímulos o contextos particulares pueden adquirir la propiedad de evocar de forma automática un mayor o menor control sobre el procesamiento. De esta forma

se podría controlar el comportamiento de forma automática, involuntaria, pero flexible (en función del contexto). A nadie se le escapa que nuestro comportamiento es más desinhibido (menos controlado) en el contexto relajado de una fiesta con amigos, que en el contexto de una entrevista de trabajo. Aquí nos aseguraremos de no responder lo primero que nos viene a la cabeza, sino aquello que sopesamos como más apropiado de cara a conseguir el puesto al que aspiramos.

Milliken y colaboradores han desarrollado una línea de investigación encaminada a estudiar estos mecanismos, aparentemente contraintuitivos, de control involuntario sobre el control cognitivo de la acción. La lógica que han seguido es investigar si los mismos efectos que se consideran como resultado de la aplicación de control voluntario sobre la resolución de conflictos pueden ser elicitados de forma automática por el contexto. Como se discute en el capítulo 13, parte de la evidencia experimental sobre la aplicación de control cognitivo en la resolución de conflicto es el denominado efecto de la proporción de congruencia (Bugg y Crump, 2012): si en un bloque de ensayos con la tarea *Stroop* la mayoría de los ensayos son incongruentes (BLANCO, escrito en «negro»), el coste en responder a estos ensayos se ve disminuido en gran medida en relación con un bloque en el que la mayor parte de los ensayos son congruentes (BLANCO escrito en «blanco») y por tanto la respuesta no requiere control. Crump, Gong y Milliken (2006; véase también Crump, Vaquero y Milliken, 2008) observaron que si un contexto particular (un lugar de la pantalla o una forma particular) se asocia a altas o bajas demandas de control (un porcentaje alto o bajo de ensayos congruentes), los participantes muestran menor interferencia (un mayor control sobre la ejecución) en el contexto asociado a altas demandas de control. Este efecto es conocido como efecto de proporción de congruencia específico del contexto. Es importante destacar que los participantes no son conscientes de la manipulación realizada ni de que estén aplicando más control cognitivo en un contexto particular. Por tanto, este efecto constituye una demostración de la aplicación involuntaria de control cognitivo sobre la acción.

6. Medición de la atención. La tarea de las redes atencionales y otras tareas para medir atención en diferentes poblaciones

En la actualidad existen una gran cantidad de herramientas de medición del control atencional, la orientación atencional y la atención sostenida. Michael Posner y los miembros de su laboratorio (Fan *et al.*, 2001) se fijaron como objetivo la creación de una tarea simple y corta que fuese capaz de proporcionar un índice informativo de la eficacia de cada una de las tres redes atencionales que habían postulado. La tarea se denominó ANT como abreviación de Test de las Redes Atencionales (del inglés *Attentional Network Test*) y tras su estructura subyace una lógica muy simple a la vez que inteligente: conjugar, en una sola prueba, tareas que han demostrado ser útiles para medir distintos aspectos atencionales por separado.

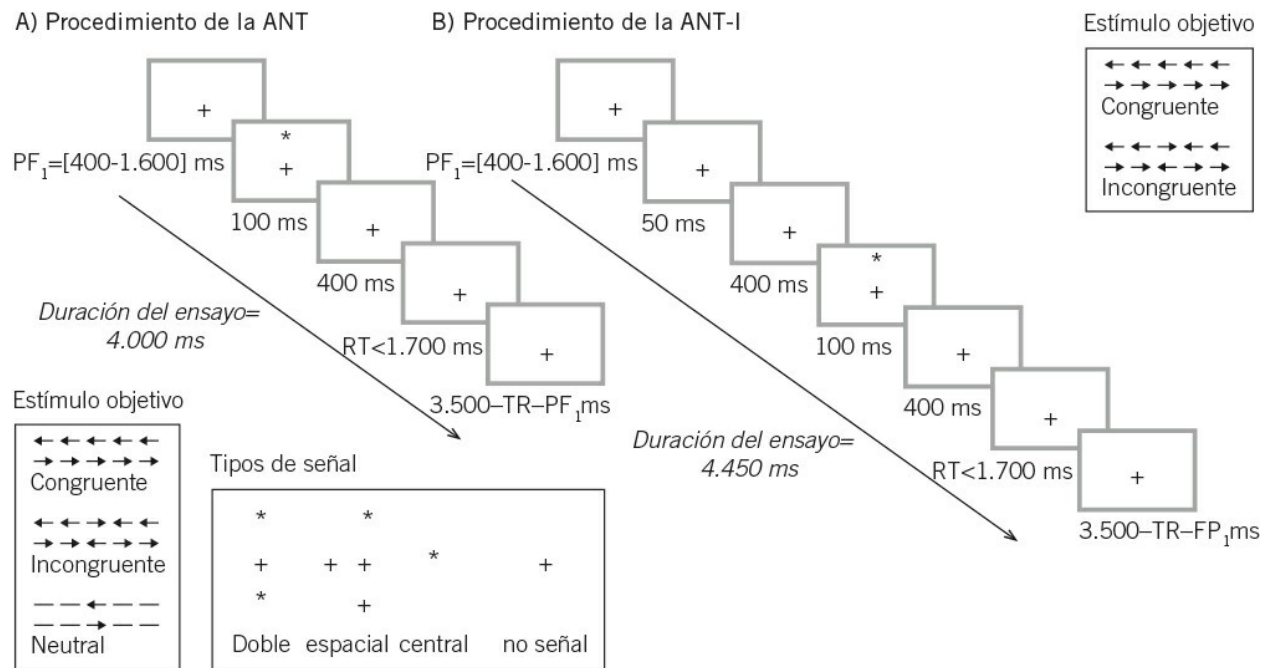
6.1 El Test de las Redes Atencionales (ANT y ANTI)

La ANT utiliza una tarea de flancos para medir el control atencional y una variante de la tarea de costes y beneficios para medir la orientación atencional y el componente de alerta. La figura 5.7 muestra una representación gráfica de los distintos eventos que forman parte de la ANT. Los participantes deben informar, apretando una de dos teclas, sobre la dirección de la flecha central flanqueada por flechas en la misma dirección (condición congruente), la dirección opuesta (condición incongruente), o flechas sin punta (condición neutral) (Eriksen, 1997). Este conjunto estímulos se presenta en la zona inferior o superior al punto de fijación. No obstante, previamente a la aparición de este estímulo objetivo y de los distractores que lo flanquean, el participante observa una señal que puede contener diferentes tipos de información y es utilizada para obtener una estimación de la ejecución de las redes de alerta y orientación. En algunas ocasiones, la señal informa de la posición exacta en que aparecerá el estímulo a discriminar (señal espacial), en otras ocasiones solo da información temporal relativa a la aparición inminente del estímulo objetivo (señal doble y señal central) y en otras no da información (no señal).

Como ya se ha indicado anteriormente, la orientación de la atención puede ser de origen endógeno o exógeno y la alerta puede ser de tipo fásico o tónico. El componente de la ANT dedicado a la medición de estas dos redes se centra en la orientación endógena (la señal espacial siempre predice el lugar de aparición del estímulo objetivo) y la alerta fásica. Como veremos más adelante, esta señal se puede manipular para medir distintos tipos de orientación atencional variando la predictibilidad de la señal.

La lógica de la tarea consiste en obtener índices que reflejen el funcionamiento de cada red atencional mediante. Estos índices se obtienen mediante un conjunto de operaciones que se denominan «sustracciones cognitivas», y que consisten en sustraer entre los tiempos de reacción de diferentes condiciones experimentales que se suponen igualadas en todos los procesos cognitivos excepto en el que es objeto de estudio. Así, se obtiene una medida del funcionamiento de la red de control ejecutivo mediante la sustracción entre el tiempo de reacción en la condición incongruente y la congruente. La medida de la red de orientación se obtiene al restar los tiempos de reacción de la condición de señal espacial menos los tiempos de reacción de la condición de señal central. La lógica de esta sustracción es la de eliminar el pequeño componente de alerta que la señal espacial predictiva tiene sobre el procesamiento del estímulo objetivo (es un evento de aparición abrupta en el campo visual) y por tanto aislar el efecto espacial de dicha señal. Por último, el papel de la red de alerta se mide mediante la sustracción de los tiempos de reacción de la condición de señal doble de los tiempos de reacción de los ensayos en los que no se presenta señal alguna.

Figura 5.7 Descripción gráfica de la tarea ANT



Aunque originalmente los autores defendieron la postura de que las tres redes atencionales eran independientes, los estudios iniciales llevados a cabo por ellos mismos, así como por otros laboratorios (Callejas, Funes, Lupiáñez y Tudela, 2005), indicaban que las redes atencionales podían interactuar entre sí. Es decir, la ejecución de una red podía verse mejorada o perjudicada por la ejecución de otra de las redes. Estos estudios llevaron a Pío Tudela, junto con Juan Lupiáñez y otros miembros de su laboratorio, a crear una versión alternativa de la ANT que, además de obtener los índices descritos anteriormente, permite el análisis de las interacciones entre las redes (Callejas, Lupiáñez y Tudela, 2004). Esta versión de la ANT, denominada ANT-I, incluye una señal auditiva independiente para medir la red de alerta, al tiempo que las redes de orientación y control siguen midiéndose con el mismo procedimiento utilizado en la versión original. Adicionalmente, los autores diseñaron la tarea para obtener un índice de la orientación atencional exógena en vez de la endógena y para ello modificaron el valor informativo de la señal espacial. En el segundo panel de la figura 5.7 se pueden apreciar las diferencias entre ambas versiones de la ANT.

Los resultados que se derivan de la ANT-I ilustran algunas de las formas en las que las redes interaccionan entre sí. En esta tarea se observa una interacción entre la red de orientación y la de control que demuestra la facilitación de la resolución de un conflicto (en este caso la respuesta a la flecha central aun cuando las laterales no apuntan en la misma dirección) cuando la atención está focalizada en la región en que dicho conflicto es presentado. También se observa una modulación de la red de control por parte de la red de alerta, de manera que la introducción de una señal de alerta empeora la ejecución en la tarea de flancos. Posner denominó este fenómeno «vaciado de conciencia» al entender que la activación de la red de alerta parecía ir asociada a una inhibición de la red de control para facilitar la acción rápida en caso de peligro y no verse interferida por la intrusión de pensamientos internos o cualquier otro tipo de plan voluntario. Por último, la red de alerta parece ayudar en el proceso de orientación atencional, acelerándose o incrementándose la orientación en condiciones de alerta.

La ANT ha sido utilizada, entre otros muchos casos, con pacientes esquizofrénicos, poblaciones con trastorno por déficit de atención e hiperactividad, pacientes con daño cerebral por traumatismo, personas con dislexia, así como para estudiar el desarrollo evolutivo de las funciones atencionales o comprobar cómo se ven afectadas en situaciones de privación de sueño. Por su parte, la ANT-I se ha utilizado en poblaciones con ansiedad clínica y subclínica, pacientes con el síndrome de Tourette, pacientes con heminegligencia o en deportistas de élite. Aunque podría pensarse que la ANT-I es una tarea más completa ya que, no solo proporciona información sobre cada una de las redes atencionales, sino que también informa de las dinámicas existentes entre ellas y del modo en que interactúan en la población sana y dejan de hacerlo en aquellas personas con algún tipo de déficit. No obstante, distintos estudios han llevado a cabo análisis psicométricos para comparar las características de ambas tareas y han llegado a la conclusión de que ambas ofrecen índices fiables, especialmente cuando se administra en múltiples ocasiones (Ishigami y Klein, 2010).

6.2 Otras tareas para medir la atención

Junto a la ANT y la ANT-I, existen otro tipo de tareas que se han utilizado para medir y evaluar el funcionamiento de los diferentes mecanismos atencionales. En el ámbito de la neuropsicología, se utilizan diversas tareas para evaluar el funcionamiento de la atención. Similar a la SART (citada en el apartado 3.3), para evaluar la vigilancia y capacidad de inhibición de respuesta (asociada con control cognitivo) se utiliza el Test de la A, donde se van enumerando diferentes letras y el paciente debe realizar una acción (p. ej., golpear la mesa) únicamente cuando oiga la letra A. Para medir interferencia y capacidad de inhibición de respuesta también se utiliza el test de Stroop (ya mencionado), que puede realizarse en formato de papel o en su versión de ordenador. La capacidad de mantenerse vigilante dirigiendo la atención hacia puntos concretos en el espacio con el objetivo de favorecer el procesamiento de los estímulos situados en ese espacio se valora mediante test de búsqueda visual como el Test d2, donde el paciente debe tachar todas las «ds» que vea entre distractores semejantes («b» y «p»). El WAIS-III (test de inteligencia) también incluye un test de búsqueda visual de figuras incompletas.

El Trail Making Test (TMT A) también sirve para evaluar la atención visual y la coordinación visomotora. El sujeto debe conectar (mediante un lápiz o el ratón de un ordenador), en orden secuencial y lo más rápido que pueda, números dispuestos de forma aleatoria en un papel. En una segunda parte de este test (TMT B) se le presenta al paciente una hoja con números y letras dispuestos de forma aleatoria. En este caso, el paciente debe alternar entre números y letras, siempre manteniendo la secuencia lógica (p. ej., 1, A, 2, B, etc.). Así, este test sirve para medir la atención dividida y la capacidad de cambiar de tarea, donde también está involucrado el control cognitivo. El Color Trail Test es una versión del Trail Making Test que, en lugar de usar letras usa colores. De esta forma se elimina cualquier influencia del lenguaje y permite la evaluación en personas analfabetas.

Para evaluar la heminegligencia visual se utilizan pruebas de cancelación (de líneas, letras, números, etc.), de bisección de líneas, de extinción visual y táctil (descritos en el apartado 4.3), copia de dibujos como la figura de Gianotti (o el dibujo de un reloj). Así, en la prueba de bisección de líneas se le pide a los pacientes que tracen una línea vertical que divida en dos partes

iguales una línea horizontal. Estos pacientes suelen mostrar un sesgo hacia la parte derecha de las líneas, generando partes asimétricas, con una menor longitud de la parte derecha de la línea. En la copia de dibujos, se le pide al paciente que copie, de la forma más exacta, diferentes dibujos que se le van presentando. En esta tarea, un paciente con heminegligencia suele dibujar la parte derecha del dibujo obviando la parte izquierda.

También se pueden medir distintos aspectos de la atención mediante cuestionarios, como la UPPS Impulsive Behaviour Scale, que distingue cuatro aspectos relacionados con la impulsividad como la urgencia negativa, la falta de premeditación, falta de perseverancia y la búsqueda de sensaciones. La versión UPPS-P Impulsive Behaviour Scale añade una subescala de urgencia positiva. Otro de los cuestionarios más utilizados para medir impulsividad es la Barratt Impulsiveness Scale, originalmente diseñada para medir impulsividad cognitiva (toma de decisiones rápida), impulsividad motora (acción sin pensamiento) e impulsividad no planeada (falta de predicción o planificación). Como advertirá el lector, los aspectos del comportamiento medidos por estos cuestionario están íntimamente ligados al control cognitivo. La Escala de Control Atencional de Derruberry y Reed (2002) mide también distintos aspectos relacionados con el control cognitivo. Estos cuestionarios se pueden utilizar tanto en pacientes ya diagnosticados con diversas patologías cerebrales o como herramienta de diagnóstico para niños con trastorno de hiperactividad y déficit de atención, por ejemplo.

Al igual que la ANT y la ANT-I, aunque diseñados en un primer momento como tareas de laboratorio de carácter meramente experimental, son muchos los procedimientos que se han utilizado en el ámbito aplicado. Por ejemplo, la Psychomotor Vigilance Task (PVT) es una tarea versátil (por las características mencionadas más arriba) para medir atención sostenida. La PVT (y también la SART) se ha usado mucho en estudios de sueño, para investigar el efecto de la privación de sueño en la atención sostenida (p. ej., Ratcliff y Van Dongen, 2011). En estudios de conducción, además de tareas de breve duración como la PVT, se suelen utilizar simuladores que emulan de forma bastante real las condiciones a las que se enfrenta un conductor en la carretera. Estos simuladores (de conducción o de vuelo) están diseñados para controlar y medir diferentes aspectos de la conducción (p. ej., tiempo de

reacción ante estímulos distractores inesperados, o simple fatiga) para así poder predecir el comportamiento de un conductor o piloto en una situación real.

Como en el caso de los pacientes neuropsicológicos o en el campo de la conducción, en otros campos de estudio también se han utilizado tareas para medir la atención. Por ejemplo, en la actualidad está en auge una línea de investigación relacionada con el estudio de la relación entre atención (y cognición en general) y el ejercicio físico que promete resultados muy interesantes con implicaciones tanto a nivel de investigación básica como aplicada (véase la Ventana «Atención y ejercicio físico»).

Lecturas recomendadas

- Chica, A. B., Bartolomeo, P. y Lupiáñez, J. (2013). Two cognitive and neural systems for endogenous and exogenous spatial attention. *Behavioural Brain Research*, 237, 107-123. doi: 10.1016/j.bbr.2012.09.027.
- Gazzaniga M, Ivry R. B. y Mangun G. (2013). *Cognitive neuroscience. The biology of the mind* (4.^a ed.). Nueva York: W.W. Norton & Company. Se recomienda preferentemente el capítulo 7.
- Johnson M. H. con Haan M. de (2010). *Developmental Cognitive Neuroscience* (3.^a ed.). Nueva York: Willey-Blackwell.
- Petersen, S. E. y Posner, M. I. (2012). The attention system of the human brain: 20 years after. *Annual Review of Neuroscience*, 35, 73-89. doi: 10.1146/annurev-neuro-062111-150525.

Referencias bibliográficas

- Adan, A. (2004). Cronobiología. Aspecto olvidado en el estudio de la conducta. *Psiquiatría Biológica*, 11 (2), 33-40.
- y Almirall, H. (1991). Horne and Östberg Morningness–eveningness questionnaire: A reduced scale. *Personality and Individual Differences*, 12, 241-253.
- Berlyne, D. E. (1960). *Conflict, Arousal and Curiosity*. Nueva York: McGraw-Hill.
- Botvinick, M. M., Cohen, J. D. y Carter, C. S. (2004). Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update. *Trends Cogn Sci*, 8 (12), 539-546.
- Broadbent, D. E. (1958). *Perception and Communication*. Londres: Pergamon Press [ed. cast.: *Percepción y Comunicación*. Madrid: Debate, 1983].
- Bugg, J. M. y Crump, M. J. C. (2012). In support of a distinction between voluntary and stimulus-driven control: A review of the literature on proportion congruent effects. [Original Research]. *Frontiers in Psychology*, 3.
- Chaddock, L., Erickson, K. I., Prakash, R. S., VanPatter, M., Voss, M. W., Pontifex, M. B., Raine, L.

- B., Hillman, C. H. y Kramer, A. F. (2010). Basal ganglia volume is associated with aerobic fitness in preadolescent children. *Developmental neuroscience*, 32, 249-256.
- Chica, A. B. y Lupiáñez, J. (2009). Effects of endogenous and exogenous attention on visual processing: an Inhibition of Return study. *Brain Research*, 1278, 75-85.
- Conners, C. K., Epstein, J. N., Angold, A. y Klaric, J. (2003). Continuous performance test performance in a normative epidemiological sample. *Journal of Abnormal Child Psychology*, 31 (5), 555-562.
- Correa, A. (2010). Enhancing behavioural performance by visual temporal orienting. En A. C. Nobre y J. T. Coull (eds.), *Attention and Time* (págs. 357-370). Oxford: Oxford University Press.
- , Lupiáñez, J. y Tudela, P. (2006). La Percepción del tiempo: Una revisión desde la Neurociencia Cognitiva. (Time perception: A review from Cognitive Neuroscience). *Cognitiva*, 18 (2), 145-168.
- , —, Milliken, B. y Tudela, P. (2004). Endogenous temporal orienting of attention in detection and discrimination tasks. *Perception and Psychophysics*, 66 (2), 264-278.
- Cotman, C. W., Berchtold, N. C. y Christie, L. A. (2007). Exercise builds brain health: key roles of growth factor cascades and inflammation. *Trends in Neuroscience*, 30, 464-472.
- Coull, J. T. y Nobre, A. C. (1998). Where and when to pay attention: The neural systems for directing attention to spatial locations and to time intervals as revealed by both PET and fMRI. *The Journal of Neuroscience*, 18 (18), 7426-7435.
- y — (2008). Dissociating explicit timing from temporal expectation with fMRI. *Current Opinion in Neurobiology*, 18, 1-8.
- Crump, M. J., Gong, Z. y Milliken, B. (2006). The context-specific proportion congruent Stroop effect: location as a contextual cue. *Psychonomic Bulletin & Review*, 13 (2), 316-321.
- , Vaquero, J. M. y Milliken, B. (2008). Context-specific learning and control: the roles of awareness, task relevance, and relative salience. *Consciousness and Cognition*, 17 (1), 22-36.
- Derryberry, D. y Reed, M. A. (2002). Anxiety-related attentional biases and their regulation by attentional control. *J. Abnorm Psychol*, 111 (2), 225-236.
- Doricchi, F., Macci, E., Silvetti, M. y Macaluso, E. (2010). Neural correlates of the spatial and expectancy components of endogenous and stimulus-driven orienting of attention in the Posner task. *Cerebral Cortex*, 20 (7), 1574-1585.
- Driver, J. y Baylis, G. C. (1989). Movement and visual attention: the spotlight metaphor breaks down. *Journal of experimental psychology: Human perception and performance*, 15 (3), 448-456.
- Eriksen, C. W. (1997). La tarea de los flancos y la competición de respuestas: un instrumento útil para investigar una variedad de problemas cognitivos. *Estudios de Psicología*, 57, 93-108.
- Folkard, S. (1997). Black times: temporal determinants of transport safety. *Accident; Analysis and Prevention*, 29 (4), 417-430.
- Friedman-Hill, S. R., Robertson, L. C. y Treisman, A. (1995). Parietal contributions to visual feature binding: evidence from a patient with bilateral lesions. *Science*, 269 (5225), 853-855.
- Grondin, S. (2010). Timing and time perception: a review of recent behavioral and neuroscience findings and theoretical directions. *Attention, Perception & Psychophysics*, 72 (3), 561-582. doi:10.3758/APP.72.3.561.
- Hillman, C. H., Erickson, K. I. y Kramer, A. F. (2008). Be smart, exercise your heart: exercise effects on brain and cognition. *Nat Rev Neurosci*, 9, 58-65.
- , Pontifex, M. B., Raine, L. B., Castelli, D. M., Hall, E. E. y Kramer, A. F. (2009). The effect of acute treadmill walking on cognitive control and academic achievement in preadolescent children. *Neuroscience*, 159, 1044-1054.
- Humphreys, G. W. y Riddoch, M. J. (2003). From what to where: Neuropsychological evidence for implicit interactions between object- and space-based attention. *Psychological Science*, 14 (5), 487-492.

- Ishigami, Y. y Klein, R. M. (2010). Repeated measurement of the components of attention using two versions of the Attention Network Test (ANT): Stability, isolability, robustness, and reliability. *Journal of Neuroscience Methods*, 190 (1), 117-128.
- Ivry, R. B. y Spencer, R. M. C. (2004). The neural representation of time. *Current Opinion in Neurobiology*, 14, 225-232.
- James, W. (1890). *Principles of Psychology*. Nueva York: Holt [ed. cast.: *Principios de Psicología*. México: Fondo de Cultura Económica, 1989].
- Johnson, J. A. y Zatorre, R. J. (2005). Attention to simultaneous unrelated auditory and visual events: Behavioral and neural correlates. *Cerebral Cortex*, 15, 1609-1620.
- Johnston, W. A. y Dark, V. J. (1986). Selective Attention. *Annual Review of Psychology*, 37, 43-75.
- Kahneman, D. (1973). *Attention and Effort*. Englewood-Cliff, N. J.: Prentice-Hall [ed. cast.: *Atención y Esfuerzo*. Madrid: Biblioteca Nueva, 1997].
- (1973). *Attention and effort*. Londres: Prentice Hall.
- Kleitman, N. (1933). Studies on the Physiology of Sleep: VIII. Diurnal Variation in Performance. *American Journal of Physiology-Legacy Content*, 104 (2), 449-456.
- Lasaponara, S., Chica, A. B., Lecce, F., Lupianez, J. y Doricchi, F. (2011). ERP evidence for selective drop in attentional costs in uncertain environments: challenging a purely premotor account of covert orienting of attention. *Neuropsychologia*, 49 (9), 2648-2657.
- Lavie, N. (1995). Perceptual load as necessary condition for selective attention. *Journal of experimental psychology: Human perception and performance*, 21, 451-468.
- Lenné, M. G., Triggs, T. J. y Redman, J. R. (1997). Time of day variations in driving performance. *Accident Analysis & Prevention*, 29 (4), 431-437. doi:10.1016/S0001-4575(97)00022-5.
- Lim, J. y Dinges, D. F. (2008). Sleep deprivation and vigilant attention. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1129, 305-322. doi:10.1196/annals.1417.002.
- Los, S. A. (2010). Foreperiod and sequential effects: theory and data. En A. Nobre y J. T. Coull (eds.), *Attention and Time* (pp. 289-302). Oxford: Oxford University Press.
- Macaluso, E., Frith, C. D. y Driver, J. (2002a). Directing attention to locations and to sensory modalities: Multiple levels of selective processing revealed with PET. *Cerebral Cortex*, 12, 357-368.
- Mackworth, N. H. (1948). The breakdown of vigilance during prolonged visual search. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1(1), 6-21. doi:10.1080/17470214808416738.
- Madrid, J. A. y Rol de Lama, M. A. (eds.) (2006). *Cronobiología básica y clínica*. Editec@Red.
- Manly, Tom, Lewis, G. H., Robertson, I. H., Watson, P. C. y Datta, A. K. (2002). Coffee in the cornflakes: time-of-day as a modulator of executive response control. *Neuropsychologia*, 40 (1), 1-6.
- Mauk, M. D. y Buonomano, D. V. (2004). The neural basis of temporal processing. *Annual Review in Neurosciences*, 27, 307-340.
- Moray, N. (1970). *Attention: selective processes in vision and hearing*. Nueva York: Academic Press.
- Moruzzi, G. y Magoun, H. W. (1949). Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 1 (4), 455-473.
- Niemi, P. y Näätänen, R. (1981). Foreperiod and simple reaction time. *Psychological Bulletin*, 89, 133-162.
- Norman, D. A. y Shallice, T. (1986). Attention to action: Willed and automatic control of behaviour. En Davidson, R. J., Schwartz, G. E. y Shapiro, D. E., *Consciousness and self-regulation*. Nueva York: Plenum Press, pp. 1-14.
- Parasuraman, R. y Davies, D. R. (1984). *Varieties of Attention*. Nueva York: Academic Press.
- (1998). *The attentive brain*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Pereira, A. C. et al., (2007). An in vivo correlate of exercise-induced neurogenesis in the adult dentate

- gyrus. *Proc Natl Acad Sci*, 104, 5638-43.
- Posner, M. I. (1978). *Chronometric explorations of mind*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates.
- (2008). Measuring alertness. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1129, 193-9. doi:10.1196/annals.1417.011.
- y Petersen, S. E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of neuroscience*, 13, 25-42.
- Querido, J. S. y Sheel, A. W. (2007). Regulation of cerebral blood flow during exercise. *Sports Medicine*, 37, 765-782.
- Raichle, M. E., Fiez, J. A., Videen, T. O., MacLeod, A. M., Pardo, J. V., Fox, P. T. *et al.*, (1994). Practice-related changes in human brain functional anatomy during nonmotor learning. *Cerebral Cortex*, 4 (1), 8-26.
- Radcliff, R. y Van Dongen, H. P. (2011). Diffusion model for one-choice reaction-time tasks and the cognitive effects of sleep deprivation. *Proc Natl Acad Science*, 108, 11285-11290.
- Robertson, I. H., Manly, T., Andrade, J., Baddeley, B. T. y Yiend, J. (1997). «Oops!»: performance correlates of everyday attentional failures in traumatic brain injured and normal subjects. *Neuropsychologia*, 35 (6), 747-758.
- y O'Donnell, R. (2010). Vigilant attention. *Attention and Time*, 79-88.
- Rogers, R. D., Shahakian, R. A., Hodges, J. R., Polkey, C. E., Kennard, C. y Robbins, T. W. (1998). Dissociating executive mechanisms of task control following frontal lobe damage and Parkinson's disease. *Brain* 121: 815-842.
- Ruz, M. y Lupiáñez, J. (2002). A review of Attentional Capture: On its automaticity and sensitivity to endogenous control. *Psicológica*, 23, 283-309.
- Sanabria, D., Capizzi, M. y Correa, A. (2011). Rhythms that speed you up. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 37, 236-244.
- Schneider, W. y Shiffrin, R. M. (1977). Controlled and automatic human information processing: I. Detection, Search, and Attention. *Psychological Review*, 84 (1), 1-66.
- Shiffrin, R. M. y Schneider, W. (1977). Controlled and automatic human information processing: II. Perceptual learning, automatic attending and a general theory. *Psychological Review*, 84 (1), 127-190.
- Spence, C. y Read, L. (2003). Speech shadowing while driving: On the difficulty of splitting attention between eye and ear. *Psychological Science*, 14, 251-256.
- Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology*, 18, 643-662.
- Sturm, W. y Willmes, K. (2001). On the functional neuroanatomy of intrinsic and phasic alertness. *NeuroImage*, 14 (1 Pt 2), S76-84. doi:10.1006/nimg.2001.0839.
- Titchener, E. B. (1908). *Lectures on the elementary psychology of feeling and attention*. Nueva York: MacMillan.
- Treisman, A. M. y Gelade, G. (1980). A Feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12, 97-136.
- Triviño, M., Arnedo, M., Lupiáñez, J., Chirivella, J. y Correa, A. (2011). Rhythms can overcome temporal orienting deficit after right frontal damage. *Neuropsychologia*, 49, 3917-3930. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2011.10.009.
- , Correa, A., Arnedo, M. y Lupiáñez, J. (2010a). Temporal orienting deficit after prefrontal damage. *Brain*, 133, 1173-1185.
- , —, —, — y — (2010b). Bases neurales de la atención en el tiempo. *Ciencia Cognitiva*, 4, 37-40.
- Tudela, P. (1981). *Psicología Experimental*. Madrid: UNED.
- (1989). Atención. En J. L. Trespalacios y Tudela, P.: *Percepción y atención*. En J. Mayor y J. L. Pinillos (dirs.): *Tratado de Psicología General*, vol. 3. Madrid: Alhambra.

- (1992). Atención. *Tratado de Psicología General. Atención y percepción* (págs. 119-162). Madrid: Alhambra.
- Vallesi, A., Mussoni, A., Mondani, M., Budai, R., Skrap, M. y Shallice, T. (2007). The neural basis of temporal preparation: insights from brain tumor patients. *Neuropsychologia*, 45 (12), 2755-2763.
- Van Veen, V. y Carter, C. S. (2002). The anterior cingulate as a conflict monitor: fMRI and ERP studies. *Physiol Behav*, 77 (4-5), 477-482.
- Warm, J. S., Parasuraman, R. y Matthews, G. (2008). Vigilance requires hard mental work and is stressful. *Human Factors*, 50 (3), 433-441.
- Wickens, C. D. (2008). Multiple resources and mental workload. *Human Factors*, 50, 449-454.
- Woodrow, H. (1914). The measurement of attention. *Psychological Monographs*, 17, 1-158.

6. Los procesos motores

**Miguel Fernández del Olmo (coord.), Noa Fogelson,
Florentino Huertas Olmedo, Germán Gálvez García y
Joaquín M. Vaquero**

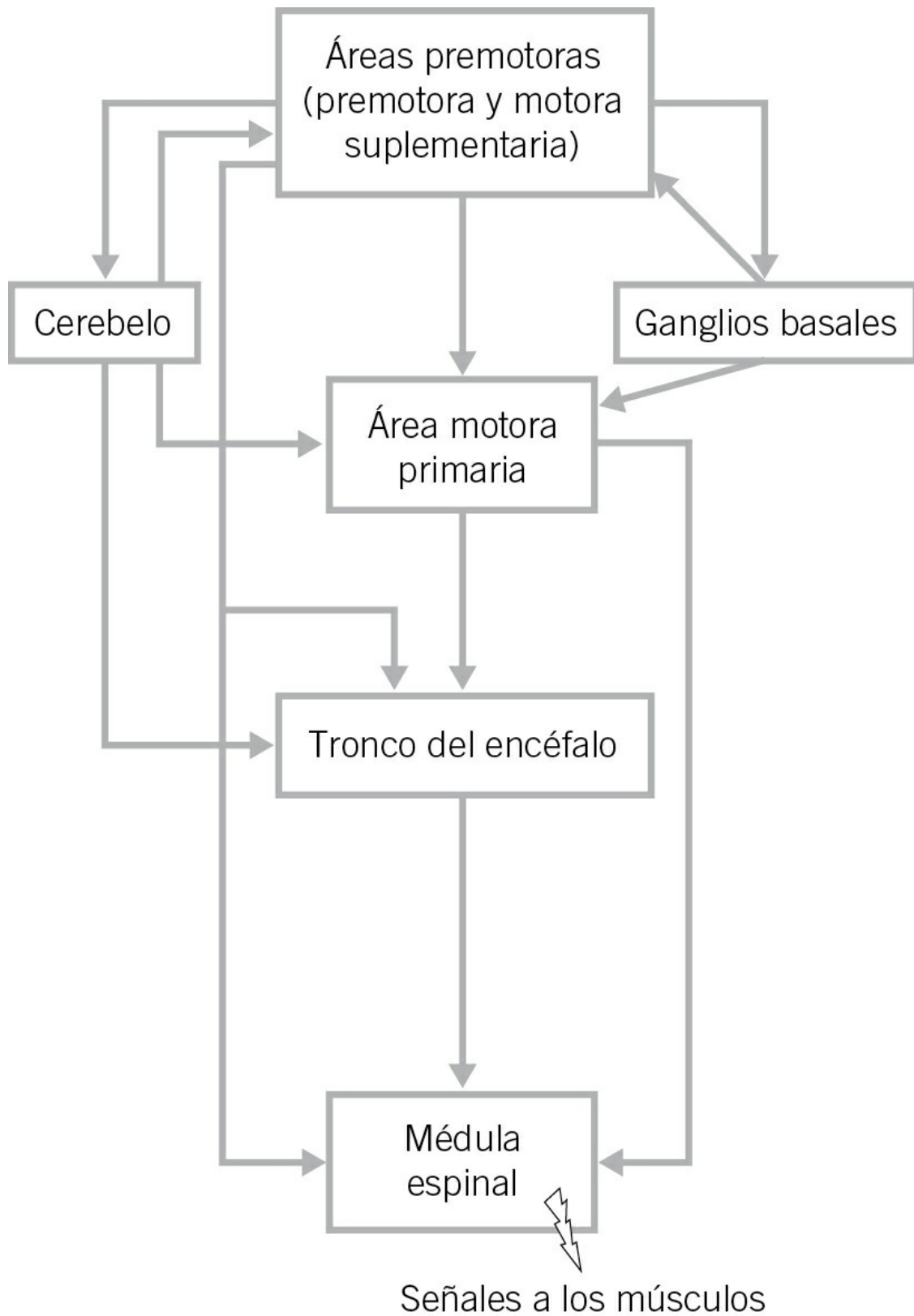
1. Introducción

Tradicionalmente, el sistema motor ha sido considerado como un mero productor de movimiento. Desde la perspectiva del procesamiento de la información (percepción → cognición → movimiento) el sistema motor es el encargado de ejecutar los comandos motores resultado de procesos previos «más cognitivos». Por ello, es común comprobar que libros clásicos de psicología omiten el tópico del control motor, debido a su errónea exclusión de los procesos cognitivos. Sin embargo, esta visión ha sufrido una importante renovación en los últimos 20 años y actualmente se concibe el sistema motor como un sistema implicado en procesos superiores no solo motores sino también en el dominio del lenguaje y la visión. Los mismos procesos implicados en la producción de acciones (o movimientos) pueden estar críticamente implicados en procesos perceptivos, conceptuales y léxicos. En 1991, se publicaba el primer modelo cognitivo que abordaba una nueva manera de concebir los procesos superiores motores en base a estudios de las apraxias y agnosias. Un año después, Giacomo Rizzolatti y colaboradores descubrían en la Universidad de Parma unas neuronas con propiedades sorprendentes, las «neuronas espejo». Desde entonces, numerosos estudios y hallazgos científicos han cambiado por completo nuestra concepción de los procesos motores. En este capítulo, partiendo de una perspectiva clásica del control de la acción, se guiará al lector hacia aspectos más actuales que mostrarán que los procesos motores están estrechamente vinculados a procesos cognitivos.

2. El sistema motor

En la figura 6.1 se muestra un modelo jerárquico del sistema motor, formado por niveles de control o de complejidad del movimiento. Un nivel inferior, que estaría constituido por la médula espinal, sería la responsable de traducir las órdenes motoras elaboradas en los niveles superiores (áreas promotoras) en movimiento, contando siempre con la colaboración de estructuras subcorticales tales como el cerebelo o los ganglios basales que constituirían un nivel intermedio. Aunque se trata de un modelo muy simplista, nos permite de manera pedagógica entender y aproximarnos al rol de cada una de estas estructuras.

Figura 6.1 Modelo jerárquico del SNC (Sistema Nervioso Central). Adaptado de Gazzaniga *et al.*, 2008



La médula espinal no solo contiene las neuronas motoras responsables de

conducir el impulso nervioso hacia el músculo con objeto de provocar una contracción en el mismo, sino que puede además generar por sí misma una clase especial de movimientos, los movimientos reflejos. Además, la médula espinal va a recibir las aferencias procedentes de receptores sensoriales musculares (husos neuromusculares, órganos tendinosos de Golgi) que la informan de cambios en la longitud y tensión de los músculos, información que utilizará para ajustar la acción de estos reflejos y que transmitirá a centros superiores de control a través de diversos tractos sensoriales ascendentes. El premio Nobel Charles Sherrington contribuyó enormemente, a finales del siglo XIX, a conocer los mecanismos y características de los movimientos reflejos que tenían lugar en la médula espinal. Las entradas sensoriales provenientes de diferentes receptores sensoriales musculares sinaptarían con las neuronas motoras espinales constituyendo un arco reflejo y dando lugar a un movimiento reflejo. Para Sherrington, este arco reflejo supondría el componente esencial del movimiento. De este modo, movimientos más complicados podrían resultar de la combinación de diferentes reflejos. Pero esta teoría refleja del movimiento no puede explicar cómo es posible la realización de movimientos sin aferencias sensoriales. De hecho, se sabe que personas que han sufrido neuropatías y carecen de aferencias sensoriales son capaces de realizar movimientos relativamente complejos y eso a pesar de carecer de información propioceptiva, táctil y visual. Ahora bien, la ejecución de dicho movimiento se deteriora a medida que se mantiene su ejecución, debido a que la ausencia de aferencias no le proporciona información sobre si su ejecución es o no correcta, sumándose los errores a medida que continúa la ejecución del movimiento. La implicación de esto es doble; por una parte se confirma la existencia de una representación interna del movimiento (o plan motor) que contiene las órdenes necesarias para realizar el movimiento en ausencia de aferencias, y por otra se constata que las aferencias contribuyen a una correcta ejecución del movimiento proporcionando información sobre el resultado de nuestra ejecución.

Los procesos motores incluyen la planificación, preparación y producción de movimientos con un objetivo determinado (acciones) además de anticipación e interpretación de los movimientos de los otros. Estos procesos

se deben desarrollar en niveles superiores del sistema nervioso central. A las áreas motoras corticales se le han adjudicado dichas funciones. Las áreas motoras tradicionalmente se han clasificado en áreas motoras primarias (AM1) y áreas promotoras, y dentro de estas últimas en área promotora (APM) y área motora suplementaria (AMS). Las áreas premotoras serían las responsables de planificar el movimiento mientras las áreas motoras primarias de ejecutar el mismo. Del mismo modo, la naturaleza del movimiento implicaría un mayor o menor rol de cada área promotora en su planificación. Por ejemplo, movimientos guiados por estímulos externos (recepcionar una bola) implicaría más en su planificación a la APM mientras que en los movimientos guiados internamente (lanzar una bola) sería la AMS la principal responsable. Por tanto, la ejecución de cada uno de estos tipos de movimiento implicaría dos redes de trabajo diferentes, una red «externa» que estaría implicada en movimientos guiados visualmente y que estaría constituida por la corteza parietal posterior, APM y cerebellum, y una red «interna» implicada en movimientos generados internamente y en la que participarían la AMS y los ganglios basales. Un ejemplo dramático de ambos circuitos ocurre en pacientes con lesiones en los ganglios basales como en el caso de pacientes con la enfermedad de Parkinson. Mientras estos pacientes tienen grandes problemas en realizar un patrón de marcha normal, siendo habitual los episodios de bloqueo (en los que el paciente es incapaz de iniciar la marcha), el subir o bajar escaleras no les representa gran dificultad. Ello es debido a que la información visual proveniente de las escaleras demanda una activación de la red «externa», intacta en el paciente con Parkinson, evitando la red «interna» implicada en una marcha automática.

El párrafo anterior evidencia la existencia de redes neuronales que involucran interacciones cortico-subcorticales. Las estructuras subcorticales más relacionadas con el control del movimiento son el cerebelo y los ganglios basales.

Con respecto al cerebelo, John Carew Eccles, premio Nobel de Medicina, pensaba en el cerebelo como un sistema de control por anticipación del movimiento ya iniciado desde la corteza motora, que recibía información desde esta antes de alcanzar la médula espinal y provocar la contracción muscular. Además, proponía que el cerebelo podría integrar la información

de las aferencias periféricas con la información proveniente de la corteza motora (Eccles *et al.*, 1971). Esta idea requiere que el cerebelo tenga una «copia eferente» de las señales corticales para poder compararlas con la información aferente proveniente de la periferia y a partir de esta comparación modificar la «copia eferente». La fisiología cerebelar podría apoyar esta teoría. Varios estudios parecen indicar que los núcleos interpósito y dentado señalan diferentes aspectos del control motor; la información acerca de la intención del movimiento desde la corteza motora, a través del núcleo dentado, y la información sensorial sobre cómo el movimiento está siendo actualmente realizado, a través del interpósito. Estos núcleos constituirían una parte sustancial de los requerimientos de Eccles para corroborar su teoría del cerebelo como sistema de anticipación. Presumiblemente, una comparación entre el movimiento «ideado» y el actual tendría lugar en algún punto de la vía cerebelo-tálamo-cortical. Esto significa un mecanismo de detección de error que permitiría su posterior corrección dando lugar a un movimiento coordinado. Se ha sugerido que solo el núcleo interpósito podría ser el comparador, es decir el encargado en detectar el error. El interpósito se encontraría en una posición ideal para esta función ya que recibe gran cantidad de información desde la periferia junto con las entradas corticales. Una extensión de esta idea es que el interpósito podría ser más importante en la adquisición y aprendizaje de nuevos movimientos. Una vez que un movimiento es aprendido, la corteza motora podría actuar liberando un programa almacenado en el núcleo dentado que no necesitaría de entradas aferentes permitiendo realizarlo más rápidamente. Estudios electrofisiológicos y estudios con pacientes con afectaciones cerebelosas parecen indicar que el cerebelo desempeña un gran rol en controlar la secuencia de activación de grupos musculares implicados en un movimiento balístico (véase por ejemplo el patrón de triple activación), procesos de adaptación motora (como campos de fuerza impuestos durante movimientos de alcance o la adaptación al uso de prismas que desplazan el campo visual) y cómo no de aprendizaje motor (el reflejo palpebral).

En relación con los ganglios basales (GB), su implicación en el control del movimiento como en el aprendizaje motor dista de estar tan clara como en el caso del cerebelo. Su papel en el control del movimiento se podría resumir

como (Rothwell 1994):

1. Los GB actúan impidiendo la aparición de movimientos no deseados a la vez que permite que ocurra el movimiento voluntario. Esta hipótesis propuesta por diferentes investigadores se justifica del siguiente modo: las salidas de los GB son inhibitoras y las células responsables descargan a altas frecuencias actuando como un «freno» de los generadores de patrón motor de la corteza motora o tronco encefálico. Cuando un movimiento es iniciado por un generador de patrón motor, las neuronas del Globo Pálido interno (uno de los núcleos que constituyen los GB) que proyectan a ese generador disminuyen su actividad, con lo cual liberan el «freno» y permiten que dicho movimiento tenga lugar, mientras que otras neuronas de este mismo núcleo incrementan su actividad sobre otros generadores de patrón motor activando el «freno» y evitando que interfieran con el movimiento voluntario.
2. Los ganglios basales pueden facilitar o dificultar la realización del movimiento mediante las vías directa e indirecta. Esta hipótesis se basa en el equilibrio entre las dos vías fisiológicas propuestas como modelo de funcionamiento de los GB, la directa o excitadora y la indirecta o inhibitora, de modo que un incremento en la vía directa podría provocar un incremento anormal del movimiento («corea») y un incremento de la vía indirecta provocaría una disminución del movimiento (Parkinson).
3. Los GB son los responsables de la ejecución automática de los movimientos secuenciales aprendidos. Algunos investigadores sugieren que los GB desempeñan un papel fundamental en la realización de la gran parte de los movimientos automáticos y secuenciales, concretamente en el cambio desde una subunidad de la secuencia a la siguiente. Esta idea surge de las observaciones clínicas de pacientes con la enfermedad de Parkinson los cuales realizan mucho peor los movimientos secuenciales que cada uno de los submovimientos de la secuencia por separado.

No obstante, el lector debe tener en cuenta que las funciones de los ganglios basales y del cerebelo no quedan circunscritas al control motor, sino que tienen una gran implicación en funciones ejecutivas/cognitivas. Por tanto, el abordaje de la implicación de estas estructuras en el movimiento humano debe ser hecho considerando que dicha implicación puede estar muy condicionada por el contexto de demanda emocional y cognitiva en el que el movimiento tiene lugar.

3. Atención y conducta motora

Le propongo al lector que en estos momentos se imagine su escritorio, los distintos objetos que hay: ordenador portátil, libros, papeles, una taza de café... Si nos encontramos frente al ordenador y quisiéramos coger esa taza, una multitud de procesos mentales entrarían en juego. Para asir esa taza se podría pensar que simplemente es necesario estirar el brazo para agarrarla y que, por tanto, solo es necesario activar los músculos que mueven el brazo hasta esa posición. Sin embargo, previamente a la activación de los músculos hay muchos procesos de selección de información, establecimiento de metas, planificación de la acción, etc. Del estudio de todos estos procesos se han encargado áreas como la biomecánica y el control motor. El problema de los manuales clásicos de control motor es que en general describen que hay fases previas antes de la programación motora, pero solo en muy pocos casos ofrecen una explicación global en la que se dé a otros procesos cognitivos como la atención la relevancia que tienen. Sin esos elementos en el cuerpo de la explicación es difícil explicar que, por ejemplo, para asir la taza hace falta seleccionar la posición, frente a la situación de otros elementos distractores, al tiempo que se tienen en cuenta a estos para programar adecuadamente la acción para así evitarlos y no chocar con ellos. En un primer momento tendríamos que seleccionar el estímulo relevante, en este caso la taza, de entre todos los objetos que hay en la mesa. Para ello tendríamos por una parte que focalizar nuestra atención en la taza y por otra realizar el movimiento de agarre. Esta secuencia implica que deberemos escoger un movimiento que lleve con éxito la acción de agarre evitando esos obstáculos que hay en la

mesa. Por otra parte, si apartamos un objeto con una mano y utilizamos la otra para asir la taza, tendremos que determinar qué momento es el propicio para comenzar la acción de agarre. Por tanto, tendremos que focalizar nuestra atención en el momento exacto para efectuar la acción correctamente ya que en caso contrario podremos chocar la mano que va a asir la taza con el otro objeto.

En los últimos quince años se ha incrementado el número de estudios focalizados en la relación entre la atención y conducta motora centrándose mayoritariamente en cómo la conducta motora influye en diversos efectos atencionales. Maylor (1985) realizó el primer estudio en esta línea. Este estudio se centró en la influencia de respuestas manuales y sacádicas en los efectos de Facilitación e Inhibición de Retorno (IR). IR consiste en mayores tiempos de reacción para responder a lugares a los que se ha orientado la atención de manera involuntaria previamente. Maylor sugiere una disociación de la IR en respuestas manuales y sacádicas, aunque nunca encontró Facilitación en los movimientos sacádicos ni diferencias en la magnitud de facilitación aunque sí mayor IR para movimientos sacádicos. Aunque estos resultados han sido confirmados en experimentos similares, otros estudios no encuentran diferencias en la IR en la comparación de estos movimientos. Aunque ciertos estudios muestran que los efectos de validez no siguen el mismo curso temporal en sácadas y movimientos manuales, desarrollándose la IR más rápidamente en respuestas sacádicas, no se encontraron tamaños similares de facilitación e IR en ambos tipos de movimiento, en contra de los hallazgos de Maylor (1985).

A la luz de estos resultados, Khatoon, Briand y Sereno (2002) desarrollaron cuatro experimentos, donde manipulaban la complejidad de la respuesta, en función de que el *mapping* estímulo-respuesta fuera directo o indirecto. La manipulación que ellos realizaron del *mapping* respondía a la congruencia del proceso estímulo respuesta. Por ejemplo; la respuesta sacádica indirecta era hacer un movimiento hacia el lado contrario adonde aparece el *target*). Los resultados fueron que la IR se producía más tardíamente cuando el *mapping* estímulo-respuesta era indirecto concluyendo que el intervalo en el que aparece la IR puede ser sistemáticamente retrasado variando en función de la naturaleza de la respuesta que los sujetos tienen que

realizar. Aunque anteriormente se había propuesto que la distinción entre respuestas sacádicas y manuales per se era la clave para explicar las diferencias en los cursos temporales y tamaño de los efectos de validez, ellos encontraron que la naturaleza directa o indirecta del *mapping* estímulo respuesta provee una explicación mejor para la mayoría de las diferencias en el curso temporal de los efectos de validez. Recientes estudios comparando una acción de alcance y agarre han encontrando que sí hay claras diferencias tanto en la Facilitación como en la IR en distintas acciones motoras, incluso cuando estas tienen un grado de complejidad motora parecida (movimientos manuales). Estas diferencias son encontradas en el principio del movimiento (actividad muscular) y van disminuyendo en el transcurso de la acción, lo que indica que gran parte del movimiento se programa antes de que se empiece a ejecutar. La implicación de estos resultados en líneas generales pone de manifiesto la estrecha relación entre la atención exógena y la conducta motora. Los efectos atencionales descritos (tanto Facilitación como IR) aumentan su magnitud cuando la conducta motora a realizar tiene menos parámetros cinemáticos en su programación motora, lo que conlleva diferentes implicaciones como, por ejemplo, el uso de tareas motoras sencillas si se quiere obtener una mayor magnitud en los efectos atencionales.

Por último, el descubrimiento de las neuronas espejo aporta otra perspectiva a la relación entre atención y conducta motora, postulando que un grupo de neuronas pueden ser las encargadas de percibir un objeto y programar el subsecuente programa motor asociado a dicho objeto (ver el apartado Sistema de neuronas espejo: imitando, observando y entendiendo el movimiento).

Aparte de la orientación de la atención en el espacio, la orientación de la atención en el tiempo es fundamental dentro de la conducta motora, ya que determinará el momento exacto para el inicio de esta. El *timing* es fundamental en la realización de una secuencia motora y, como apuntábamos anteriormente, un error en determinar el inicio de la secuencia motora puede acarrear la falta de eficacia de esta. Los orígenes de los estudios de la atención en el tiempo se remontan a la mitad del siglo xx. Los resultados de los estudios de orientación atencional manifestaban que los participantes eran sensibles a regularidades temporales que se manifestaban en expectativas

temporales que mejoraban sus tiempos de reacción. Por ejemplo, en la prueba de 60 metros lisos de atletismo, imagine que sabemos que el juez de salidas siempre emplea el mismo intervalo de tiempo entre la voz de «¡listos!» y el disparo de salida. Si sabemos que este juez dará la salida de nuestra prueba y que la velocidad de reacción es clave en esta modalidad deportiva, una parte importante del entrenamiento se centrará en el ensayo de la puesta de acción, dado que sabremos el intervalo de tiempo que transcurrirá entre esos estímulos e intentaremos estar preparados al máximo para responder ante la voz de «listos», ya que tenemos una expectativa temporal. La generación de expectativas provoca una mejora en las latencias y precisión (Niemi y Naätänen, 1981) cuando hay un mayor tiempo para la preparación. Un claro ejemplo de este beneficio se puede comprobar en la investigación sobre el efecto de Foreperiod o efecto de SOA, que se explica por procesos de cómputo de probabilidades de aparición del *target*, que se usan en la preparación y repreparación temporal: si el *target* aparece siempre (es decir, no hay *catch trials*), y se manipulan varios SOA de forma aleatoria dentro del mismo bloque, conforme más tiempo pasa más probable es que aparezca el *target*. De esta forma, cuando se llega al SOA más largo, la probabilidad es del 100%. Este efecto se relaciona con la orientación temporal de la atención o la generación de expectativas, causadas por una señal de aviso. Esto significa que cuando el sujeto tiene más tiempo para preparar su respuesta motora en los ensayos con SOA largo es más rápido.

4. Alteraciones de las habilidades motoras: apraxias

Con lo comentado anteriormente, resulta bastante evidente la afirmación de que es imposible asignar con precisión a una zona concreta del Sistema Nervioso Central o Periférico dónde se localizan las bases neurofisiológicas de los procesos que gobiernan la conducta motriz, puesto que se ha observado que existen multitud de estructuras neurales (córtex, ganglios basales, cerebelo...) y áreas corticales (lóbulos frontales, parietales, cuerpo calloso...) que intervienen tanto en la planificación como en la ejecución del acto motor.

complejo. Por lo tanto, aquellas alteraciones anatómicas o funcionales de suficiente entidad que afecten a dichas estructuras (sensitivas o motoras) pueden alterar el normal desarrollo de la conducta motriz. La gran complejidad de etiologías que pueden subyacer a la aparición de trastornos en cualquiera de las fases en las que se desarrollan los procesos motores, así como la gran diversidad de tipos de acciones existentes (conscientes, dirigidas visualmente, automatismos, reflejos...) hace que en este capítulo tengamos que limitar el contexto de nuestra exposición a aquellos que suelen resultar claves para el desarrollo de la mayoría de las acciones de la vida diaria: las «praxias».

Las praxias se definen como la capacidad de realizar movimientos aprendidos que surgen como respuesta a unos determinados estímulos (hablar, caminar, vestirse, agarrar objetos...). Dichas acciones se basan en la existencia de dos componentes: el conceptual, basado en el conocimiento de la función de las extremidades, objetos y herramientas; y el de producción, que contiene aquella información espaciotemporal necesaria para la realización de los movimientos. Además, expertos en esta temática suelen coincidir a la hora de resaltar que la «praxis» o praxia se basa en tres procesos básicos: a) Imaginación o «ideación», mediante la que se genera la idea de cómo se podría interactuar con el entorno; b) planificación o programación motriz, mediante la que se organiza el programa de acción específico; y c) la ejecución, consistente en la realización concreta del acto motor.

En oposición, el término «apraxia», utilizado inicialmente por Liepmann (1900), se concebiría a nivel básico como una incapacidad o alteración para realizar las praxias o movimientos propositivos, sin que exista ningún tipo de deficiencia sensorial, parálisis motora o disfunción en la regulación del tono muscular o postural (Geschwind, 1975). Las apraxias son desórdenes complejos del movimiento que en muchas ocasiones suelen estar asociadas a problemas neurológicos en el hemisferio izquierdo, aunque también pueden afectar a otras zonas corticales (Gravenhorst y Walter, 2007) (ver figura 6.2).

Tradicionalmente se han empleado dos modelos aplicados para explicar la apraxia en base a la teoría del control motor: el modelo clásico de procesamiento de la información en tres fases y el modelo de Rothi. El

modelo clásico de procesamiento de la información presenta las etapas cognitivas implicadas en el control motor, aunque sin incluir los recursos de memoria y procesos de aprendizaje que afectan a cada módulo. Esta es la principal aportación del modelo de Rothi, ya que este define los recursos de memoria en forma de «praxicones»¹ de entrada y salida que complementan en modelo inicial de tres fases. La figura 6.3 muestra el paralelismo existente entre ambos modelos.

Figura 6.2 Estructuras corticales implicadas en las apraxias

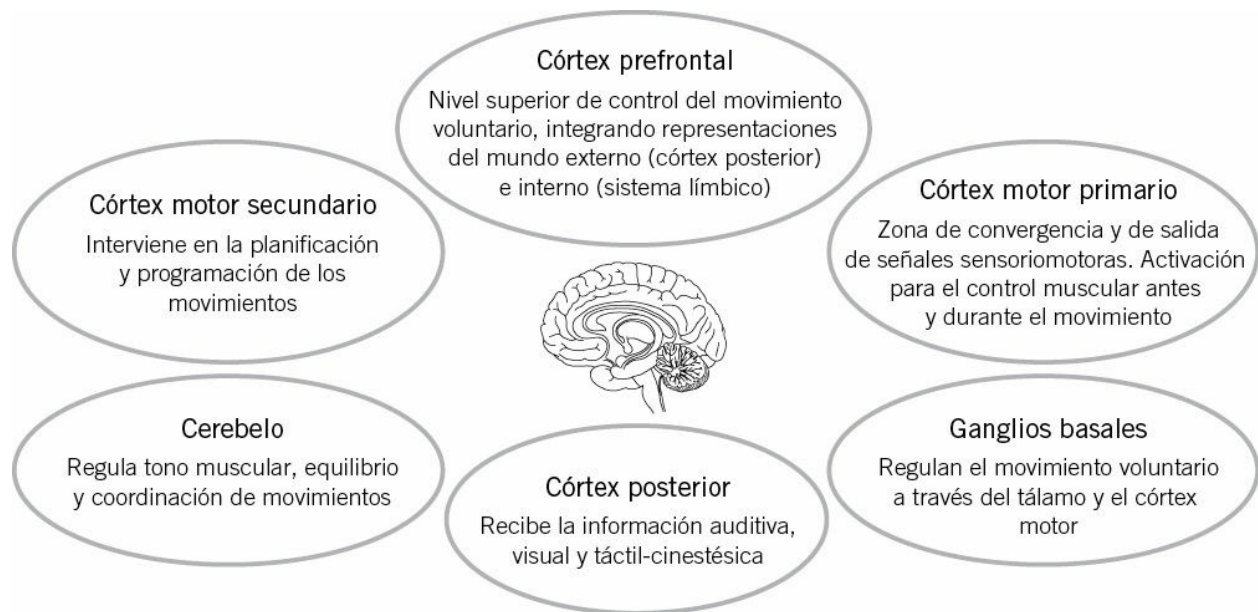
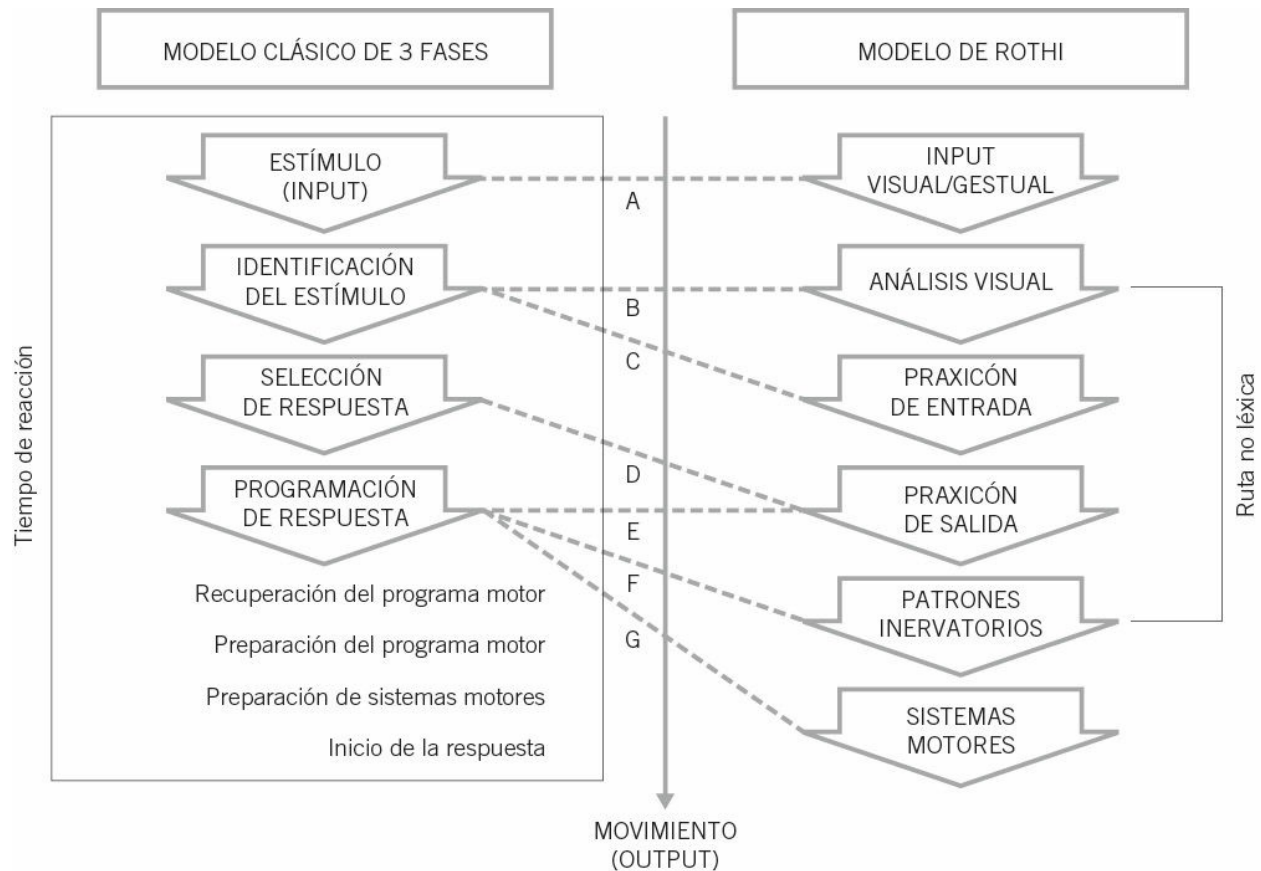


Figura 6.3 Paralelismo entre dos modelos de control motor: modelo clásico de 3 fases y modelo de Rothi. Adaptada de Gravenhorst y Walter, *Cognitive Models of Apraxia and Motor Control*, 2007, pp. 396, fig. 2



La revisión de la literatura en este contexto muestra la existencia de multitud de tipos de apraxias, normalmente clasificadas en base al tipo de alteración que se manifiesta. Inicialmente, y basándonos en el modelo funcional de la actividad gestual planteado por Liepmann, podríamos definir dos tipos fundamentales de apraxias: la ideatoria y la ideomotora.

La apraxia ideatoria se caracteriza porque se vería afectada la fase de representación mental o «esquema mental» de la acción, incluyendo el programa de sucesión de secuencias de movimientos implicadas en la conducta motriz compleja. En este caso, la persona que la padece selecciona los patrones motores parciales de un modo adecuado, pero en la programación de la acción se altera el orden o suprime alguna fase del movimiento, por lo que la acción se realiza de un modo desordenado, o usa

un objeto como si fuera otro. El ejemplo clásico es el de aquel paciente incapaz de encender un cigarrillo porque se «salta» el uso de la cerilla, el encendido del mechero... Suele atribuirse a una topografía lesional difusa o, cuando menos, bilateral.

En la apraxia ideomotora se ven alteradas aquellas estructuras neurales intermedias (normalmente asociadas al área parietal izquierda) que almacenan la «fórmula cinética» del movimiento o la imagen del acto a realizar. Se trata de una incapacidad de realizar un movimiento propuesto debido a una alteración de los mecanismos de producción espacial o temporal descritos anteriormente. Así, la persona que sufre este tipo de apraxia mantiene intacta tanto la imagen del movimiento como la secuencia cinética de movimientos. Sin embargo, esa alteración a nivel simbólico hace que el paciente sea incapaz de desencadenar ciertas acciones propositivas, responder a una orden, o realizar una imitación de un gesto solicitado, aunque a veces realiza ese gesto espontáneamente o en un contexto familiar.

Aparte de estos dos tipos de apraxias fundamentales, en función de su nivel de manifestación más específica, y según las estructuras neurales a las que afectan, pueden distinguirse otros tipos de apraxia. Por ejemplo, la apraxia constructiva se manifiesta por la dificultad de la persona para construir un esquema, o construir un modelo con cubos o ladrillos, relacionándose con lesiones temporoparietooccipitales. Otra apraxia bastante frecuente es la denominada «apraxia del vestir» y que se asocian a alteraciones o modificaciones del esquema corporal normalmente asociadas a lesiones del lóbulo parietal. Aunque es de carácter más particular, también se ha descrito a nivel clínico la denominada «apraxia de la marcha», asociada a lesiones frontales bilaterales, y consistente en una dificultad para caminar, en la que la persona que la sufre suele desplazarse empleando pasos cortos e inseguros, sin apenas despegar los pies del suelo, y que se diferencia de los pacientes con daño en el cerebelo, en que los primeros no amplían la base de sustentación. Otro tipo de apraxia, aunque suele asociarse a la apraxia ideomotora, es la conocida como «apraxia conceptual», en la que la alteración del movimiento se debe a errores de contenido (descritos anteriormente) y es muy frecuente en la enfermedad de Alzheimer. Finalmente, otros autores llegan a diferenciar la denominada «apraxia de

disociación verbal-motora», que se manifiesta en la incapacidad de los pacientes para realizar una acción cuando esta se le ordena de forma verbal, mientras que son capaces de realizarla por imitación. Es por ello que, aunque existen bastantes controversias, esta apraxia se relaciona con alteraciones al acceso a áreas corticales del lenguaje y el giro angular en el córtex parietal.

Tras la lectura de este capítulo, el lector ha de ser consciente de la complejidad que subyace al hecho de diagnosticar de forma precisa una determinada alteración de la motricidad humana. Desde aquí, aunque resulte evidente, nos atrevemos a recordar que en el análisis de los trastornos del movimiento es fundamental un enfoque interdisciplinar desde distintas áreas de la neurociencia, el cual permita abordar en profundidad el estudio de las estructuras, componentes y manifestaciones alteradas que posibiliten la obtención de diagnósticos más precisos y optimicen los procesos de tratamiento e intervención clínica.

5. Sistema de neuronas espejo. Imitando, observando y entendiendo el movimiento

Hace medio siglo Albert Bandura pretendía atraer el interés por investigar el aprendizaje vicario poniendo de relieve que la observación del comportamiento de otras personas es la fuente esencial de nuestro comportamiento. La experiencia personal, en términos de las consecuencias favorables o perjudiciales de lo que hacemos, no podría proporcionarnos el amplio repertorio que, para bien y para mal, atesoramos; a la experiencia propia le quedaría reservada otra función también primordial: mantener o despreciar la imitación de lo observado atendiendo a las consecuencias de expresarlo.

Dentro de la multitud de comportamientos que imitamos, la sencillez de algunas de esas conductas nos permite aprenderlas sin intención, y en ocasiones sin consciencia de que una nueva conducta se ha instalado en la potencialidad de nuestro hacer; dicho de otro modo, no pudimos preguntarnos por la pertinencia de tal imitación. Son los llamados aprendizajes implícitos, que igual nos someten para que hablemos moviendo las manos de la misma

forma que alguno de nuestros padres, como nos imbuyen un sinfín de patrones sociales —con frecuencia de dudoso beneficio social—.

Sin embargo, otras veces el comportamiento imitado encierra una complejidad que hace necesaria la intención de aprender. En tales casos la tarea se facilita enormemente si se dispone de un modelo que nos repita sus movimientos, pero, sobre todo, el éxito de la imitación reside muy especialmente en contar con un experto capaz de indicarnos qué fragmentos de ese movimiento complejo son los verdaderamente relevantes. Su papel sería clave para dirigir nuestra atención dentro de esa cadena de movimientos que el modelo despliega como si fuera una sola unidad de acción. Nos referimos a la dirección de nuestros procesos de atención selectiva, procesos que hay que orientar para que quien quiera aprender a sacar jugando al tenis no se distraiga mirando los botes del tenista mientras podría observar cómo empuña la raqueta y se coloca de perfil a la pista.

Estos movimientos complejos y secuenciales son la esencia de lo que se conoce como técnicas, y de ellas se nutren las habilidades motrices. Como decimos, su aprendizaje por imitación requiere descomponer el movimiento en fragmentos relevantes —seleccionados por nuestra atención— pero, además, su retención se beneficia del desarrollo de códigos verbales y visuales. Hablamos de pasos que puedan describirse verbalmente al tiempo que vemos o imaginamos al modelo; estamos formando el aprendizaje explícito (intencional) a la espera de que la práctica nos permita en última instancia olvidarnos de que un día le pusimos palabras.

En efecto, solo la práctica permitirá condensar los fragmentos en una sola unidad de movimiento y habremos emulado al modelo. Lo que comenzó siendo un aprendizaje explícito gracias a la repetición se convierte en una ejecución automática —procedimental—. Atención selectiva a fragmentos, retención que conecta lo visual con lo verbal, y práctica, de esta forma muchos aprendimos o perfeccionamos nuestra forma de nadar o de lanzar a canasta (un par de ejemplos entre mil), y otros tantos aprenden increíbles secuencias de movimientos, dolorosas en algunos casos, pero que son capaces de automatizar hasta poder expresarlas mientras ocupan su mente fijándose en la oposición de un rival en la pista, o incluso esbozan una sonrisa ante el dolor como en el caso de la danza.

Por supuesto, no todo consiste en dividir, retener y practicar; podemos carecer de las capacidades físicas necesarias para ciertas habilidades, pero en otros casos el escollo habita en la dificultad para «creérselo». Bandura (siempre Bandura) denominó y estudió en profundidad esta cuestión bajo la acertada expresión de expectativas de eficacia (Bandura, 1977, 1997). Estas expectativas se definen como la confianza que tenemos en que vamos a hacer algo bien. El estudio de los factores determinantes de este tipo de expectativas nos revela la importancia de la práctica gradual y el recuerdo de nuestros buenos desempeños como elementos fundamentales para mejorarlas, pero a ello se suma también el ejemplo (una vez más) exitoso de personas que no consideramos más dotadas que nosotros, el aliento de quienes confiamos en su criterio, y saber regular esas reacciones corporales tan condicionadas a que las cosas irán mal. En otras palabras, se puede trabajar nuestra confianza en que lo que vamos a hacer saldrá bien.

Si hace medio siglo Bandura subrayaba la trascendencia del aprendizaje por observación para poder explicar tanto la variedad de nuestro comportamiento como la complejidad que alcanza en muchos casos, el final del siglo xx nos deparó un hallazgo que quizá nos permita comprender la ubicuidad de esta forma de aprendizaje. Como tantas otras veces, una observación por casualidad ofrece nuevas respuestas a viejas preguntas, pero en este caso la envergadura de los interrogantes con los que puede conectarse cuenta con escasos ejemplos en la historia reciente de la ciencia: nos referimos al descubrimiento de las neuronas espejo por parte del grupo de la Universidad de Parma de Giacomo Rizzolatti y colaboradores (Di Pellegrino *et al.*, 1992).

Hasta el momento en el que se produjo el citado descubrimiento, este grupo de investigadores italianos era conocido por el estudio de las neuronas especializadas en el control del movimiento. En sus trabajos utilizaban monos (macacos rhesus) como sujeto experimental para poder implantar en el cerebro electrodos que recogieran la actividad de una sola neurona mientras se emitían determinadas acciones. De esta forma, observaron que ciertas neuronas situadas en el córtex premotor del lóbulo frontal lateral descargaban cuando el mono realizaba una acción como coger un objeto para introducirlo en un cubo, mientras que otras neuronas de la misma región hacían lo propio

para otra acción también muy específica, por ejemplo, coger comida para llevársela a la boca. En definitiva, diferentes neuronas se disparaban en diferentes acciones.

Pero la historia que nos trae hasta aquí comienza cuando una de esas neuronas que había presentado actividad al llevar a cabo ciertos movimientos comienza a disparar estando el mono parado; en ese momento uno de los experimentadores estaba cogiendo un plátano. Ni que decir tiene que la sorpresa y la creencia de que algo estaba fallando fueron las primeras reacciones. El experimentador repitió varias veces la acción y el hecho quedó corroborado: ciertas neuronas se activaban no solo cuando se lleva a cabo una acción sino también cuando otro individuo lleva a cabo esa misma acción.

Esta propiedad inspiró en sus descubridores el sobrenombre de neuronas espejo y el grupo comenzó una nueva andadura en búsqueda de precisar los elementos de la acción a los que esas neuronas eran sensibles. En una serie de experimentos publicada en *Science* (Fogassi *et al.*, 2005), registraron la actividad de 41 neuronas espejo situadas en el lóbulo parietal inferior de dos monos. Estas neuronas respondían tanto a la acción de coger un objeto como a la observación de esa misma conducta realizada por el experimentador, pero la mayoría respondía de una forma más específica aún. Algunas producían su descarga cuando el experimentador cogía un trozo de comida y se lo llevaba a la boca y no cuando tomaba un objeto para depositarlo dentro de un pequeño cubo; en cambio, otras neuronas respondían a la inversa. Esta selectividad se mantuvo al introducir otra condición en la que el objeto depositado en el cubo era también comida, descartando de este modo que las preferencias de las neuronas obedecieran al tipo de objeto agarrado. Las neuronas, por tanto, parecían activarse de acuerdo con el objetivo final, según la intención que se le supone al observado.

La sospecha de que se estuvieran «leyendo» intenciones recibió un especial apoyo al comprobarse que estas neuronas repetían su descarga aunque el objetivo fuera alcanzado con otros movimientos. Las neuronas que se activaban con mayor intensidad en la acción de depositar un objeto mantenían ese nivel de descarga con independencia de que el cubo para depositarlo se encontrara delante del mono o cerca de su boca, dos ubicaciones que requerían diferentes movimientos. Y en consonancia con lo

anterior, aquellas neuronas que respondían especialmente mientras el mono se llevaba comida a la boca, no se comportaban de tal manera si esos mismos movimientos se efectuaban con el fin de depositar un objeto en un cubo situado junto a su boca; es decir, la similitud en los movimientos tampoco confundía a estas neuronas. Las piezas parecían encajar: un grupo de neuronas para una intención.

Si la actividad de la neurona estaba vinculada al objetivo de la acción y no a los movimientos concretos ejecutados, la interpretación de la intención en estos experimentos parecía estar fuertemente determinada por la presencia o ausencia del cubo. En términos más amplios, la comprensión del objetivo del individuo observado ocurriría cuando su movimiento con el objeto asido es impregnado por la información del contexto, rompiendo así cualquier ambigüedad. Y por supuesto, todo partiendo de que ese comportamiento observado provoca la descarga del mismo grupo de neuronas que se activarían si nosotros lleváramos a cabo tal acción; puesto que en tal contexto tendríamos claro cuál sería el objetivo de nuestra acción: cuando esas neuronas se activen la comprensión del objetivo de otro individuo será automática.

Hoy día se asume que la principal función de las neuronas espejo consistiría en permitirnos comprender los objetivos de las acciones que vemos en otros, y en este sentido su desconexión de los movimientos específicos quizá explique por qué el aprendizaje de habilidades complejas requiere el concienzudo trabajo de fragmentar el movimiento, ser orientado por parte de un experto y practicar de forma repetida. No imitamos cadenas tan fácilmente como intenciones. Pero por ello también la existencia de estas neuronas nos catapulta a entresijos de enorme relevancia para la comprensión de cómo el mundo social se modula en nuestra mente. El trabajo investigador durante las dos últimas décadas sitúa su alcance en fenómenos como la impresionante evolución del lenguaje en edades tempranas, la empatía y nuestra tendencia a teorizar sobre la mente de otros, e incluso en una hipotética relación entre los efectos de la carencia de estas neuronas y los trastornos del espectro autista. Algunos autores se sirven de estas neuronas espejo para explicar la intrigante asincronía entre la evolución del cerebro humano (cuyo tamaño no cambia desde hace 250.000 años) y la eclosión de

impresionantes y repentinos cambios culturales en momentos posteriores (desde la aparición de hitos como la extensión de las herramientas con diversos usos, el arte o las creencias religiosas hace 40.000 años, hasta todo lo acontecido tras la revolución industrial). La imitación llenaría el espacio que solo parecía explicable por la genética.

Recientemente, el grupo de Mukamel en UCLA ha llevado a cabo registros de la actividad extracelular en humanos y, en consonancia con el optimismo que desprende el párrafo anterior, han documentado la presencia de neuronas espejo en regiones más allá de las registradas en primates (Mukamel *et al.*, 2010). Si las primeras investigaciones las situaba, al menos en el macaco, en el lóbulo frontal lateral y en el lóbulo parietal inferior, en humanos ya se cuenta con muestras en el lóbulo temporal medial (vinculadas a la memoria) o el lóbulo frontal medial (implicadas en la iniciación del movimiento). También en este estudio los movimientos reflejados se extienden: se han observado neuronas espejo para las expresiones faciales de emociones.

En definitiva, parece confirmarse que estas neuronas no escatiman en la riqueza de su reflejo de las acciones de los demás. Allá donde se vea a alguien haciendo algo dispararán haciéndonos comprender no solo intenciones, también emociones a través de la expresión facial y lo que queda por descubrir. Quizá estemos ante la piedra angular de la impresionante capacidad de cada persona para aprender de sus semejantes y del colectivo para revolucionar los modos de vida a la velocidad de la luz para nuestros resortes filogenéticos. No obstante, dado el entusiasmo y la expectación que ha seguido al descubrimiento del sistema de neuronas espejo es necesario concentrarse en el desarrollo de métodos que permitan localizar esas neuronas en el cerebro humano, qué información es relevante para la interpretación de la acción de otros, evaluar la relación causal entre las neuronas espejo y funciones mentales de alta jerarquía y tratar de entender la evolución de este sistema. En resumen, demos ahora prioridad a la ciencia en forma de estudios científicos rigurosos y aparquemos temporalmente especulaciones y controversias para transformar el hallazgo de las neuronas espejo en un conocimiento científico sólido. Por el momento, no dejemos de movernos.

Lecturas recomendadas

- Rothwell, John (1994). *Control of human voluntary movement*. Londres: Chapman and Hall.
- Gazzaniga, M., Ivry, R. B., Mangun, G. (2014). *Cognitive neuroscience. The biology of the mind* (4.^a ed.). Londres: W.W. Norton & Company. Capítulo 8: Control of Action.
- Fernández del Olmo, M. (2012). *Neurofisiología aplicada a la actividad física*. Madrid: Síntesis.

Referencias bibliográficas

- Bandura, A. (1977). Self-efficacy: Toward a unifying theory of behavioral change. *Psychological Review*, 84, 191-215.
- (1997). *Self-efficacy: The exercise of control*. Nueva York: Freeman.
- Di Pellegrino, G., Fadiga, L., Fogassi, L., Gallese, V. y Rizzolatti, G. (1992). Understanding motor events: a neurophysiological study. *Experimental Brain Research*, 91, 176-180.
- Eccles, J. C., Sabah, N. H., Schmidt, R. F. y Táboríková, H. (1971). Significance of dual input to cat cerebellum via mossy and climbing fibres. *J Physiol. Oct.*; 218 Suppl: 90P-91P.
- Fogassi, L., Ferrari, P. F., Gesierich, B., Rozzi, S., Chersi F. y Rizzolatti, G. (2005). Parietal lobe: from action organization to intention understanding. *Science*, 308, 662-667.
- Geschwind, N. (1975). The apraxias: neural mechanisms of disorders of learned movements. *American Scientist*, 63, 188-195.
- Gravenhorst, R. M. y Walter, C. B. (2007). Cognitive Models of Apraxia and Motor Control: Linking Theories and Methods Across Two Complementary Research Domains. *Motor Control*, 11, 374-405.
- Khatoun, S., Briand, K. A. y Sereno, A. B. (2002). The role of response in spatial attention: direct versus indirect stimulus-response mappings. *Vision Research*, 42, 2693-2708.
- Liepmann, H. (1900). Das Krankheitsbild der Apraxia («motorischen Asymbolie») auf Grund eines Falles von einseitiger Apraxie. Mschr. *Psychiatry & Neurology*, 8, 15-44, 102-132, 188-197.
- Maylor, E. A. (1985). Facilitatory and inhibitory components of orienting in visual space. En M. I. Posner y O. S. M. Marin (eds.), *Attention and performance XI* (pp. 189-204). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Mukamel, R., Ekstrom, A. D., Kaplan, J. Iacoboni, M. y Fried, I. (2010). Single-Neuron Responses in Humans during Execution and Observation of Actions. *Current Biology*, 20, 750-756.
- Niemi, P. y Naätänen, R. (1981). Foreperiod and simple reaction time. *Psychological Bulletin*, 89, 133-162.

¹ Se denomina «praxición» a los «paquetes» de memoria procedural en las cuales se guardan actos de la memoria procedural (de un movimiento en particular). Sería el equivalente a la explicación de cómo la persona cree que realiza un movimiento.

7. Memoria: estructura y funciones

**Teresa Bajo, Ángel Fernández, Marcos Ruiz y Carlos
J. Gómez-Ariza**

1. Introducción

La memoria juega un papel central en nuestras vidas; nos permite almacenar información y recuperarla cuando nos es precisa; nos permite revivir el pasado y evocar las sensaciones y emociones que experimentamos en situaciones anteriores; también nos permite realizar acciones que aprendimos en el pasado y activar rutinas apropiadas al contexto; y aún de forma más sorprendente nos permite mantener objetivos e imaginar situaciones futuras donde llevar a cabo esos objetivos. Pero la memoria también parece frágil. Con frecuencia olvidamos nombres de personas que conocemos, fechas importantes, acciones que queremos realizar o recordamos de forma distorsionada los hechos que ocurrieron. A lo largo del capítulo se describen las características de la memoria que nos permiten recordar la información cuando la necesitamos y los factores y procesos que intervienen cuando la memoria parece fallarnos. También nos preguntaremos si son todas estas funciones el resultado de un sistema de memoria unitario o son la manifestación de distintas operaciones mentales, limitadas por las características de distintas estructuras de memoria con bases neurales diferentes.

Aunque los trabajos pioneros de Ebbinghaus y, posteriormente, de la Escuela del Aprendizaje verbal sugerían que la memoria consistía en el almacenamiento de un conjunto indiferenciado de asociaciones adquiridas por la mera exposición a estímulos que aparecen en contigüidad, una serie de trabajos experimentales publicados entre los años 1958 y 1968 mostraron la necesidad de distinguir entre distintas estructuras de memoria con una serie de propiedades estables que limitan su forma de funcionamiento. De forma

paralela, ciertos datos mostraban que la memoria no es un mecanismo pasivo sino que procesos activos que ocurren durante el aprendizaje y la recuperación permiten utilizar la información en esas estructuras de forma más eficaz. Estas investigaciones también han mostrado que el olvido no es necesariamente un aspecto negativo de nuestra memoria, sino que nos permite recordar la información importante con mayor facilidad, no tener intrusiones de recuerdos no deseados o reconstruir nuestro pasado e imaginarnos el futuro. El enfoque experimental que comenzó Ebbinghaus se ha visto enriquecido a lo largo de los años por el estudio de las funciones mnésicas deterioradas en pacientes con distintos daños cerebrales y, posteriormente, por los estudios que utilizan técnicas electrofisiológicas y hemodinámicas, que han permitido observar la activación cerebral durante la memorización y la recuperación de información. En este capítulo revisamos estos estudios. En primer lugar comenzamos con una discusión de los distintos sistemas de memoria y sus funciones. En segundo lugar, introducimos las distintas maneras de codificar la información que tienen consecuencias en su posterior recuerdo. En este apartado discutimos el papel de la práctica y el repaso y las distintas variables que matizan su efectividad; también introducimos distintos tipos de procesamiento y el papel esencial que tiene la elaboración y organización en la memoria. En tercer lugar, revisamos las distintas formas de recuperar información, la activación cerebral que conllevan y la impresión subjetiva que producen. Los procesos de recuperación están organizados en función del grado de control atencional que requieren. Así, comenzamos por los procesos de recuperación implícitos y terminamos por los procesos de búsqueda explícita en la memoria y los procesos reconstructivos. En cuarto lugar, nos centramos en los procesos de olvido incidental e intencional y en los distintos mecanismos funcionales y cerebrales que pueden producirlos. El enfoque de este tema es adaptativo en el sentido de considerar el olvido no como un defecto de la memoria, sino como un proceso importante que ayuda a recordar la información relevante e imaginar situaciones futuras. En este contexto, en el punto 5 discutimos también las distorsiones y los errores de la memoria. Finalmente, en el último punto del capítulo destacamos el aspecto social que tiene la memoria al introducir las memorias colectivas.

2. Los sistemas de memoria

2.1 La distinción entre memoria a corto y largo plazo

Los primeros modelos estructurales que se propusieron tuvieron como característica distinguir entre distintos sistemas de almacenamiento, dependiendo fundamentalmente de sus características temporales y su capacidad. El modelo más influyente en el que se establece esta distinción entre estructuras con capacidad y duración de almacenamiento diferentes fue el de Atkinson y Shiffrin (1968). En este modelo se distingue entre tres tipos de memorias. Por un lado, las *memorias sensoriales*, muy breves, son las encargadas de mantener la información sensorial durante milisegundos, hasta que procesos posteriores actúan sobre ella para seleccionar la información relevante. Por otra parte, la *memoria a corto plazo* (MCP), de capacidad limitada, tiene la función principal de mantener la información activa mediante el repaso mientras esta resulta relevante para la tarea. El tipo de información con la que trabaja esta memoria es fonológica (similar a la repetición *subvocal*). La duración de la información en esta memoria contrasta con la duración de la información en la llamada *memoria a largo plazo* (MLP), ya que esta última forma de almacenamiento permite mantener la información en estado pasivo durante largos periodos de tiempo.

Como se discutirá en el capítulo 8, la distinción entre memoria a corto y largo plazo dio lugar a una fructífera línea de investigación sobre las propiedades de la memoria a corto plazo que transformó la forma de entender este tipo de memoria. Como se argumenta en ese capítulo, el modelo de memoria a corto plazo se ha mostrado insuficiente y los modelos más actuales recogen características de esta memoria que le conceden una naturaleza más diversa con distintos componentes de almacenamiento (visual, espacial, fonológico) y un carácter más activo y de control. Por esta última característica se le conoce en la actualidad como *memoria de trabajo*.

Por el estatus que esta memoria ha adquirido en el campo y por la evidencia de su papel central en numerosas tareas cognitivas, dedicamos un capítulo completo a su discusión. Sin embargo es importante mencionar en este contexto que la distinción entre memoria a corto y largo plazo es un área

de investigación en la que se refleja la rica interacción entre los datos aportados por la psicología experimental y la neurociencia. Por una parte, la psicología experimental aportó una serie de tareas y efectos (tareas de amplitud de dígitos, Brown-Peterson, posición serial; ver capítulo 8) que permitían explorar la capacidad y las propiedades específicas de la MCP; por otro lado, una serie de datos de tipo neuropsicológico mostraban disociaciones claras entre tipos de memoria con algunos pacientes. Por ejemplo, el paciente H. M., del que hablaremos más tarde, era capaz de recordar correctamente de forma inmediata series de hasta seis números, pero si la cantidad de números aumentaba por encima de seis no podía recordarlos todos, aunque se le presentasen de forma repetida (Milner *et al.*, 1968). Este tipo de déficit contrasta, sin embargo, con el déficit del paciente K. F. (Shallice y Warrington, 1970), que solo podía recordar series de dos números de forma inmediata, conservando intacta su capacidad para aprender información a largo plazo. Estos dos tipos de pacientes reflejan la necesidad de distinguir entre distintos tipos de memoria, ya que cada uno de ellos muestra un déficit selectivo en un sistema específico: H. M. muestra un déficit de la MLP con una MCP intacta, mientras K. F. muestra un déficit en la MCP cuando su MLP parece ilesa.

2.2 Las memorias declarativas: memoria episódica, semántica y autobiográfica

De la misma manera que las investigaciones sobre la MCP (memoria de trabajo) mostraron la necesidad de distinguir entre componentes, las investigaciones sobre la MLP también han llevado a disociar distintos sistemas. Las distinciones de diferentes tipos de MLP se han basado en las distintas representaciones y tipos de información sobre las que el sistema trabaja (perceptivas, procedimentales, declarativas), sobre su forma de funcionamiento (implícita *versus* explícita) o sobre el tipo de experiencia fenomenológica que produce (conocer la información *versus* revivir mentalmente un evento).

Squire (1989) propuso una primera gran división de la MLP entre memorias declarativas y memorias no declarativas basada en el acceso

consciente (o no) a la memoria. La *memoria declarativa*, o *explícita*, se caracteriza por el acceso consciente a sus contenidos y se manifiesta en situaciones en que intentamos de forma explícita recordar contenidos que aprendimos o situaciones que vivimos en el pasado. Estudios neuroanatómicos y de neuroimagen han identificado el lóbulo temporal medial como sistema neural que da apoyo a la memoria declarativa (Cabeza y Moscovitch, 2013). El hipocampo y sus regiones adyacentes (la corteza entorrinal, perirrinal y parahipocampal) se activan durante el recuerdo de información aprendida en el pasado, aunque recuerdos remotos muy consolidados dependen también de áreas posteriores del córtex asociativo.

Los datos del paciente H. M.² claramente muestran la disociación entre la memoria declarativa y otros tipos de memoria. H. M. sufría graves ataques epilépticos durante su adolescencia y para aliviarlos se sometió a una intervención quirúrgica que consistió en la extirpación del lóbulo temporal medial. Las consecuencias para su memoria fueron devastadoras, ya que después de la operación no podía recordar hechos de su vida que habían ocurrido antes de la operación (amnesia retrograda) o después de la misma (amnesia anterógrada). Así, después de la cirugía no podía recordar en qué sitio vivía, quiénes eran sus padres o qué hizo el día anterior. Sin embargo, su MCP y su capacidad para realizar conductas muy aprendidas y rutinarias permanecían intactas (como atarse el cordón de los zapatos).

Dentro de la memoria declarativa también se ha propuesto la distinción entre memoria semántica y memoria episódica (Tulving, 1972). La *memoria semántica* está basada en el conocimiento que adquirimos a lo largo de nuestra vida sobre el mundo, las personas, los objetos que nos rodean, el significado de los conceptos, etc., mientras que la *memoria episódica* hace referencia al recuerdo de hechos específicos que ocurrieron en nuestra vida con referencias temporales y contextuales. La memoria episódica y la semántica también se diferencian en la experiencia fenomenológica y el tipo de conciencia que producen. El recuerdo episódico implica un viaje mental al pasado que nos traslada al momento en que ocurrió el evento, de manera que nos situamos mentalmente en la situación original (conciencia auto-nóética; revivo mentalmente que ayer por la tarde estuve en el cine). La memoria semántica por su parte produce la experiencia consciente de conocer o saber

(conciencia noética: «Sé que la capital de Francia es París») y el conocimiento que recupera no lleva asociados detalles contextuales («recuerdo el significado de la palabra «amnesia», pero no puedo recordar el momento en que la aprendí»). La memoria semántica se estudia con tareas de categorización («¿pertenece mesa a la categoría mueble?»), fluidez semántica («genera tantas palabras de la categoría mueble como puedas»), verificación de frases («el perro es un animal ¿verdadero?») decisión léxica («¿es mesa una palabra?») o nombrado de dibujos («di el nombre del objeto que representa el dibujo») que requieren recuperar información de la memoria sin que esta lleve asociada el contexto en que se aprendió. Por su parte, la memoria episódica se estudia con tareas como las de recuerdo libre o reconocimiento, en las que se pide al sujeto que estudie una serie de palabras (u otro tipo de estímulo) en un determinado contexto para que después recuerde o reconozca la información presentada en ese contexto.

Aunque estos dos tipos de memoria tienen en común su dependencia inicial del lóbulo temporal medial, estudios de neuroimagen muestran la participación de diferentes áreas de la corteza prefrontal según la tarea de recuperación sea semántica o episódica. Así, la corteza prefrontal izquierda se activa durante la recuperación semántica, mientras que la recuperación episódica se asocia a la activación de la corteza prefrontal derecha (Cabeza y Moscovitch, 2013).

A pesar de esta disociación, la memoria semántica y la memoria episódica tienen mucho en común y a veces, cuando recordamos hechos complejos, son difíciles de distinguir. Por ejemplo, muchos de nuestros recuerdos autobiográficos contienen elementos episódicos y elementos semánticos. Conway (1999) ha propuesto que los recuerdos autobiográficos son una conjunción de tres tipos de información organizados de forma jerárquica (ver figura 7.1). Por una parte, existe una organización en términos de periodos de nuestra vida (cuando viví en Estados Unidos, después de leer la tesis doctoral, etc.). Dentro de cada periodo existen hechos generales y conocimiento general, ya que aparece información sobre los objetivos y temas específicos que se repiten en ese periodo (información relacionada con mis padres, mis compañeros de trabajo, mi profesión, etc.). Otro tipo de estructura organizativa algo más específica la constituyen los eventos

generales que representan hechos que se han repetido en nuestra vida (viajes a casa de mis padres, tardes de lectura, noches de conciertos). Finalmente, un tercer nivel de organización lo constituye el conocimiento de eventos específicos, que contiene información más específica y detallada sobre acciones y acontecimientos. Las investigaciones sugieren que el recuerdo autobiográfico se produce por la conjunción de estos tres tipos de información junto con información sobre «uno mismo».

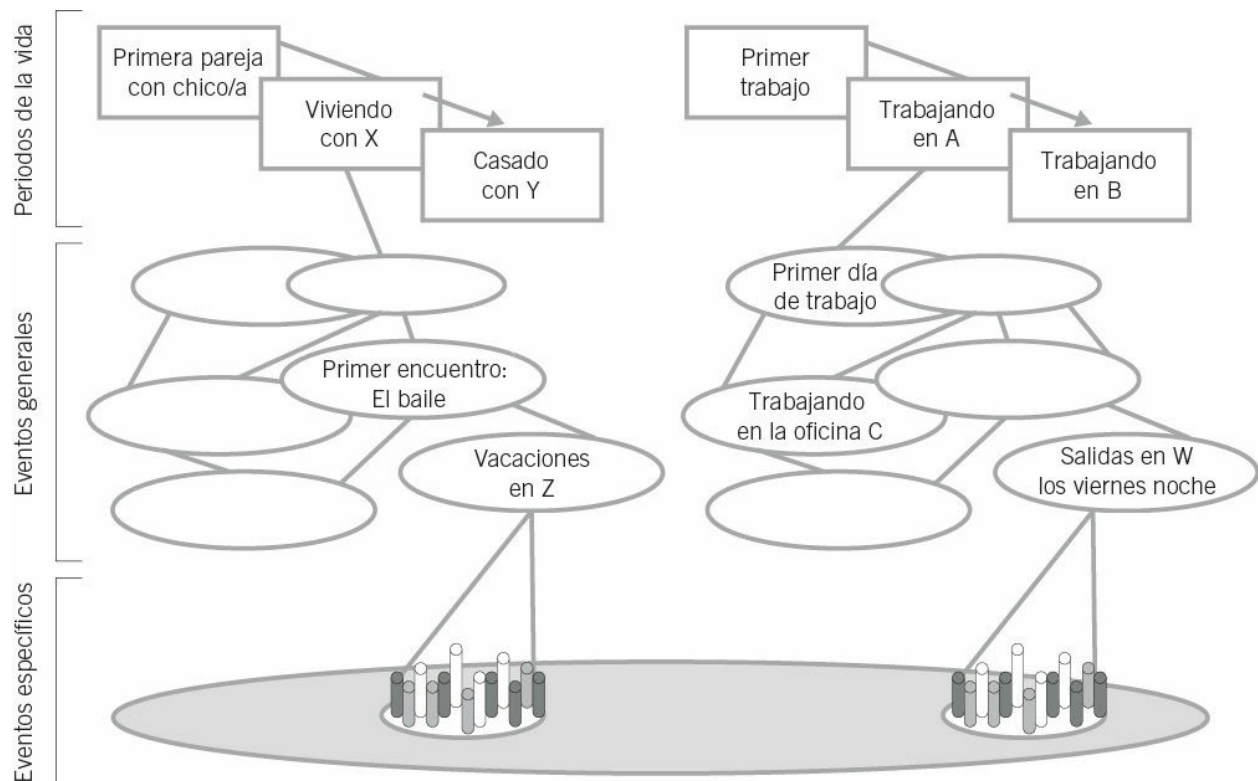
Por tanto, la *memoria autobiográfica* la constituye una amalgama de representaciones almacenadas en nuestra memoria declarativa, algunas de ellas de contenido claramente episódico/contextual (los periodos de nuestra vida o los detalles sensoriales asociados a eventos específicos) y otros de contenido semántico (los temas dentro de los periodos de la vida, acciones generales dentro de eventos específicos, etcétera).

2.3 Las memorias no declarativas. Sistema de representación perceptiva y memoria procedimental

Las memorias no declarativas hacen referencia a un tipo de memorias sobre las que la recuperación de información se lleva a cabo de forma implícita y no consciente. La memoria no declarativa procedimental también se ha dividido en varios sistemas (perceptivo y procedimental) según el tipo de información que se recupera de forma no consciente. Por una parte, Schacter (1994) propuso la existencia de un sistema de representación perceptivo (SRP) independiente del sistema declarativo, con una forma de actuación automática e implícita con contenido presemántico. Este sistema no unitario contendría un conjunto de componentes (visual, auditivo, descripciones estructurales de los objetos, etc.). Un aspecto importante de este sistema es que contiene información necesaria para la percepción de objetos y el reconocimiento del lenguaje hablado o escrito, ya que almacena información sobre las formas de los objetos, los sonidos que componen las palabras, etc. La principal evidencia de la existencia de este sistema de memoria proviene de efectos de facilitación perceptiva (*priming*). Estos efectos hacen referencia al beneficio que se observa en el procesamiento de un determinado tipo de material por la exposición reciente al mismo. Por ejemplo, si en una primera

fase presentamos a unos sujetos el dibujo de un teléfono y a otros la palabra teléfono y posteriormente les pedimos a todos que nombren dibujos de objetos fragmentados (entre ellos el de un teléfono), los sujetos que vieron el dibujo del teléfono lo nombrarán con más facilidad que los que vieron la palabra. Por el contrario, si presentamos fragmentos de palabras para que nombren la palabra a la que pertenece el fragmento (*t_ l_ _o_o*), los sujetos que vieron la palabra teléfono serán capaces de completar la palabra con mayor facilidad. Los efectos de facilitación se manifiestan a nivel neural en una reducción, durante la segunda presentación, en la activación de áreas corticales neurales implicadas en la percepción.

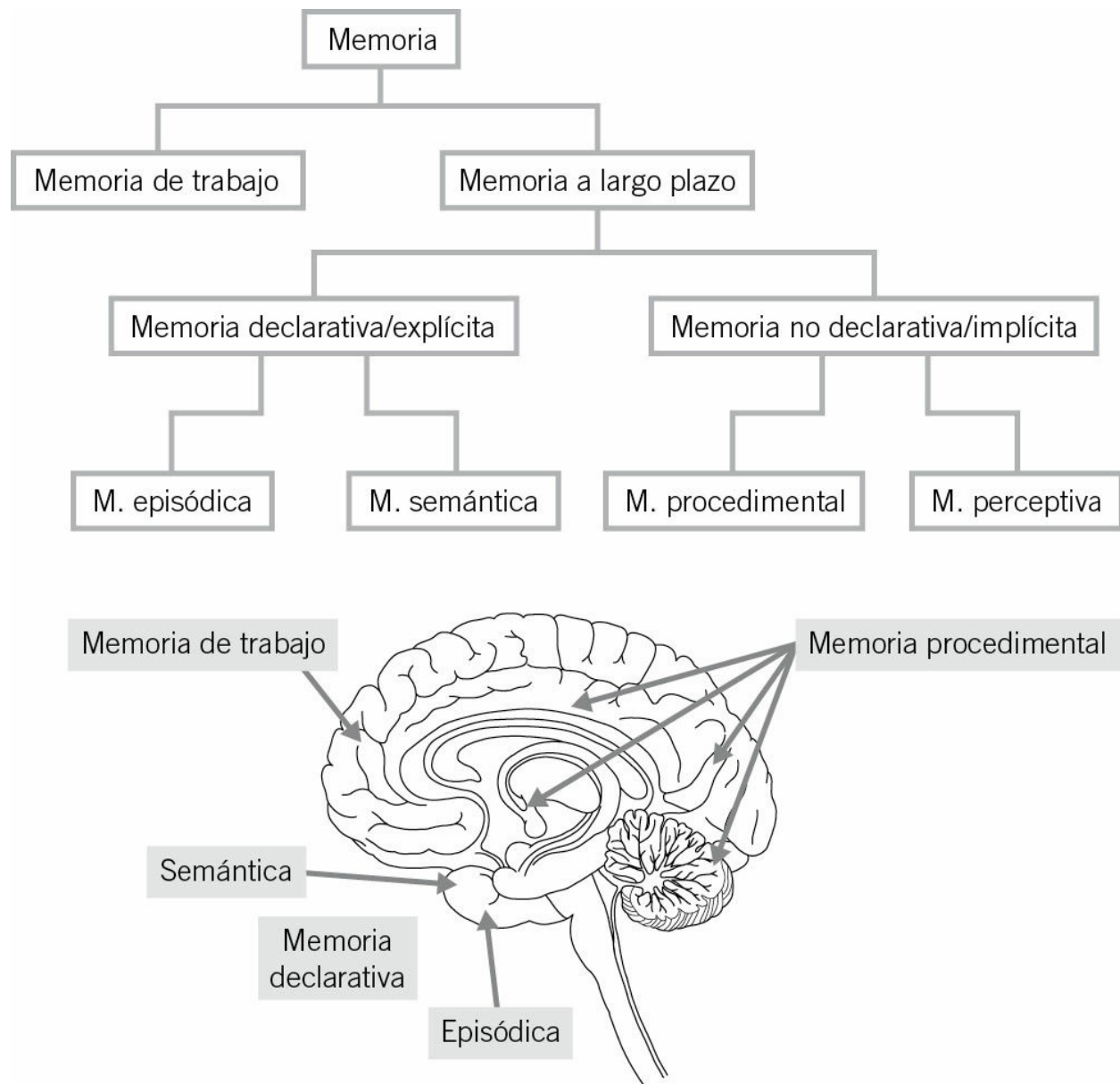
Figura 7.1 Organización de la memoria autobiográfica (Conway, 1999)



Por su parte, la *memoria procedimental* hace referencia a nuestro conocimiento sobre cómo realizar distintas habilidades, tales como escribir, marcar en un teléfono o montar en bicicleta. Esta memoria es implícita o no consciente en el sentido de que es difícil verbalizar sus contenidos (¿Cómo mantenemos el equilibrio en una bicicleta? ¿Qué movimiento realizamos cuando escribimos?). Dicho de otro modo, este tipo de conocimiento se manifiesta con la propia acción y no puede traducirse fácilmente en palabras. Una de las primeras fuentes de evidencia de que el aprendizaje de habilidades puede ser relativamente independiente de la memoria declarativa fue la demostración de que el paciente H. M., del que hemos hablado anteriormente, a pesar de su grave amnesia, fuese capaz de mejorar día a día su ejecución en una tarea de escritura en espejo, aun siendo incapaz de recordar que había estado practicando con ella (Milner, 1962). La memoria procedimental se extiende no solo a habilidades motoras sino también a actividades cognitivas. Por ejemplo, Squire (2009) describe estudios de pacientes con daño en el

lóbulo temporal medial (y por tanto con dificultades en la memoria declarativa) que eran capaces de aprender un juego en el que, de forma implícita, se aprendía a predecir el tiempo por la presencia de una serie de figuras geométricas.

Figura 7.2 Sistemas de memoria



La memoria procedimental se ha asociado a estructuras cerebrales relacionadas con los ganglios basales y el cerebelo, ya que mientras los pacientes con daño en el lóbulo temporal medial suelen ser capaces de aprender nuevas rutinas, los pacientes de párkinson, que no presentan daño en el lóbulo temporal sino en los ganglios basales y el cerebelo, tienen serios problemas para aprender a realizar tareas que requieren respuestas a

regularidades del ambiente. Aunque este punto es objeto de debate, Squire (2009) propone que algunos fenómenos de condicionamiento clásico y habituación, que también dependen de estructuras del cerebelo, son manifestación de la memoria procedimental. La figura 7.2 muestra un resumen de los distintos sistemas de memoria y las estructuras neurales asociadas.

3. Procesos de codificación y consolidación

El que la memoria humana pueda cumplir adecuadamente las funciones que la caracterizan depende de múltiples aspectos, todos ellos relacionados con las operaciones básicas de un sistema de memoria: el registro y codificación de información, su almacenamiento a lo largo del tiempo y la recuperación de esa información cuando las circunstancias lo requieren. Por lo que respecta a las fases iniciales de registro y codificación, la investigación ha puesto de relieve que existen una serie de factores que son cruciales a la hora de formar representaciones ricas en contenido, temporalmente persistentes y fácilmente recuperables. La investigación se ha realizado fundamentalmente sobre aspectos relacionados con la memoria episódica, asumiendo que aunque pueda haber diferencias específicas relacionadas con cada uno de los diferentes sistemas o subsistemas, existen mecanismos y procesos de carácter general, aplicables a la formación de cualquier tipo de representación relativamente perdurable. En lo que sigue, se describen los más relevantes poniendo énfasis en las contribuciones específicas, aun cuando conviene no olvidar que sus efectos son en todo caso convergentes.

3.1 Tiempo de estudio y práctica

La relación que existe entre el tiempo que se dedica a la práctica o estudio y la consiguiente memorización de lo practicado o estudiado ha sido extensamente documentada en numerosas investigaciones. Ya en los estudios fundacionales de la ciencia de la memoria, llevados a cabo por Herman Ebbinghaus (1885), se pueden encontrar los primeros datos que caracterizan

cuantitativamente una relación positiva, sistemática y proporcional entre el tiempo inicialmente dedicado al estudio de una lista de sílabas y la facilidad para reaprender la misma lista 24 horas más tarde. Investigaciones posteriores replicaron estos hallazgos en diferentes condiciones y con diferentes materiales, acumulándose una cantidad de evidencia tal que condujo a la formulación de la llamada hipótesis del tiempo total, en la que se establecía que, con ciertas limitaciones, el tiempo total dedicado al estudio era un predictor directo de la probabilidad de recuerdo.

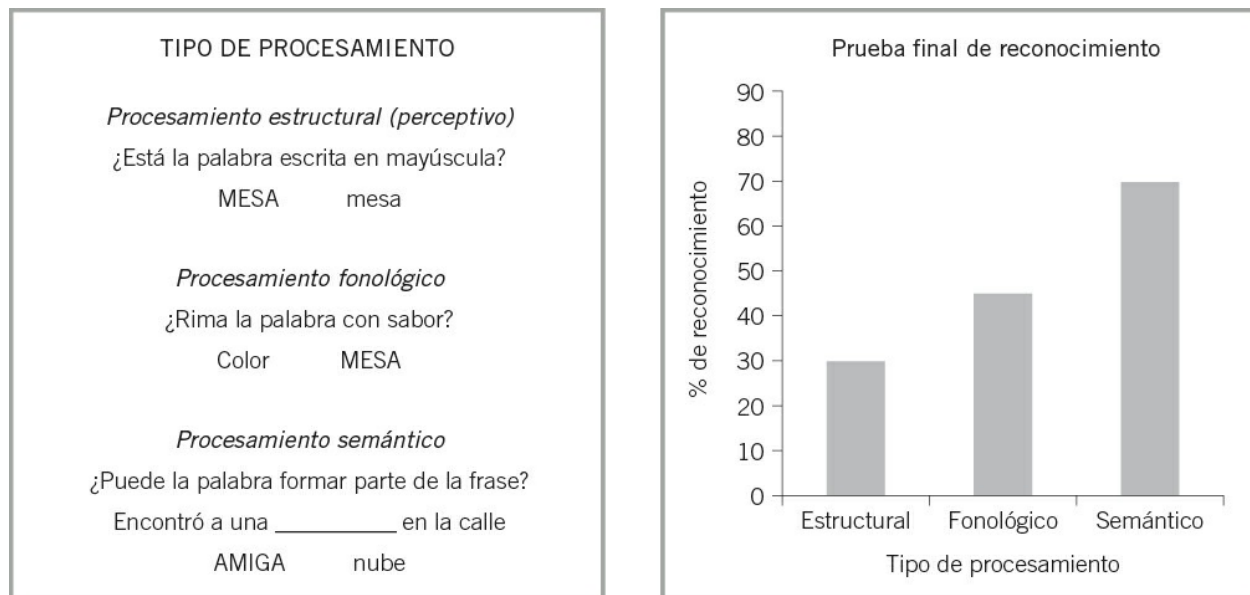
La regla general de que a mayor tiempo de estudio mejor recuerdo se ha visto además enriquecida por hallazgos que indican que la manera en que se distribuye el tiempo de estudio modula los efectos del tiempo total. Así, se ha constatado que, a igualdad del tiempo total invertido, la adquisición y recuperación de información es más eficaz si se distribuye el tiempo de práctica o estudio en sesiones separadas que si se acumula ese tiempo en una sola y única sesión. Las observaciones iniciales sobre el efecto positivo de la separación en las repeticiones de elementos simples de una lista de palabras se han podido reproducir en otros contextos, tanto de laboratorio como de ámbitos de aprendizaje más naturales, y tanto en lo que se refiere a aprendizajes de tipo verbal declarativo como de tipo perceptivo o motor (véase Glenberg, 1992). A que la práctica distribuida lleve a mejores resultados que la práctica masificada en tan variados contextos probablemente contribuyan múltiples factores. La investigación más reciente basada en observaciones conductuales apunta a la importancia de la variabilidad en la codificación que impone el espaciamiento de la práctica, conduciendo a la formación de representaciones múltiples y diferenciadas de un mismo evento, potencialmente accesibles a través de diversas claves de recuperación y, por ello, más fácilmente recuperables. Por otro lado, estudios centrados en los correlatos neurales de la actividad cognitiva sugieren que los diferentes tipos de práctica pueden estar relacionados con patrones diferenciados de actividad cerebral que reflejan una tendencia a la supresión de procesos adicionales de codificación durante la práctica masificada y a una eliminación de esa supresión en situaciones de práctica distribuida. En cualquier caso, las repeticiones distribuidas han sido identificadas como un factor crucial para el establecimiento de aprendizajes a largo plazo y podría

considerarse un principio de carácter muy general, aplicable en muy variadas condiciones. Por ejemplo, trabajando con modelos de aprendizaje simples en invertebrados, Kandel (2005) ha concluido que son las repeticiones espaciadas de emparejamientos estímulo-respuesta las que facilitan el paso de la MCP a la MLP. En un ámbito muy diferente, como es el de las aplicaciones educativas, Sobel, Cepeda y Kapler (2011) demostraron que la práctica distribuida en el aula podía aumentar, hasta casi triplicar, la retención de vocabulario en escolares de 10 años de edad. E incluso en el ámbito de la rehabilitación cognitiva, la práctica distribuida conduce a mejores resultados no solo en tareas básicas de aprendizaje de estímulos simples, sino también en la adquisición de información funcionalmente más relevante, como es la memorización de textos significativos o de rutas utilizando mapas.

3.2 Tipos de procesamiento

Aun siendo importantes la cantidad de tiempo dedicada al estudio y la distribución de la práctica, existen otras variables que afectan a la codificación inicial de una experiencia, contribuyendo tanto a la formación de una representación duradera como a la complejidad y riqueza de contenidos en la misma. La propuesta de Craik y Lockhart (1972) de analizar con detalle los procesos de codificación ha permitido comprobar que la profundidad a la que se realizan los análisis de cualquier información determina, en buena parte, su memorabilidad. Si el procesamiento que se lleva a cabo es más bien superficial y se focaliza en los aspectos más simples e inmediatos de lo que percibimos, las representaciones resultantes tenderán a ser también simples y más susceptibles de olvido. El procesamiento más profundo y focalizado en el significado de los estímulos que procesamos, sin embargo, facilita la memorización (véase figura 7.3).

Figura 7.3 Efectos del nivel de procesamiento (adaptado de Craik y Tulving, 1975)



El intento de convertir esta propuesta en una teoría psicológica encontró dificultades, fundamentalmente por problemas en la operacionalización del concepto de profundidad de procesamiento y por su anclaje en una visión estrictamente serial del procesamiento de la información. No obstante, la noción de que la codificación es un proceso flexible, que se puede modular para responder a las necesidades de procesamiento de cada situación en particular, y la idea de que la durabilidad y utilidad de las representaciones se ve afectada por el tipo de procesamiento predominante durante la codificación inicial están ampliamente aceptadas en la actualidad y han inspirado líneas de investigación muy relevantes. Entre otras cosas, el desarrollo de estas líneas de trabajo ha permitido descubrir que los cambios en la memoria asociados al envejecimiento están en parte determinados por procesos de codificación menos profundos (Craik y Rose, 2012), o que algunas de las regiones cerebrales que se activan con cada tipo de procesamiento durante la codificación inicial son las mismas que se reactivan posteriormente durante la recuperación (Nyberg, 2002).

3.3 Elaboración

Que la práctica en sí misma, incluso la más simple y repetitiva, contribuye a la memorización está fuera de toda duda. Pero también es cierto que la práctica que conlleva elaboración es más eficiente. Esta diferencia entre los tipos de práctica o repaso fue observada ya por William James (1899), quien concluía que «el arte de recordar es el arte de pensar», de conectar lo nuevo con lo que ya está en la mente. La investigación empírica posterior ha venido demostrando consistentemente los beneficios del repaso elaborativo, caracterizado por la búsqueda propositiva de relaciones entre elementos de lo que se intenta memorizar o entre estos e información previamente memorizada, y su implicación en las estrategias más eficaces de codificación. Un caso ilustrativo es el de las ventajas de la organización, es decir, de una estrategia activa de agrupamiento u ordenación de elementos en función de un criterio, como pudiera ser la pertenencia a una categoría natural, el puesto ocupado en una clasificación taxonómica, o la similitud funcional. También está la elaboración en la base de las estrategias de codificación que denominamos reglas mnemotécnicas, procedimientos en los que se actúa sobre lo que se quiere recordar transformándolo intencionalmente, para producir representaciones más memorables, bien reduciendo la cantidad a almacenar o bien añadiendo información que vuelva esas representaciones más recuperables. Conocidas desde la antigüedad, y apoyadas a menudo en la utilización de imágenes, este tipo de estrategias elaborativas, en las que se combinan los procesos dirigidos a aumentar la distintividad de los elementos de una experiencia con los dirigidos a extender las relaciones entre elementos, continúan demostrando su valor en aplicaciones recientes desarrolladas en el ámbito de la rehabilitación cognitiva.

3.4 Consolidación

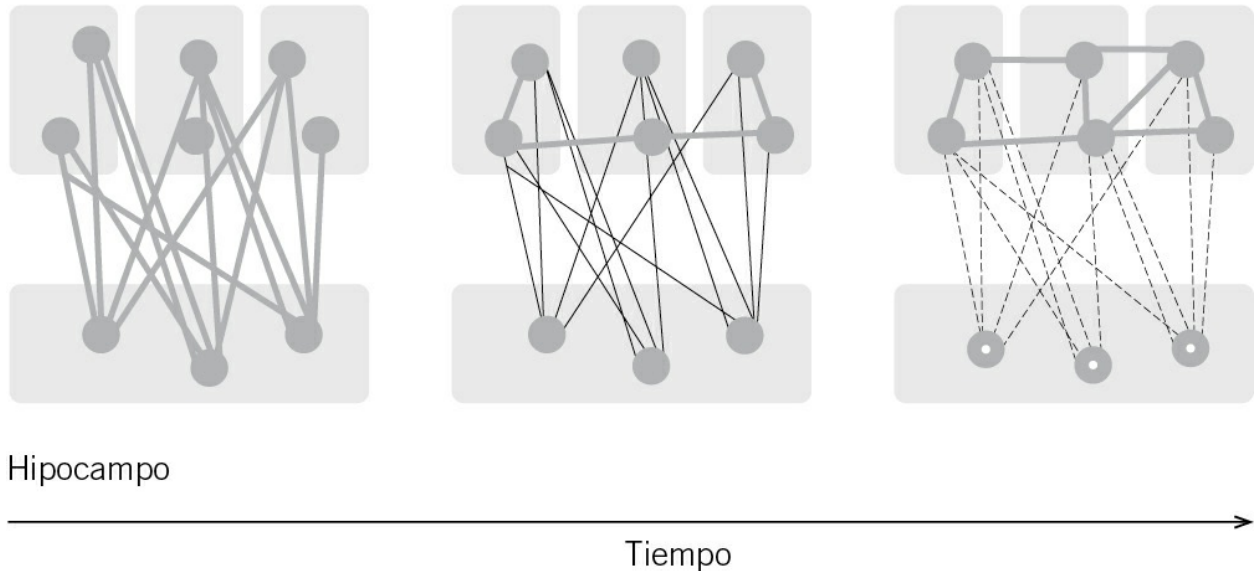
Aparte de las contribuciones de la cantidad de práctica, su distribución, y su tipología, existe un factor determinante de la retención a largo plazo que tiene también que ver con los procesos iniciales de registro y almacenamiento de la información. Se trata del proceso de consolidación, que se refiere a la operación de un conjunto de mecanismos que conducen a la permanencia relativamente estable de una representación en la memoria. Es este un

proceso que se desarrolla en el tiempo, no de manera instantánea, que comienza con la experiencia que se codifica y que continúa, de manera más bien autónoma, durante algún tiempo después de concluida esa experiencia. Las estimaciones del tiempo necesario para que culmine el proceso de consolidación varían, yendo desde algunos minutos hasta días, meses o incluso años. El amplio rango de estimaciones que existen podría muy bien apuntar hacia diferentes tipos de consolidación; al menos dos en las concepciones más recientes: la sináptica y la sistémica (Dudai, 2004). La primera tendría lugar en periodos más bien cortos (horas o días) y conlleva cambios estructurales a nivel molecular, afectando al establecimiento de conexiones sinápticas entre neuronas. La segunda tardaría más tiempo en completarse (del orden de meses o años), y conlleva una reorganización de las áreas cerebrales que sustentan los recuerdos, dejando estos de depender del hipocampo y estructuras adyacentes para depender primordialmente de estructuras corticales (figura 7.4).

Las condiciones que afectan a la consolidación han sido objeto de estudio desde diferentes perspectivas en las que se combinan paradigmas de experimentación animal y humana con el estudio de pacientes con daño cerebral. Aun estando buena parte de las cuestiones pendientes de resolución definitiva, varias líneas de investigación han contribuido a entender algunas características importantes de la consolidación. Así, se han conseguido identificar mecanismos celulares muy básicos como el de la potenciación a largo plazo, la implicación del hipocampo en las fases iniciales de la fijación de los recuerdos, y la interacción entre las estructuras subcorticales y corticales en las fases posteriores. A la vez, los resultados más recientes revelan que la estabilidad de las representaciones mentales es ciertamente relativa y que los recuerdos episódicos, aun estando ya almacenados en la MLP, podrían ser vulnerables y verse modificados por mecanismos de reconsolidación (Hardt, Einarsson, y Nader, 2010). La importancia de estos descubrimientos va más allá de lo que pueden implicar para la conceptualización teórica de los procesos de almacenamiento, y están ya posibilitando el desarrollo de procedimientos potencialmente aplicables al borrado selectivo de atributos perniciosos de los recuerdos traumáticos.

Figura 7.4 Consolidación sistémica. Transferencia de la información desde el hipocampo hasta módulos corticales

Módulos corticales



Hipocampo

Tiempo

Para finalizar, merece la pena destacar los resultados de estudios que ponen de manifiesto que este proceso más bien autónomo, encapsulado, y en principio dependiente de la propia dinámica del sistema nervioso central, puede verse modulado significativamente por ciertos factores psicológicos y ambientales. Así, se ha comprobado que la consolidación se ve afectada por el estado emocional del organismo, tanto en animales como en seres humanos, en el sentido de que un nivel de activación apropiadamente elevado puede optimizar el proceso y resultar en aprendizajes más persistentes y en recuerdos más duraderos de una experiencia (Roозendaal y McGaugh, 2009). Asimismo, una línea de trabajo muy reciente en neurociencia ha logrado abrirse camino entre fuertes dificultades metodológicas para poder demostrar, de manera muy clara, que para el proceso de consolidación existe un momento óptimo en el ciclo diario de los organismos, que es el que se corresponde con los periodos de sueño. Tanto en lo que respecta al aprendizaje de habilidades perceptivas y motoras como en lo que atañe a la adquisición de material declarativo, la disponibilidad de un periodo de sueño en las horas inmediatamente posteriores al aprendizaje facilita la retención de

la información (Stickgold, 2005).

4. Procesos de recuperación

Es muy posible que muchas personas identifiquen el concepto de recuperación con el hecho de recordar o reconocer conscientemente episodios pasados de su vida. Por supuesto, ambas cosas requieren recuperar información previamente almacenada en la MLP. Sin embargo, hoy sabemos que la recuperación engloba un conjunto amplio de circunstancias e implica una variedad de actividades mentales, muchas de ellas al margen de la consciencia. Independientemente de cómo transcurra, el carácter fundamentalmente asociativo de nuestro conocimiento suele ayudar a que la recuperación se inicie con el procesamiento de información (de origen interno o externo) relacionada, de alguna forma, con el trazo o la huella objetivo.

4.1 Recuperación implícita y efectos de facilitación

Es un hecho bien conocido que la experiencia reciente con un estímulo facilita su percepción o producción en un momento posterior, y que esto puede suceder sin consciencia de que el estímulo se ha presentado repetidamente. Así, por ejemplo, si nos piden que completemos el fragmento P_Z_R_A con la primera palabra que se nos venga a la cabeza, es más probable que lo hagamos con PIZARRA si esta palabra la hemos visto recientemente. Este tipo de efectos se ha interpretado como una forma de recuperación implícita y parece razonable pensar que se trata de fenómenos de facilitación perceptiva (*perceptual priming*); entre otras cosas, han demostrado depender de las características físicas de los estímulos y reclutar regiones cerebrales implicadas en la percepción. Además, esta forma de recuperación no consciente tiende a ser funcional en pacientes con lesiones temporales mediales quienes, sin embargo, suelen presentar problemas para recordar de forma más explícita. Como mencionamos más arriba, esto ha servido de apoyo a la propuesta de distintos sistemas de memoria y, más concretamente, a la existencia de un sistema de representación perceptual

independiente del de la memoria episódica (Schacter, 1994).

Distintos estudios experimentales han puesto también de manifiesto fenómenos de facilitación semántica (*semantic priming*) que pueden, al menos hasta cierto punto, interpretarse en base a procesos automáticos de acceso a información en la memoria a largo plazo. Si se pide a alguien que responda a determinados estímulos objetivo que van precedidos por otros estímulos *facilitadores* (*primes*) que se presentan pocos milisegundos antes, la respuesta a los objetivos será mucho más rápida y precisa si los estímulos previos están relacionados semánticamente con ellos. De acuerdo con una de las explicaciones más extendidas del efecto de facilitación semántica, la presentación de un estímulo activaría su representación en la memoria que, a su vez, propagaría esta activación a otros trazos relacionados y facilitaría el procesamiento de una palabra relacionada con él. Desde este punto de vista, procesar la palabra CUERPO lleva a recuperar implícitamente la palabra MANO mediante un proceso automático de propagación de activación en una red asociativa de conocimiento. Un proceso que también se considera responsable de otros muchos efectos relacionados con la memoria (ver más abajo en relación con las distorsiones de memoria).

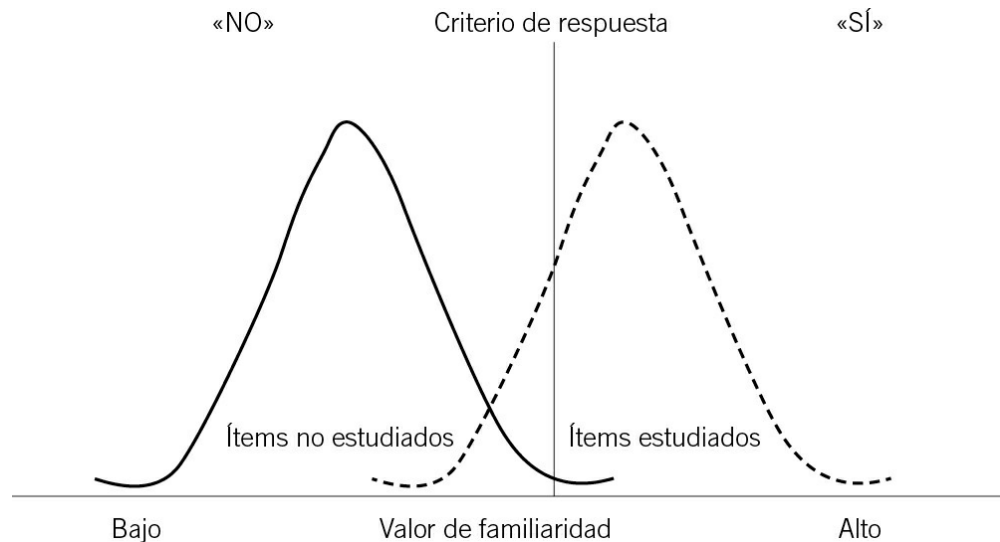
4.2 Recuperación explícita. Recuerdo y reconocimiento

Aunque los efectos de facilitación ponen de relieve que podemos recuperar información de la MLP sin ser conscientes de ello, no es menos cierto que en muchas ocasiones nos exponemos a situaciones que, explícita o directamente, nos exigen tener acceso a nuestra memoria. En otras palabras, con mucha frecuencia la recuperación desde la MLP se induce mediante situaciones que ponen a prueba nuestra capacidad para recordar y/o reconocer. En una típica prueba de recuerdo, tras presentar una serie de palabras a un individuo (p. ej., CAZUELA, BICICLETA, HORNO) se le pide que recupere de su memoria todas las que pueda, ya sea en cualquier orden y sin más pistas que la propia instrucción y el contexto del experimento (tarea de recuerdo libre), o bien proporcionándole las iniciales de las palabras como pista adicional (tarea de recuerdo con claves) (p. ej., CA_____ para CAZUELA). En una prueba de reconocimiento del tipo sí/no, sin embargo, tras la presentación de las

palabras al participante se le presenta una segunda lista de palabras compuesta por las estudiadas y otras nuevas (p. ej., BOTELLA, HORNO), sobre cada una de las cuales ha de decidir si fue previamente presentada.

Dos mecanismos sobre los que ha versado una buena parte de la investigación sobre la recuperación explícita son los de *familiaridad* y *recuerdo* (*recollection*). El primero hace referencia a un proceso rápido y relativamente automático que permite tener acceso a información suficiente sobre algo o alguien como para poder decir que lo conocemos (nos resulta familiar), aunque sin detalles específicos del evento de aprendizaje. El mecanismo de recuerdo, sin embargo, se ha propuesto como un proceso más lento y controlado con el que se recuperan detalles cruciales de un episodio tales como el contexto (externo o interno) en el que se produjo su codificación. Así, mientras este último tipo de mecanismo sería el responsable de la recuperación en tareas de recuerdo, el reconocimiento podría basarse solo en familiaridad o requerir los dos mecanismos. En efecto, algunos datos casan bien con la idea de que en ciertas situaciones el reconocimiento se basa únicamente en un proceso de familiaridad. Algunas teorías conciben el reconocimiento como un juicio basado en los valores de fuerza (grado de activación) de los trazos de memoria, que variarían en un continuo y determinarían el grado de familiaridad durante la recuperación. La aplicación de la teoría de detección de señales al reconocimiento descansa fundamentalmente en esta idea, aunque añadiendo un proceso de decisión para determinar si el valor de familiaridad de un ítem sobrepasa un determinado criterio (ver figura 7.5).

Figura 7.5 Representación de la lógica de aplicación de la teoría de detección de señales a la memoria de reconocimiento en una tarea de respuesta sí/no. El eje de abscisas representa el valor de fuerza o familiaridad de los ítems en la memoria, con la distribución de los ítems nuevos a la izquierda y la de los ítems estudiados (a la derecha). La línea vertical representa el punto de corte del criterio de decisión en el continuo de familiaridad. Los valores por debajo del criterio se traducirán en respuestas «NO» mientras los que se encuentren por encima de ese punto determinarán una respuesta «SÍ» en la tarea de reconocimiento



En los últimos años una buena cantidad de investigación ha ido dirigida a estudiar si familiaridad y recuerdo reflejan dos procesos diferentes, haciendo uso de distintos procedimientos experimentales como el de recordar/saber o el de disociación de procesos. En el procedimiento de recordar/saber, por ejemplo, se pide a los participantes que en las respuestas afirmativas sobre reconocimiento juzguen si su respuesta se basa en un recuerdo específico de haber procesado previamente el ítem en cuestión o si, por el contrario, solo está basada en una sensación general de haber visto el ítem con anterioridad. Las disociaciones empíricas encontradas con este y otros procedimientos apuntan a la diferenciación de procesos. Así, por ejemplo, se ha encontrado que cuando se fuerza a hacer un reconocimiento muy rápido (con la idea de basarlo solo en familiaridad) el número de falsas alarmas se incrementa para ítems similares a los objetivos, mientras que si se da más tiempo (lo que permitiría poner en marcha el mecanismo de recuerdo) esta tendencia se elimina (Arndt y Reder, 2003). El proceso de recuerdo, sin embargo, es más vulnerable a la distracción tanto durante la codificación como durante el

propio reconocimiento. En la misma línea, los estudios con poblaciones con problemas de atención y con pacientes con daño cerebral en la corteza prefrontal tienden a mostrar problemas de recuerdo (*recollection*) pero no de familiaridad. No obstante, algunos estudios de neuroimagen han asociado ambos procesos a distintas áreas de lóbulo frontal. Así, mediante imágenes de resonancia magnética funcional se ha encontrado que el componente de recuerdo está asociado a regiones de la corteza frontal anterior izquierda mientras que el de familiaridad parece relacionarse más con el córtex prefrontal dorsolateral derecho. Por último, algunos estudios con pacientes con daño específico en el hipocampo muestran que estos tienden a tener más problemas con el componente de recuerdo que con el de familiaridad, lo que apoya la idea del papel del hipocampo en la integración de distintos tipos de información (entre ellas el contexto) para formar los trazos de memoria (véase Yonelinas, 2002, para una revisión).

4.3 Recuperación y contexto

En el apartado anterior se ha sugerido el papel que puede jugar el contexto durante la recuperación. Aunque normalmente no nos demos cuenta, las circunstancias en las que se codifica un evento llegan a formar parte de la huella de memoria que se crea sobre ese evento. Precisamente por eso, el contexto suele ser una clave de recuperación muy potente para recordar. Es importante tener en cuenta que cuando hablamos de contexto aquí nos referimos tanto a aspectos del entorno espaciotemporal en el que nos encontrábamos cuando vivimos una determinada experiencia pasada, como al estado emocional (p. ej., alegre), fisiológico (p. ej., bajo el efecto del alcohol) o cognitivo (p. ej., lo que estábamos pensando) que teníamos en ese momento.

De forma intencional podemos situarnos mentalmente en nuestros años de instituto para tratar de dilucidar de qué conocemos a una persona que acabamos de encontrarnos por la calle. En otras ocasiones, sin embargo, el contexto juega un papel mucho más sutil para influir en nuestro rendimiento a la hora de recordar, tal y como ponen de manifiesto los efectos de dependencia del estado/contexto. En ellos, el recuerdo es significativamente

mejor cuando las condiciones contextuales de recuperación igualan a las que había durante la fase de codificación. Un ejemplo de esto puede ilustrarse con un experimento en que los investigadores hacían que los participantes estudiaran listas de palabras mientras se encontraban en dos estados fisiológicos distintos (Miles y Hardman, 1998): en reposo sentados en una bicicleta estática o mientras pedaleaban sobre ella. Más tarde les pidieron que realizaran una prueba de recuerdo libre sobre las palabras estudiadas en esos dos estados fisiológicos. Los resultados mostraron que quienes aprendían y recordaban en el mismo estado recordaban un 20% más de palabras que quienes cambian de estado entre el aprendizaje y la prueba, lo que indica que ciertos aspectos del estado fisiológico pueden codificarse implícitamente como parte del contexto y que su restauración durante la recuperación actúa como clave adicional de recuerdo y mejora el rendimiento. Este tipo de efectos se han encontrado también en relación con el contexto físico, el estado emocional y el estado cognitivo, especialmente cuando existan dificultades en el uso de otro tipo de indicios de recuperación (Fernández y Alonso, 2001).

4.4 Monitorización de la fuente

Con cierta frecuencia es importante recordar no solo qué se dijo en un momento dado sino quién lo dijo, o saber si lo que recordamos que ocurrió nos lo contaron, lo imaginamos o lo vimos directamente. Los procesos por los que podemos atribuir el contenido de un recuerdo a su fuente original se engloban en lo que se conoce como *monitorización de la fuente* (Johnson, Hashtroudi y Lindsay, 1993) y sugieren, hasta cierto punto, el papel que la realización de inferencias puede tener en el acto de recordar. Para Marcia Johnson y sus colegas, la monitorización del origen de los recuerdos requiere una evaluación de las características cualitativas de la información que se recupera para tomar una decisión. Así, para decidir si lo que sabemos sobre algo lo hemos oído decir o lo hemos leído, evaluaríamos los atributos auditivos y visuales del trazo de memoria. Más detalles auditivos que visuales inclinarían la decisión a atribuir nuestro recuerdo a haber escuchado la información, mientras lo contrario nos haría pensar que la leímos en algún

sitio. El mismo tipo de procesos de evaluación se asume que entran en juego para decidir si lo que recordamos sucedió realmente o solo lo imaginamos, con una esperada mayor carga de detalles perceptuales y espaciales en el primer caso y más atributos relacionados con la puesta en marcha de operaciones mentales en el segundo.

Dado que la monitorización de la fuente se basa en el análisis de algunos aspectos del contexto con un alto grado de control atencional, desde cierto punto de vista puede relacionarse con el mecanismo de recuerdo (*recollection*) del que se habló anteriormente. Tal vez por eso no resulta extraño que las bases neurales de esta monitorización se hayan relacionado con el córtex prefrontal lateral tanto en estudios con pacientes con daño cerebral como en estudios de imagen cerebral (Henson, Shallice y Dolan, 1999).

5. Procesos de olvido y distorsiones de memoria

Para la mayoría de la gente el olvido supone un desagradable fenómeno del que preferirían no tener que hablar. Sin embargo, olvidar supone no solo un aspecto inherente al funcionamiento normal de la memoria (aunque hasta cierto punto, desde luego), sino un objetivo deseable en muchas más ocasiones de las que podemos imaginar. Tal vez por ello, aunque los inicios de la investigación sobre el olvido se remontan a los albores de la psicología científica, la búsqueda de los mecanismos que llevan a que en un momento dado seamos incapaces de recordar o reconocer sigue vigente en la actualidad, si bien con un renovado interés desde la neurociencia cognitiva. Como ilustración de la complejidad de los fenómenos de olvido, este asunto se abordará distinguiendo entre las situaciones en las que estos suceden de forma fortuita y aquellas otras en las que olvidar es precisamente nuestra intención.

5.1 Olvido incidental

Existe toda una variedad de propuestas para explicar por qué nos sobrevienen

situaciones en las que no podemos recordar algo. Una mala codificación conducirá, sin duda, a una peor recuperación. Además, dado lo visto anteriormente en relación con el contexto y su relevancia como clave de recuperación, no sorprenderá saber que los cambios contextuales suelen generar problemas para recordar. De hecho, un principio bien asentado en relación con el funcionamiento de la memoria es el de especificidad de la codificación (Thomson y Tulving, 1973); la recuperación de información es más efectiva cuando la información presente en el momento de la codificación está también presente en el momento de la prueba de recuerdo. En definitiva, el éxito de la recuperación depende, en gran medida, de la presencia de claves que puedan guiar el acceso al trazo de memoria objetivo, de forma que la ausencia de estas claves (o la falta de atención a ellas si están presentes) es considerada una fuente de olvido. Esto explicaría, por ejemplo, la dificultad que supone reconocer la cara o la voz de alguien fuera del contexto habitual donde solemos encontrarlas.

5.2 Interferencia como causa de olvido

Sin embargo, la explicación más extendida del olvido recae, sin lugar a dudas, en el concepto de interferencia. Esta se refiere a cualquier decremento en la recuperación por la presencia de elementos competidores. La idea es que cuando una misma clave de recuperación está asociada a distintos elementos en la memoria, el acceso a uno de esos elementos a partir de la clave común se ve afectado negativamente por la presencia del resto de asociados que compiten por la recuperación (los elementos competidores). Presentar la clave llevaría a que su representación en la memoria se active y que esta propague parte de esta activación hacia sus asociados (sean o no el objetivo de la recuperación en un momento determinado). Así, y en términos generales, un mayor número de asociados a una misma clave tenderá a producir más competición entre los elementos asociados a la clave y, por tanto, más probabilidad de olvido; un efecto general conocido como «principio de sobrecarga de la clave».

Ejemplificar este principio y el propio concepto de interferencia es fácil si pensamos en las consecuencias que tendría colocar nuestro vehículo en

distintas plazas de aparcamiento a lo largo de una semana. La probabilidad de no saber dónde aparcamos nuestro coche el último día es mucho mayor si hemos aparcado en siete plazas diferentes que si solo lo hemos hecho en dos. Incluso en este último caso la interferencia puede estar garantizada si, por alguna razón, el único competidor está más activo que el trazo de memoria objetivo. A nivel experimental, los efectos de interferencia en la memoria son muchos y muy variados, aunque tal vez uno de los más ilustrativos es el llamado *efecto abanico* (*fan effect*, Anderson y Reder, 1999). Este consiste, básicamente, en un incremento en el tiempo de verificación de enunciados sobre una persona conforme aumenta el número de hechos conocidos (y bien aprendidos) sobre ella. Como el ejemplo del aparcamiento, el efecto abanico puede interpretarse fácilmente como un producto de la competición entre trazos de memoria durante la recuperación.

Aunque la interferencia es, con mucha probabilidad, la causa directa de algunos fenómenos de olvido, otros pueden explicarse mejor como un efecto secundario (un coste) de la puesta en marcha de mecanismos de control dirigidos a resolver, precisamente, situaciones de interferencia. ¿Cómo es esto posible?

5.3 Control de la interferencia, inhibición y olvido

La capacidad para controlar la interferencia durante la recuperación se considera una función ejecutiva esencial y se ha relacionado con el funcionamiento del lóbulo frontal. De hecho, los pacientes con lesiones en la corteza frontal tienden a ser especialmente vulnerables a fenómenos de interferencia. Estudios recientes de pacientes focales y de neuroimagen señalan el papel de la corteza prefrontal ventrolateral izquierda en resolver la competición entre trazos de memoria. Experimentos con el paradigma del efecto abanico, por ejemplo, muestran una mayor implicación de esa región del córtex prefrontal en las condiciones de mayor interferencia (Sohn, Goode, Stenger, Carter y Anderson, 2003).

De acuerdo con algunas teorías (Anderson, 2003), uno de los mecanismos de control que ayuda a la recuperación de trazos de memoria objetivo se encarga de reducir la activación de otros trazos que compiten por la

recuperación, haciéndolos menos accesibles. Desde esta perspectiva, la inhibición de información irrelevante facilitaría la selección de la información relevante en la memoria. Sin embargo, si más tarde las circunstancias cambian y se requiere recuperar la información que fue anteriormente inhibida, la consecuencia será una menor probabilidad de recuerdo y reconocimiento de esta información. Una buena parte del apoyo experimental a esta idea proviene del estudio del efecto de *olvido inducido por la recuperación* (*retrieval-induced forgetting*); esto es, el impedimento en el recuerdo o reconocimiento de cierta información por el hecho de haber recuperado selectivamente otra relacionada a partir de una clave común. Los resultados de distintos estudios sugieren que este efecto es consecuencia de un mecanismo de control ejecutivo (Román, Soriano, Gómez-Ariza y Bajo, 2009) dependiente de la corteza prefrontal lateral (Kuhl, Dudukovic, Kahn y Wagner, 2007), y que podría modular la actividad del hipocampo para dar lugar a una disminución temporal en la accesibilidad a la información.

5.4 Olvido intencional

Frente a las situaciones en las que el olvido nos sobreviene sin buscarlo, un buen número de circunstancias de nuestra vida ilustran que olvidar es precisamente lo que necesitamos. Unas veces nos enfrentamos a objetos o personas que nos recuerdan automáticamente episodios de nuestra vida que preferiríamos no rememorar. Otras de lo que se trata es de actualizar el contenido de nuestra memoria para no dejar que información que ha dejado de tener vigencia interfiera en nuestras decisiones. De ahí que la capacidad para olvidar de forma intencionada pueda considerarse una importante función de control y autorregulación. Pero ¿podemos realmente olvidar algo si nos lo proponemos? La investigación reciente en Psicología y Neurociencia cognitiva indica que sí.

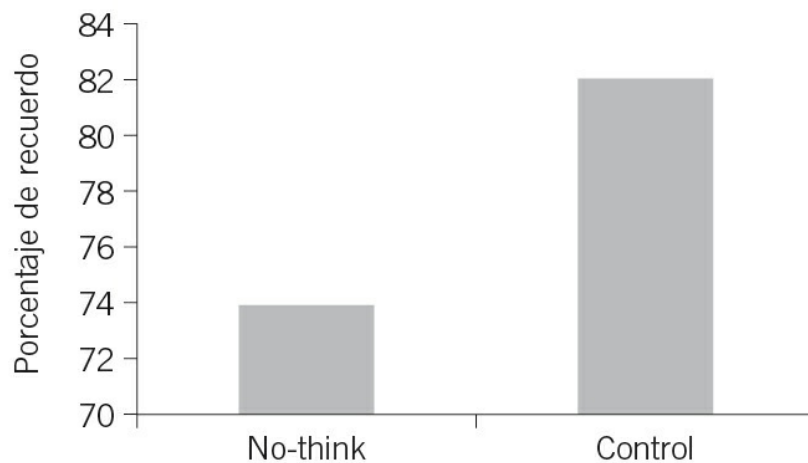
Mediante el paradigma de olvido dirigido con el método de la lista, por ejemplo, se ha demostrado que dar la instrucción de olvidar una primera lista de ítems justo después de que haya sido memorizada, y antes del aprendizaje de una segunda lista, lleva a un peor recuerdo de la primera lista en comparación a cuando no se da la orden de olvidar. De acuerdo con una

prominente interpretación de este efecto de olvido intencional, la instrucción de olvidar antes de la codificación de una segunda lista induce un estado temporal de inhibición de los ítems de la primera lista que limita su accesibilidad (Bjork, 1998). Más recientemente se ha propuesto que este olvido puede explicarse como consecuencia de un cambio contextual interno (cognitivo, en los términos descritos anteriormente), en respuesta a la orden de olvidar la primera lista (Sahakyan y Kelley, 2002). Estas dos interpretaciones no son necesariamente incompatibles si se asume que lo que se inhibe es la información contextual, y no los ítems individuales de la primera lista.

Más interés desde la Neurociencia cognitiva han despertado los efectos de olvido que aparecen como consecuencia de suprimir intencionalmente la recuperación. Mediante el paradigma llamado *think/no think* (véase figura 7.6), se ha puesto de manifiesto que la práctica en suprimir la recuperación de información asociada a una clave lleva a una significativa reducción en el recuerdo de esa información cuando este se solicita más tarde (Anderson y Huddleston, 2011, para una revisión). Una forma de explicar este efecto es en términos de control inhibitorio. En concreto, se ha propuesto que la supresión de la recuperación implicaría mecanismos neurocognitivos similares a los que requiere la inhibición de respuestas motoras. En esta línea, Anderson, Ochsner, Kuhl, Cooper, Robertson, Gabrieli, Glover y Gabrieli (2004) encontraron que parar la recuperación recluta áreas, como la corteza prefrontal bilateral y el córtex cingulado anterior, similares a las implicadas en la supresión de respuestas motoras automáticas. Aunque se ha demostrado que otros mecanismos podrían también implementar el control de la recuperación, la inhibición parece jugar un papel importante en la regulación de los contenidos de la memoria.

Figura 7.6 En la parte superior puede verse el esquema del procedimiento estándar del paradigma think/no think. Tras memorizar un conjunto de pares de palabras (Fase 1), los participantes pasan a la fase de think/no think en la que se les presentan algunos de los primeros miembros de los pares estudiados. En los ensayos think la tarea consiste en recuperar el segundo miembro del par que corresponde a cada caso. En los ensayos no think, por el contrario, la tarea es evitar recordar la palabra asociada tratando de mantenerla al margen de la conciencia. En la última fase del experimento los sujetos realizan una prueba de memoria de los segundos miembros de los pares estudiados. En la gráfica de la parte inferior de la figura se muestra el efecto de los ensayos no think sobre la accesibilidad posterior de esos ítems, comparando su recuerdo con el de los ítems de una condición control

Condición	Estudio	Think/no Think	Fase de prueba
Think	Trauma - Cucaracha	Trauma	Insecto - C_____
No Think	Vapor - Tren	Vapor	Vehículo - T_____
Control	Alquiler - Semana		Tiempo - S_____



5.5 Distorsiones de memoria

Junto a lo que se podrían denominar errores de omisión característicos del olvido, en la memoria se observan también errores de comisión, recuerdos en los que los contenidos no son fiel reflejo del acontecimiento que se evoca. Aun pareciendo otra muestra de la fragilidad de la memoria, esta falta de correspondencia entre lo vivido y lo recordado podría también tomarse como una consecuencia natural de su modo de funcionamiento. Recordar es la mayor parte de las veces reconstruir, generar representaciones mentales

transitorias, relacionadas tanto con la información contenida en las huellas almacenadas como con características propias de la situación en la que tiene lugar el propio acto de recordar. Como hacen notar muy certeramente Rhodes y Jacoby (2007), a propósito de los recuerdos autobiográficos, «la memoria del pasado refleja lo que normalmente pasa, lo que tiene sentido que hubiera pasado, y lo que uno desea o teme que haya pasado, además de lo que realmente ha pasado». Todo este tipo de componentes de los recuerdos abren la puerta a la posibilidad de que se produzcan distorsiones, y la evidencia de la que disponemos permite constatar que estas realmente se producen y con relativa frecuencia.

En conjunto, los estudios realizados han demostrado que es relativamente fácil implantar recuerdos falsos, aunque no en todas las ocasiones o en todas las personas, mediante manipulaciones como la repetición de sugerencias, la alteración de fotografías familiares, la imaginación de situaciones personales, etc. También han puesto de relieve que, aunque la mayor parte de los recuerdos autobiográficos son en un sentido general correctos, también son muy frecuentes las alteraciones en lo que se refiere a detalles más concretos, utilizando procedimientos como el proporcionar información engañosa sobre aspectos de un evento con posterioridad al mismo. El experimento típico en este paradigma consta de tres fases. En la primera de ellas los participantes ven, por ejemplo, una película corta sobre un suceso, supongamos que un accidente de tráfico. Más tarde, en la segunda fase, los participantes responden a algunas preguntas relacionadas con lo que han visto en las imágenes. Esta es una fase crítica del experimento, ya que al hacer las preguntas se proporciona a algunos de los sujetos información engañosa acerca de ciertos aspectos concretos de las imágenes que han visto. Por ejemplo, en una pregunta se puede hacer referencia, de forma incidental, a la presencia de un automóvil de un determinado color (indicándose casualmente que era de color rojo) cuando en las imágenes vistas ese automóvil era de un color diferente (por ejemplo, azul), o se puede introducir información engañosa sobre el estado de un semáforo, la presencia de un ciclista, etc. En la tercera y última fase del procedimiento experimental se pasa una prueba de reconocimiento sobre la información originalmente presentada en la película, y los resultados muestran que la mayoría de las personas que han recibido

información engañosa tienden a reconocer erróneamente como vistos aspectos que han sido tan solo sugeridos en la entrevista de la segunda fase (Loftus, Miller y Burns, 1978).

La problemática relacionada con los falsos recuerdos también ha captado el interés de investigadores tradicionalmente dedicados al estudio de la memoria humana en condiciones controladas de laboratorio. Desde un punto de vista metodológico, estas investigaciones se caracterizan por el uso de manipulaciones experimentales rigurosas y la utilización de materiales simples (mayoritariamente listas de palabras), en tareas clásicas de memoria como son las de recuerdo o reconocimiento. En investigaciones recientes ha sido habitual la utilización del paradigma DRM, un procedimiento experimental originalmente diseñado por Deese (1959) y posteriormente redescubierto por Roediger y McDermott (1995). En lo esencial, el procedimiento consiste en que los participantes experimentales estudien una lista simple de palabras, todas ellas relacionadas asociativamente con otra palabra crítica que no se incluye en la lista estudio. El resultado de interés es que con frecuencia la palabra no estudiada se recuerda y se reconoce falsamente, con índices altos de confianza y con la sensación subjetiva de recuerdo veraz. La sencillez metodológica y la replicabilidad de los efectos ha permitido utilizar esta metodología para ahondar en algunos de los mecanismos más básicos de las distorsiones en la memoria humana, y los hallazgos permiten concluir que los falsos recuerdos son probablemente el resultado de la operación conjunta de dos tipos de procesos: mecanismos de activación durante la codificación, que hacen que la información falsa sea posteriormente muy accesible, y procesos de control o monitorización inadecuados durante la recuperación, que conducen a la atribución errónea de esa información activada a la experiencia realmente vivida (Gallo, 2010). El estudio sistemático de los falsos recuerdos en el laboratorio ha permitido avanzar en el conocimiento y caracterización de estos mecanismos y procesos, como por ejemplo su evolución a lo largo del ciclo vital (Carneiro, Fernandez y Dias, 2009), o la relación existente entre diferencias individuales en el falso recuerdo y características estructurales de la materia blanca en el cerebro (Fuentemilla, Cámara, Münte, Krämer, Cunillera, Marco-Pallarés, Tempelmann y Rodríguez-Fornells (2009). Para finalizar este apartado desde

una perspectiva más general, hay que señalar que existe cada vez más evidencia de que los resultados obtenidos en los estudios empíricos sobre las distorsiones no son solo una demostración de la fragilidad de los recuerdos, sino también una clara manifestación del funcionamiento en general optimizado y adaptativo de la memoria humana.

6. Recuerdo colaborativo y memoria colectiva

Hemos visto hasta aquí los mecanismos fundamentales que conforman el funcionamiento de la memoria de un individuo adulto normal. El interés del experimentador, invariablemente, se centra en el contraste entre la información contenida en las respuestas del individuo y la información que recibió durante la fase de adquisición, y mientras el individuo bajo estudio aparece aislado desde la fase de adquisición hasta la de recuperación.

Sin embargo, salvo en contadas ocasiones, el individuo no usa su memoria en el aislamiento que las condiciones clásicas de laboratorio le imponen. Por el contrario, casi siempre usamos nuestra memoria como instrumento en una actividad social. Este hecho tiene implicaciones que van más allá de la mera presencia de otros individuos o del uso de contenidos más elaborados que los típicos de una prueba clásica de memoria en un laboratorio.

En lo que resta del capítulo vamos a tratar, en primer lugar, algunos de los fenómenos que desde la psicología experimental se han descubierto cuando el individuo realiza la prueba de *recuerdo colaborativo*; es decir, realiza pruebas de memoria como miembro de un grupo. Veremos cómo esta simple circunstancia da lugar a la aparición de fenómenos hasta cierto punto sorprendentes y en algunos casos incluso paradójicos. Más adelante veremos que tales paradojas se desvanecen cuando cambiamos la óptica con la que analizamos los fenómenos descubiertos. Cambiaremos desde un punto de vista en el que predomina el interés del individuo por recuperar fielmente su pasado individual intacto, a otro en el que predomina la optimización de su papel como agente social dentro de un grupo, así como el del grupo mismo dentro de la sociedad.

6.1 Recuerdo colaborativo

Weldon y Bellinger (1997) comprobaron que un grupo de tres individuos que *cooperan* para recordar algo (procedimiento de *recuerdo colaborativo*) produce mejor resultado que cualquiera de los individuos por separado; esto es algo que no puede sorprendernos. Sin embargo, la *suma* de los recuerdos (excluidas las redundancias) de tres individuos cuando actúan por separado tratando de recordar algo es superior al recuerdo —colaborativo— del grupo. Esta debilidad paradójica del recuerdo colectivo se conoce como *inhibición colaborativa*.

¿Qué explicación podemos encontrar para esta paradoja? Basden, Basden, Bryner y Thomas (1997), basándose en una serie de resultados experimentales, han propuesto como explicación el *bloqueo* o *disrupción de la estrategia de recuperación*. De acuerdo con esta hipótesis, en circunstancias de recuperación individual cada individuo sigue su estrategia idiosincrásica de recuperación. Pero en circunstancias de recuerdo colaborativo las respuestas de uno de los individuos del grupo actúa sobre su colaborador como clave de recuperación externa, que se superpone a la cadena de claves internas generadas por su propia estrategia de recuperación. Muchos datos avalan esta hipótesis. Así, sabemos hoy que con pruebas de reconocimiento la actuación en grupos colaborativos mejora el rendimiento de los individuos que forman el grupo y no produce, por tanto, la inhibición colaborativa. Así, este resulta ser un fenómeno genuinamente «cognitivo» —no social— por cuanto su explicación está basada en principios que regulan la memoria individual (Rajaram y Pereira-Pasarin, 2010).

6.2 Memoria colectiva

Pero la explicación de la inhibición colaborativa en el ámbito de la memoria individual nos puede ocultar que sus consecuencias comportan ciertos beneficios para la *memoria colectiva*. El carácter *paradójico* del fenómeno, que con frecuencia se señala, obedece en buena medida a la utilización de lo que Wertsch (2009, pág. 122) ha denominado el «criterio de la precisión». En efecto, consideramos paradójico el rendimiento inferior de los individuos que

colaboran porque nuestra medida de su *precisión* se define por referencia a la información presentada en adquisición. Pero cabría la posibilidad de medir el rendimiento como grado de aportación al objetivo de lograr unos *contenidos compartidos* por los miembros del grupo que sean estables y distintivos. Definida así, la inhibición colaborativa trabaja en beneficio de la estabilidad y homogeneidad de los recuerdos del grupo, a costa incluso de la precisión del recuerdo individual.

Hay datos que respaldan la idea que acabamos de apuntar: ciertos fenómenos como el *contagio social*, especialmente por inoculación en los miembros del grupo de los recuerdos —correctos y erróneos— propios del *narrador dominante* (Cuc, Ozuru, Manier y Hirst, 2006), conducen al establecimiento de recuerdos más homogéneos entre los individuos del grupo y a su transmisión más simplificada. Esos recuerdos compartidos por un grupo social conforman lo que actualmente se conoce en psicología experimental como *memoria colectiva*. Una memoria cuya característica fundamental es que no se presta a ser evaluada en función de su parecido con la realidad del pasado —el criterio de precisión mencionado arriba—, sino en función de su utilidad para actuar en el presente sobre el entorno social. Esta memoria, sin embargo, no es una entidad etérea al margen de los individuos sino que constituye el conjunto de recuerdos compartidos en un momento dado para el interés común de un grupo más o menos definido. Por supuesto, no se trata de un paquete de conocimientos fijo, sino que está permanentemente cambiando en función de las necesidades del momento del grupo propietario.

La memoria deja de ser así un mero mecanismo de *recuperación* de información, para convertirse en un mecanismo de *utilización* del pasado para enfrentarnos al presente. La concepción del pasado de los individuos puede y debe transformarse en aras de los objetivos presentes del propio individuo o del grupo. No se trata de usar los recuerdos, sino de utilizarlos («memoria utilizable») como instrumentos de actuación sobre el presente individual o grupal. Y existe cierto acuerdo en que, además de facilitar la comunicación entre los miembros del grupo y, por tanto, su cohesión, la memoria colectiva persigue subrayar la identidad del grupo —su diferenciación de los demás grupos del contexto de contraste— y la identidad de los individuos mismos

dentro del grupo.

Desconocemos si existen datos que informen directamente acerca de los mecanismos neurales responsables de los fenómenos incluidos bajo el paraguas de la memoria colectiva. Pero es posible caer en la cuenta de que, si hay algo común a todos los fenómenos relacionados con el recuerdo colaborativo, ese algo es la extraordinaria permeabilidad de la memoria del individuo al contenido de la memoria de sus congéneres. El ser humano se muestra en estos fenómenos como un organismo que ha evolucionado, especialmente predispuesto a tener amplias zonas de solapamiento funcional entre su memoria y la de los demás. Podemos adivinar que lo más probable es que el medio por el que esto se logra coincida en gran medida con las bases neurales de mecanismos de simulación de la mente como el de *instancia especular (mirroring)* (Waytz y Mitchell, 2011), por el que el individuo adopta automáticamente actitudes y puntos de vista del personaje al que observa. La base neural de este mecanismo estaría en el área ventrolateral del córtex prefrontal (VLPFC). Mitchel (2008) ha señalado que esta área forma parte de un conjunto de áreas corticales que presentan una actividad metabólica basal (en reposo) particularmente elevada, que sin embargo se reduce de forma drástica cuando el individuo se implica en una tarea que no requiere el procesamiento de personaje alguno. Esa elevada actividad basal sugiere para este autor que la «mente humana tiene una propensión especial para el pensamiento social» (Mitchel, 2008, pág. 145). Aunque es preciso reconocer la enorme distancia que hay entre los datos obtenidos mediante neuroimagen por Mitchel y sus colaboradores, de un lado, y el conjunto de fenómenos que la psicología experimental ha descubierto asociados al recuerdo colaborativo, por otro, no deja de ser sorprendente que la sugerencia de Mitchel a partir de datos obtenidos con neuroimagen coincida en lo esencial con las propuestas que desde la Sociología hiciera hace décadas precisamente quien acuñó el término «memoria colectiva», el sociólogo francés Maurice Halbwachs (1950).

Lecturas recomendadas

- Anderson, M. C. y Hanslmayr, S. (2014). Neural mechanisms of motivated forgetting. *Trends in Cognitive Sciences*, 18, 279-292.
- Brown, P. C., Roediger, H. L. y McDaniel, M. A. (2014). *Make it stick: The science of successful learning*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Cabeza, R. y Moscovitch, M. (2013). Memory Systems, Processing Modes, and Components: Functional Neuroimaging Evidence. *Perspectives on Psychological Science*, 8, 49-55.
- Rajaram, S. y Pereira-Pasarin, L. P. (2010). Collaborative memory: Cognitive research and theory. *Perspectives on Psychological Science*, 5, 649-663.
- Schacter, D. L., Guerin, S. A. y St. Jacques, P. L. (2011). Memory distortion: an adaptive perspective. *Trends in Cognitive Sciences*, 15, 467-474.

Referencias bibliográficas

- Anderson, J. R. y Reder, L. M. (1999). The fan effect: New results and new theories. *Journal of Experimental Psychology: General*, 128, 186-197.
- Anderson, M. C. (2003). Rethinking interference theory: Executive control and the mechanisms of forgetting. *Journal of Memory and Language*, 49, 415-445.
- Anderson, M. C., Ochsner, K. N., Kuhl, B., Cooper, J., Robertson, E., Gabrieli, S. W., Glover, G. H. y Gabrieli, J. D. E. (2004). Neural systems underlying the suppression of unwanted memories. *Science*, 303, 232-235.
- y Huddleston, E. (2011). Towards a cognitive and neurobiological model of motivated forgetting. En R. F. Belli (ed.), *True and false recovered memories: Toward a reconciliation of the debate* (vol. 58). Nebraska Symposium on Motivation. Nueva York: Springer.
- Arndt, J. y Reder, L. M. (2003). The effect of distinctive visual information on false recognition. *Journal of Memory and Language*, 48, 1-15.
- Atkinson, R. C. y Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. En K. W. Spencer (ed.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory* (vol. 2, pp. 89-195). Nueva York: Academic Press [ed. cast.: En Sebastian, M. V., *Lecturas de psicología de la memoria*, pp. 23-56, Madrid: Alianza Editorial, 1983].
- Basden, B. H., Basden, D. R., Bryner, S. y Thomas, R. L. (1997). A comparison of group and individual remembering: Does collaboration disrupt retrieval strategies? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 23, 1176-1191.
- Bjork, R. A. (1998). Intentional forgetting in perspective: Comments, conjectures, and some directed remembering. En J. M. Golding y C. MacLeod (eds.), *Intentional forgetting: Interdisciplinary approaches* (pp. 453-481). Nueva Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.
- Cabeza, R., y Moscovitch, M. (2013). Memory Systems, Processing Modes, and Components: Functional Neuroimaging Evidence. *Perspectives on Psychological Science* 8 (1) 49-55.
- Carneiro, P., Fernandez, A. y Dias, A. R. (2009). The influence of theme identifiability on false memories: Evidence for age-dependent opposite effects. *Memory & Cognition*, 37, 115-129.
- Conway, M. A. (1999). Phenomenological records and the self-memory system. En C. Hoerl y T. McCormack (eds.), *Time and memory: Issues in philosophy and psychology*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Craik, F. I. M. y Lockhart, R. S. (1972). Levels of processing: A framework for memory research. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 11, 671-684.
- y Rose N. S. 2012. Memory Encoding and Aging: A Neurocognitive Perspective. *Neuroscience and*

- Biobehavioral Reviews*, 36, 1729-1739.
- Cuc, A., Ozuru, Y., Manier, D. y Hirst, W. (2006). On the formation of collective memories: The role of a dominant narrator. *Memory y Cognition*, 34, 752-752.
- Deese, J. (1959). On the prediction of occurrence of particular verbal intrusions in immediate recall. *Journal of Experimental Psychology*, 58, 17-22.
- Dudai, Y. (2004). The neurobiology of consolidation, or, how stable is the engram? *Annual Review of Psychology*, 55, 51-86.
- Ebbinghaus, H. (1885). *Über das Gedächtnis: Untersuchungen zur experimentellen Psychologie*. Leipzig: Dunckery y Humblot.
- Fernández, A. y Alonso, M. A. (2001). The relative value of environmental context reinstatement in free recall. *Psicológica*, 22, 253-266.
- Fuentemilla, L., Cámara, E., Münte, T. F., Krämer, U. M., Cunillera, T., Marco-Pallarés, J., Tempelmann, C. y Rodríguez-Fornells, A. (2009). Individual Differences in True and False Memory Retrieval Are Related to White Matter Brain Microstructure. *The Journal of Neuroscience*, 29, 8698-8703.
- Gallo, D. A. (2010). False memories and fantastic beliefs: 15 years of the DRM illusion. *Memory & Cognition*, 38, 833-848.
- Glenberg, A. M. (1992). Distributed practice effects. En L. R. Squire (ed.), *Encyclopedia of learning and memory* (pp. 138-142). Nueva York: McMillan.
- Halbwachs, M. (1950-1997). *La mémoire collective*. París: Abin Michel.
- Hardt, O., Einarsson, E. y Nader, K. (2010) A bridge over troubled water: Reconsolidation as a link between cognitive and neuroscientific memory research traditions, *Annual Review of Psychology*, 61, 141-167.
- Henson, R. N. A., Rugg, M. D., Shallice, T., Josephs, O. y Dolan, R. J. (1999) Recollection and familiarity in recognition memory: an event-related RMf study. *Journal of Neuroscience*, 19, 3962-3972.
- James, W. (1899). *Talks to teachers on psychology: and to students on some of life». ideals*. Nueva York: Holt.
- Johnson, M. K., Hashtroudi, S. y Lindsay, D. S. (1993). Source monitoring. *Psychological Bulletin*, 114, 3-28.
- Kandel, E. R. (2005). The molecular biology of memory storage: A dialog between genes and synapses. *Bioscience Reports*, 24, 475-522.
- Kuhl, B. A., Dudukovic, N. M., Kahn, I. y Wagner, A. D. (2007). Decreased demands on cognitive control reveal the neural processing benefits of forgetting. *Nature Neuroscience*, 10, 908-914.
- Loftus, E. F. y Bernstein, D. M. (2005). Rich false memories: The royal road to success. En A. F. Healy (ed.), *Experimental cognitive psychology and its applications* (pp. 101-113). Washington, DC: American Psychological Association.
- Miles, C. y Hardman, E. (1998). State-dependent memory produced by aerobic exercise. *Ergonomics*, 40, 20-28. En A. Baddeley, M. W. Eysenck, y M. C. Anderson, *Memoria*. Madrid: Alianza Editorial.
- Milner, B. (1962). Les troubles de la mémoire accompagnant des lésions hippocampiques bilatérales. En *Physiologie de l'hippocampe* (pp. 257-272). París: Centre National Research Science.
- Milner, B., Corkin, S. y Teuber, H.-L. (1968). Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14-year follow-up study of H. M. *Neuropsychologia*, 6, 215-234.
- Mitchel, J. P. (2008). Contribution of functional neuroimaging to the study of social cognition. *Current Directions in Psychological Science*, 17, 142-146.
- Nyberg, L. (2002). Levels of processing: A view from functional brain Imaging. *Memory*, 10, 345-348.
- Rajaram, S. y Pereira-Pasarin, L. P. (2010). Collaborative memory: Cognitive research and theory. *Perspective on Psychological Science*, 5, 649-663.

- Rhodes, M. G. y Jacoby, L. L. (2007). Toward analyzing cognitive illusions: Past, present and future. En J. S. Nairne (ed.), *The foundations of remembering: Essays in honor of Henry L. Roediger III* (pp. 379-394). Nueva York: Psychology Press.
- Roediger, H. L., III, y McDermott, K. B. (1995). Creating false memories: Remembering words not presented in lists. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 21, 803-814.
- Román, P., Soriano, M. F., Gómez-Ariza, C. J. y Bajo, M. T. (2009). Retrieval-induced forgetting and executive control. *Psychological Science*, 20, 1053-1058.
- Roozendaal, B. y McGaugh, J. L. (2009). Emotional hormones and memory modulation. En L. R. Squire (ed.) *Encyclopedia of neuroscience*, vol. 3 (pp. 933-940). Oxford: Academic Press.
- Sahakyan, L. y Kelley, C. M. (2002). A contextual change account of the directed forgetting effect. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 28, 1064-1072.
- Schacter, D. L. (1994). *Priming* and multiple memory systems: Perceptual mechanisms of implicit memory. En D. L. Schacter y E. Tulving (eds.), *Memory systems* (pp. 233-268). Cambridge: MIT Press.
- Shallice T. y Warrington E. K. (1970). Independent functioning of verbal memory stores: a neuropsychological study. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 22, 261-273.
- Sobel, H. S., Cepeda, N. J., y Kapler, I. V. (2011). Spacing effects in real-world classroom vocabulary learning. *Applied Cognitive Psychology*, 25, 763-767.
- Sohn M. H, Goode A., Stenger, V. A., Carter C. S., y Anderson J. R. (2003). Competition and representation during memory retrieval: Roles of the prefrontal cortex and the posterior parietal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 7412-7417.
- Squire, L. (2009). Memory and Brain Systems: 1969-2009. *The Journal of Neuroscience*, 29 (41): 12711-12716.
- Stickgold R. (2005). Sleep-dependent memory consolidation. *Nature*, 437, 1272-1278.
- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. En E. Tulving y W. Donaldson (eds.), *Organization of memory* (pp. 381-403). Nueva York: Academic Press.
- Waytz, A. y Mitchell, J. P. (2011). Two mechanisms for simulating other minds: Dissociation between mirroring and self-projection. *Current Directions in Psychological Science*, 20, 197-200.
- Weldon, M. S. y Bellinger, K. D. (1997). Collective memory: Collaborative and individual processes in remembering. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 23, 1160-1175.
- Wertsch, J. V. (2009). Collective memory. En P. Boyer y J. V. Wertsch (eds.), *Memory in mind and culture* (pp. 117-137). Nueva York: Cambridge University Press.
- Wilson, B. A. (2009). *Memory rehabilitation: integrating theory and practice*. Londres: Guilford.
- Yonelinas, A. P. (2002). The nature of recollection and familiarity: A review of 30 years of research. *Journal of Memory and Language*, 46, 441-517.

² H. M. (Henry Gustav Molaison) murió el 2 de diciembre de 2008. Antes de morir vivía en una residencia sanitaria en Connecticut donde participó en numerosas investigaciones que ayudaron a desarrollar la Neuropsicología cognitiva. Su cerebro se encuentra ahora en la Universidad de California, San Diego.

8. Memoria de trabajo

**Santiago Pelegrina, M. Teresa Lechuga, M. Concepción
Castellanos y M. Rosa Elosúa**

La memoria de trabajo es uno de los constructos cognitivos más influyentes y que más atención ha recibido en las últimas décadas. Puede definirse como la capacidad para mantener temporalmente activa la información para su utilización en diferentes actividades cognitivas como comprender o pensar. Aunque hay consenso en cuanto a su definición a nivel funcional, existe controversia respecto a si la memoria operativa constituye un sistema con sus propios procesos cognitivos o si se trata de un subconjunto de representaciones activadas de la memoria a largo plazo que comparte una serie de procesos con otras funciones psicológicas. En los primeros apartados se expondrán estos planteamientos teóricos a los que les seguirán los modelos desarrollados desde la Neurociencia cognitiva. En su reciente historia este campo ha aportado un nivel de análisis adicional que, además de poner a prueba la consistencia de algunas concepciones previas, ha generado nuevos modelos teóricos sobre la naturaleza misma de la memoria de trabajo.

La capacidad de la memoria de trabajo es una característica psicológica que muestra variabilidad interindividual y que experimenta cambios normativos a lo largo de la vida. Esta capacidad es importante en tanto que se relaciona con el éxito de la persona en muchas actividades y tareas cognitivas. Por ello, se dedicará un apartado a las propuestas teóricas que intentan explicar el origen tanto de las diferencias individuales como de los cambios evolutivos que acontecen durante el envejecimiento. Finalmente, en el último apartado se abordarán los programas de intervención diseñados para entrenar y mejorar la capacidad de la memoria de trabajo que han surgido en la última década.

1. Antecedentes históricos de la memoria de trabajo

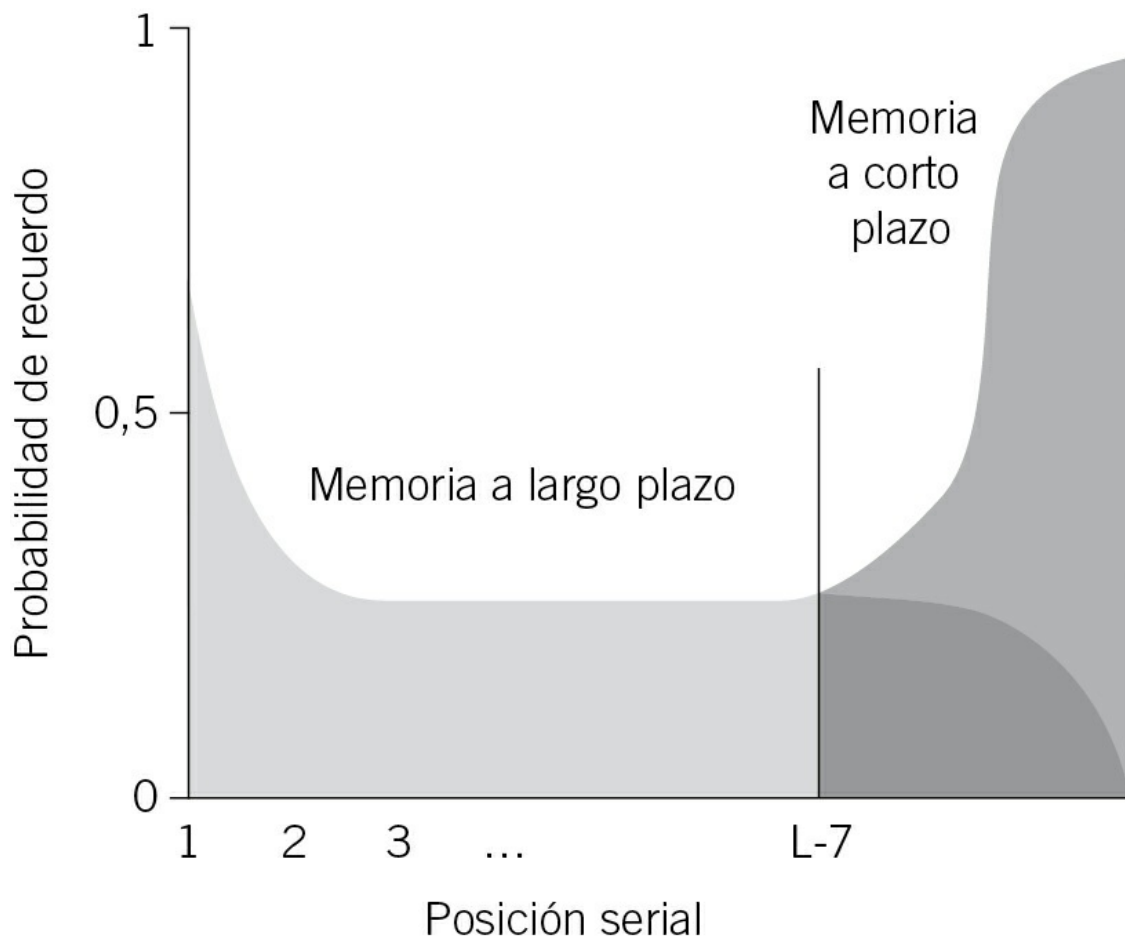
Los estudios científicos sobre la memoria a corto plazo se remontan a las últimas décadas del siglo XIX, periodo en el que Hermann Ebbinghaus realizó sus experimentos pioneros sobre el aprendizaje y el olvido. Con ellos pudo constatar de forma objetiva las evidentes limitaciones de la memoria humana. Administrándose a él mismo las tareas que diseñaba, comprobó que solo podía recordar unas siete sílabas sin sentido tras una lectura de una lista de sílabas. Además, ese recuerdo inmediato no garantizaba la recuperación del mismo material pasado un tiempo. Para mantener la información de forma prolongada debía realizar esfuerzos adicionales y repetir varias veces las mismas listas de sílabas. No mucho tiempo después, William James introdujo una distinción capital entre dos tipos de memoria: por un lado, la memoria primaria que sería el almacén que mantendría la pequeña cantidad de información de la que uno es consciente en un momento determinado y, por otro lado, la memoria secundaria que contendría la vasta cantidad de conocimientos acumulados durante toda la vida.

Los siguientes avances en el estudio experimental de la memoria a corto plazo acontecerían a mediados del siglo XX. En esa época George Miller propuso el término memoria inmediata, reunió diversas pruebas que cuantificaban su limitada capacidad y sugirió que tal limitación influía en la ejecución de una amplia variedad de tareas mentales. En el título de un célebre artículo propuso, más bien con intención retórica, la cantidad de 7 más menos 2 como el número de elementos o unidades de información que se pueden mantener simultáneamente en memoria. El término *unidad de información* le permitía considerar de forma flexible distintos tipos de materiales tales como números, letras, palabras, etc. Además, planteaba que varios elementos podían combinarse en una sola unidad de información con significado o *chunk*.

En la década de los sesenta empezaron a acumularse pruebas que servirían para diferenciar la memoria a corto plazo como un sistema funcionalmente distinto de la memoria a largo plazo. Los estudios sobre el recuerdo libre de una lista de ítems mostraron que se recordaban mejor los primeros elementos

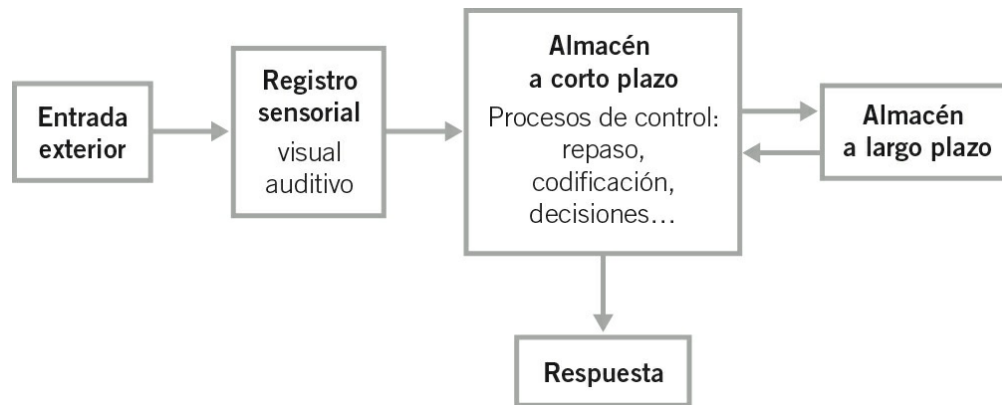
de una lista (efecto de primacía) y los últimos (efecto de cercanía o recencia). La representación gráfica de este patrón se conoce como curva de posición serial. Otro hallazgo fundamental fue la constatación de que introducir una actividad distractora al término de la lista hacía desaparecer el efecto de recencia, aunque no afectaba sustancialmente al recuerdo de los primeros ítems. Estos resultados llevaron a concluir que los últimos elementos de una lista se recuerdan mejor debido a que permanecen accesibles en un almacén de memoria a corto plazo; mientras que los elementos iniciales se representan de forma más permanente en un almacén de memoria a largo plazo, con lo que su recuerdo no se ve negativamente afectado por la tarea distractora. En la figura 8.1 se representa una curva de posición serial idealizada y su relación teórica con los dos sistemas de memoria.

Figura 8.1 Interpretación teórica de la curva de posición serial. Adaptada de Tudela, 1988



La idea de que la memoria a nivel funcional contiene almacenes a corto y a largo plazo se concretaría en diferentes modelos de memoria de los cuales es prototípico el propuesto por Richard Atkinson y Richard Shiffrin (1968) que se recoge en la figura 8.2. Según este influyente modelo, la información procedente del ambiente se registra inicialmente en la memoria sensorial. Una parte limitada de esta información, aquella que es atendida, se trasvasa a la memoria a corto plazo, que se considera un almacén unitario de capacidad limitada en el que se mantiene temporalmente la información para su posterior procesamiento. Aquí, la información decae tras algunos segundos a menos que se repase. El repaso permite, a la postre, codificar y almacenar la información en la memoria a largo plazo, que consiste en un almacén sin límites de capacidad que puede conservar la información indefinidamente.

Figura 8.2 Modelo de Atkinson y Shiffrin. Adaptada de Atkinson y Shiffrin, 1968



2. El modelo multialmacén de Baddeley

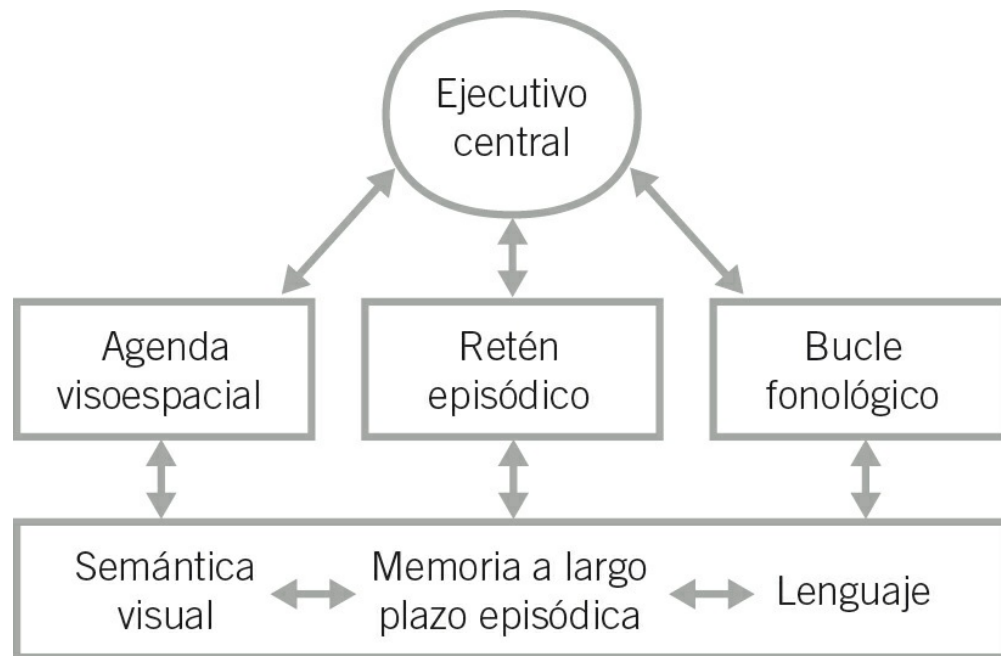
En los primeros modelos duales de memoria, como el de Atkinson y Shiffrin, se asumía que la memoria a corto plazo, además de ser un almacén temporal de información, permitía la realización del trabajo cognitivo de mantenimiento, repaso, codificación, toma de decisiones, etc. También se mantenía que la memoria a corto plazo tenía el papel de controlar y coordinar los procesos cognoscitivos superiores, aunque la fundamentación experimental de este supuesto resultaba imprecisa. Baddeley y Hitch (1974) iniciaron una serie de investigaciones para dilucidar precisamente el papel de la memoria en el control cognitivo. Planteaban que si la memoria a corto plazo realizaba funciones de procesamiento y almacenamiento, el procesamiento debería entorpecerse de forma sustancial ante altas demandas de almacenamiento. Con el objetivo de poner a prueba esta idea, en un estudio pidieron a los participantes que repitieran en voz alta una secuencia de dígitos de longitud variable y, al mismo tiempo, realizaran una tarea de razonamiento en la que debían verificar una frase acerca del orden de dos letras. Los resultados mostraron un incremento en los tiempos de respuesta en la tarea de razonamiento conforme aumentaba la longitud de la secuencia de dígitos. Lo inesperado fue que el porcentaje de errores no variaba aunque aumentara la longitud de las secuencias, llegando a superar incluso la

amplitud de memoria de los participantes. El hecho de que el mantenimiento no afectara al procesamiento de la información en el grado esperado hacía difícil justificar la idea de que ambos dependieran del mismo mecanismo.

Baddeley y Hitch concluyeron que el procesamiento y el almacenamiento comparten ciertos recursos pero que a la vez son independientes y se valen de estructuras y mecanismos distintos. Esta idea les llevaría a plantear diversas estrategias para intentar diferenciar las funciones de mantenimiento de las funciones de manipulación durante la realización de tareas de razonamiento, de comprensión o de aprendizaje. Básicamente, proponían a los participantes la realización concurrente de varias tareas, siendo alguna de ellas interferente con alguna de las funciones del sistema. Este sería el origen de un modelo de memoria a corto plazo al que llamaron memoria de trabajo.

En el modelo original, Baddeley y Hitch (1974) propusieron que la memoria de trabajo estaba formada por diversos sistemas o componentes que estaban organizados de manera jerárquica entre sí y que funcionaban de manera coordinada. Los componentes originales del modelo eran tres: el bucle fonológico y la agenda visoespacial, que eran considerados dos subsistemas esclavos de almacenamiento, y el ejecutivo central, encargado del control del sistema. En la versión más reciente del modelo (Baddeley, 2000), se incluye además un retén episódico, encargado del enlace con la memoria a largo plazo. En la figura 8.3 puede verse una representación de los componentes del modelo que se comentan a continuación.

Figura 8.3 Modelo de Baddeley. Adaptada de Baddeley, 2000



2.1 El bucle fonológico

El bucle fonológico es el subsistema encargado del repaso continuo de la información verbal para permitir su mantenimiento temporal durante la realización del trabajo cognitivo. El bucle fonológico usa el sistema de articulación del lenguaje para mantener la información verbal activa mediante el repaso subvocal. Las características funcionales del bucle fonológico se sustentan en multitud de evidencias empíricas, siendo el componente del modelo más investigado. Una prueba de que la información que mantiene el bucle fonológico es de tipo verbal se deriva del *efecto de interferencia por similitud fonológica*. En tareas de recuerdo inmediato se observa un mayor número de errores en el recuerdo de listas de palabras a medida que las palabras comparten más características fonológicas. Este incremento en el número de errores no se produce cuando las palabras de la lista comparten características semánticas. Otro efecto experimental que evidencia la naturaleza verbal del bucle fonológico es el *efecto de longitud de la palabra*. En tareas de recuerdo inmediato, las palabras con un mayor número de

sílabas, cuya pronunciación por tanto dura más tiempo, se recuerdan menos que las palabras que se pronuncian más rápidamente. Este resultado es interpretado como evidencia de que el bucle fonológico utiliza el sistema de articulación vocal y que su capacidad de mantenimiento se define en términos de duración de la pronunciación del contenido. Otro efecto relevante es el *efecto de la supresión articulatoria*. La supresión articulatoria es un procedimiento experimental que consiste en pronunciar un contenido irrelevante mientras se presenta y se recuerda una lista de palabras. Además de una disminución del recuerdo, en estas condiciones se elimina el efecto de la longitud de la palabra, haciendo que el recuerdo de listas de palabras de diferente longitud sea igual de bajo, aunque no elimina por completo la capacidad de mantener activa información verbal.

2.2 La agenda visoespacial

La agenda visoespacial es el subsistema utilizado para mantener y manipular información de naturaleza visual o espacial. Diversos estudios han demostrado que es posible distinguir entre los aspectos *visuales* del sistema, relacionados con formas y objetos, y los aspectos *espaciales*, relacionados con la localización. Esta separación está sustentada además en los resultados de los estudios con pacientes con daño cerebral y con técnicas de neuroimagen que muestran cómo las regiones dorso y ventrolaterales de la corteza prefrontal procesarían diferencialmente estímulos de tipo espacial y objetos. En relación con el recuerdo de objetos, se ha demostrado que, a diferencia del bucle fonológico, no se requiere el repaso ordenado de las imágenes para su mantenimiento, ya que las imágenes pueden combinarse y recordarse como un todo. También parece claro que la agenda visoespacial está limitada en la cantidad total de imágenes independientes que puede manipular simultáneamente. En cuanto al recuerdo inmediato de localizaciones, se ha comprobado que existe poco olvido tras breves periodos de tiempo, a no ser que se interfiera con el almacenamiento a través de alguna tarea distractora, lo que aumenta el olvido en función de las demandas de la tarea interviniente. Esto sugiere que existe cierta forma de repaso que se ve interrumpida por la tarea distractora, incluso aunque esta tarea no sea visual,

como por ejemplo el recuerdo de secuencias de dígitos.

2.3 El retén episódico

Uno de los problemas del modelo original era explicar la relación entre la memoria de trabajo y la memoria a largo plazo. Por ejemplo, la capacidad del bucle fonológico se consideraba bastante más limitada que la requerida para mantener toda la información necesaria para comprender un texto. De alguna manera la memoria de trabajo debía de poder hacer uso del conocimiento almacenado en la memoria a largo plazo para ampliar sus posibilidades de trabajo. Para superar esta limitación, Baddeley (2000) propuso un cuarto componente, el retén episódico. Se trataría de un sistema de almacenamiento temporal que mantendría alrededor de cuatro *paquetes* de información en un código multidimensional. El retén episódico actuaría como enlace entre los distintos subsistemas, conectando estos con la memoria a largo plazo, lo que permitiría la combinación de información previamente no relacionada, por ejemplo las palabras de una frase en paquetes significativos.

2.4 El ejecutivo central

Puede considerarse que el componente más importante del sistema es el ejecutivo central, dado que se encarga de controlar y gestionar el sistema. Sin embargo, en la formulación original del modelo se le dedicó poca atención a su funcionamiento. En la versión posterior, Baddeley (1996) adoptó la propuesta de Norman y Shallice (1986) y consideró este componente como un controlador atencional, más que un sistema de memoria, responsable de focalizar la atención y controlar la conducta. Así, se asumió que el ejecutivo central mantenía dos modos de control: uno automático para los hábitos y destrezas existentes, y otro limitado y controlado, que sería el responsable de la realización de las tareas complejas en curso. Según Baddeley, este componente realizaría cuatro funciones ejecutivas: a) dirigiría la atención hacia la realización de la tarea en curso, facilitando o inhibiendo el procesamiento de la información en función de la relevancia para la tarea, b) dividiría la atención y coordinaría la realización de dos o más tareas

simultáneas, c) cambiaría de modo flexible el foco atencional entre una tarea y otra, y d) activaría y recuperaría la información de la memoria a largo plazo.

La propuesta de diferentes funciones ejecutivas asociadas a la memoria de trabajo ha tenido su continuación en distintas aproximaciones teóricas. Los resultados de diversas investigaciones han demostrado que se pueden considerar, al menos, tres procesos ejecutivos independientes implicados en la realización de las tareas cognitivas: la inhibición de información o tendencias de acción no relevantes para la tarea, la actualización del contenido de la memoria y el cambio entre tareas o procesos (Miyake, Friedman, Emerson, Witzki, Howerter y Wager, 2000).

3. Modelos de almacenamiento unitario

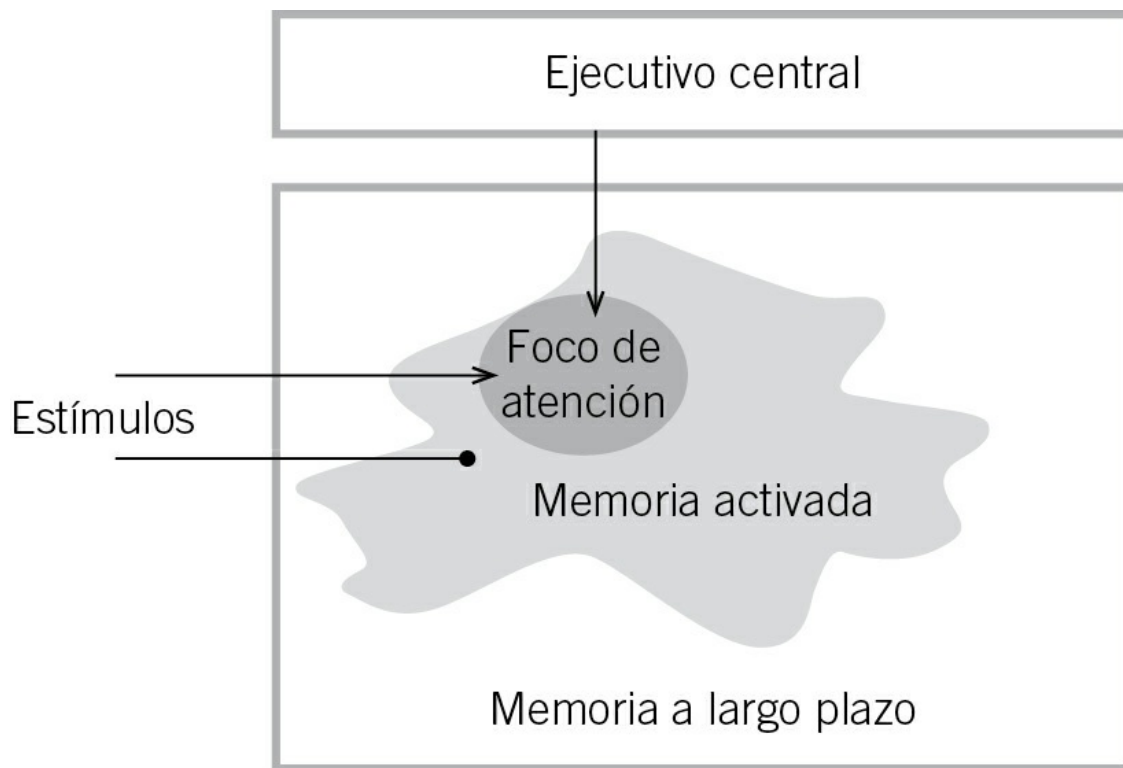
Nelson Cowan disiente de la propuesta multialmacén de Baddeley en la que se proponen diferentes almacenes o sistemas en la memoria de trabajo dedicados a información de distinto tipo. Además, Cowan no considera que la única distinción relevante en función de la modalidad de la información sea la verbal frente a la visoespacial. Aunque asume la existencia de disociaciones entre los procesos verbales y visoespaciales, señala que hay otras modalidades de información (p. ej., táctil) que el modelo de Baddeley no recoge. Cowan (1988) intenta superar las objeciones al modelo multialmacén proponiendo *el modelo de procesos integrados de la memoria de trabajo (embedded processes of WM)* en el que no se conciben distintos almacenes a largo y a corto plazo, sino que la memoria de trabajo se identifica con la región de la memoria a largo plazo que ha alcanzado un cierto nivel de activación.

3.1 El modelo de los procesos integrados de Cowan

El modelo de Cowan (1988, 1995) contempla dos componentes integrados dependiendo del grado de activación que alcanza la información en la memoria (véase figura 8.4). En primer lugar, se concibe una región

relativamente activada como resultado de la actividad cognitiva y de la experiencia perceptiva actual. Las representaciones en este componente se activan automáticamente por la información entrante en el sistema y estarían formadas sobre todo por características de naturaleza sensorial. Cowan mantiene que incluso cuando la información en esta región alcanza un cierto nivel de activación, puede no resultar accesible a la consciencia. Esta diferenciación explícita entre activación y acceso a la consciencia permite explicar ciertos fenómenos de facilitación que ocurren al procesar información de la que la persona no es consciente. Sirvan de ejemplo los efectos facilitatorios derivados de breves exposiciones a estímulos que son inmediatamente enmascarados. Finalmente, una característica de la región activada de la memoria a largo plazo es su capacidad limitada debido, por un lado, a la constante degradación que sufren las representaciones como resultado de la interferencia procedente de otras representaciones y, por otro lado, al rápido decaimiento de la activación.

Figura 8.4 Modelo de Cowan. Adaptado de Cowan, 1988



Al primer nivel de activación, Cowan añade un segundo componente denominado foco de atención, que consiste en un subconjunto reducido de la parte activada de la memoria a largo plazo. En este nivel se representa aquella información de cualquier modalidad que ha alcanzado un nivel más completo de activación y que además es accesible a la consciencia. Una vez que la información ingresa en el foco de atención puede tener lugar un procesamiento adicional que propicia la activación de características adicionales (p. ej., semánticas) relacionadas con el estímulo. La dinámica del foco de atención depende tanto de procesos voluntarios, que requieren esfuerzo y están controlados por un sistema ejecutivo central, como de procesos involuntarios y automáticos, que están asociados al sistema de orientación atencional y se desencadenan en respuesta a cambios destacados que acontecen en el ambiente. Una función importante del foco de atención es posibilitar el establecimiento de vínculos episódicos entre los elementos activados. Esto permite, por ejemplo, recordar los ítems de una lista en su

orden de presentación al poder asociar cada ítem con una posición en la lista o con otro ítem; integrar diferentes elementos en un *chunk*, o realizar nuevas combinaciones con la información susceptibles de mantenerse de forma permanente.

La idea de que la memoria de trabajo es la parte activada de la memoria a largo plazo conduce a la predicción de que las áreas cerebrales activadas en tareas de ambos tipos de memoria deberían solaparse. Hay pruebas que convergen en esa dirección (véase Jonides, Lewis, Nee, Lusting, Berman y Moore, 2008). Además, otros estudios indican que la memoria de trabajo, más que mantener la información en distintos almacenes, hace uso de los mismos circuitos neurales que se encargan de representar la información. Por ejemplo, D'Esposito (2007) ha comprobado que cuando una tarea de memoria de trabajo requiere mantener representaciones de rostros, durante el intervalo de retención (en el que se deben mantener activos los contenidos en la memoria) se activa el área fusiforme facial, asociada al procesamiento de rostros. Sin embargo, cuando la tarea implica el mantenimiento de representaciones de casas durante la demora se activa el área parahipocampal de lugar, asociada al procesamiento de este tipo de información.

3.2 La capacidad del foco de atención

El foco de atención está limitado en el ritmo al que puede activarse información y en su capacidad, es decir, en la cantidad de elementos distintos (*chunks*) que puede contener. Cowan (2005) ha recopilado una gran variedad de pruebas procedentes de distintos ámbitos de investigación que convergen en torno a una estimación de tres a cinco elementos. La determinación precisa de la capacidad del foco de atención no es una tarea fácil ya que sus límites reales quedan enmascarados por el uso de las estrategias controladas empleadas para mantener la información, tales como el repaso o el agrupamiento. Por tanto, para evitar sobrestimar la capacidad del foco es necesario impedir el concurso de dichas estrategias. Un modo de conseguirlo es imponer una sobrecarga de información, presentando, por ejemplo, una gran cantidad de información visualmente durante un tiempo muy reducido. En estas condiciones se comprueba que las personas pueden recordar unos

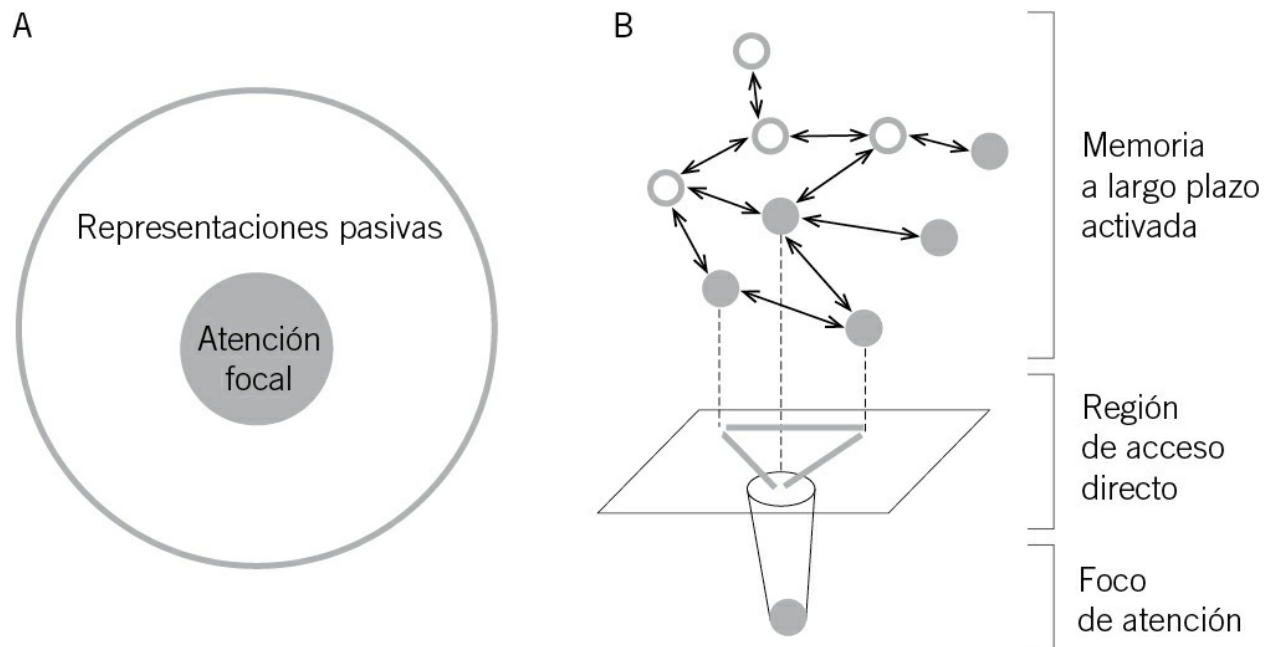
cuatro elementos. Otras pruebas proceden de las estimaciones del mayor número de elementos a los que una persona puede atender simultáneamente. Por ejemplo, con tareas de enumeración se comprueba que las personas pueden captar de forma rápida y sin error cantidades de hasta cuatro elementos, cantidad a partir de la cual la ejecución se vuelve más lenta y susceptible de errores. Análogamente, el número máximo de objetos móviles que las personas pueden seguir simultáneamente también coincide en unos cuatro.

Los resultados de algunos estudios que emplean técnicas de neuroimagen y electrofisiológicas son consistentes con la idea de un límite de capacidad en torno a cuatro elementos. Por ejemplo, Todd y Marois (2004) han demostrado que la amplitud de la actividad en el surco intraparietal aumenta con las demandas de memoria visual, alzando su nivel máximo precisamente cuando la carga de memoria es de tres o cuatro elementos. Además, a diferencia de otras áreas, la activación en esta región es sensible a las diferencias individuales ya que la asíntota se alcanza cuando las demandas de memoria se aproximan a la capacidad de memoria específica de cada persona.

Hay autores que consideran que la capacidad del foco es aún más limitada y defienden que la cantidad de información mantenida en el foco de atención se reduce a un único elemento. Esto implica que solo se puede mantener y ser consciente de un ítem (p. ej., una idea) en un instante determinado. McElree (2006) defiende este argumento a partir de los resultados obtenidos en tareas que miden la velocidad de acceso a distintas unidades de información mantenidas en la memoria. Por ejemplo, en una tarea de reconocimiento continuo, como la *n-back*, se comprueba que el ítem presentado en el ensayo inmediatamente anterior ($n-1$) se reconoce mucho más rápidamente y con mayor exactitud que los ítems presentados en ensayos previos (p. ej., en el ensayo $n-2$). Se infiere que dicha diferencia se debe a que en el momento de realizar la prueba de reconocimiento, el último ítem presentado ($n-1$) está todavía en el foco de atención, con lo que la comparación puede efectuarse de manera inmediata; pero no sucede lo mismo con los ítems previamente presentados, que deben recuperarse en el foco de atención antes de poder ser comparados con el ítem a reconocer, lo que acarrea un coste adicional. McElree, además de defender la idea de un foco de atención reducido a un

elemento, plantea que solo existen dos niveles de representación: fuera del foco o dentro del foco (véase figura 8.5).

Figura 8.5 A. Modelo de McElree. Adaptada de McElree, 2006
B. Modelo de Oberauer. Adaptada de Oberauer, 2009



Oberauer (2002, 2009) sugiere una solución de compromiso ante las propuestas de Cowan (cuatro ítems) y la de McElree (un ítem). Este autor conviene en que puede haber hasta cuatro elementos altamente accesibles, pero añade que estos pueden variar en su nivel de activación de modo que solo uno de ellos puede encontrarse en un estado de máxima accesibilidad. Esta idea la concreta en el denominado *modelo concéntrico de memoria de trabajo* que incluye tres niveles jerárquicos de activación (véase figura 8.5). El primer nivel consiste en la *región activada de la memoria a largo plazo* donde las representaciones se han activado por encima de una línea base debido al *input* perceptivo o a la propagación de la activación desde otras representaciones. El segundo nivel se denomina *región de acceso directo*, y coincide en esencia con el foco de atención propuesto por Cowan. Este nivel consiste en un pequeño número de representaciones activas que están vinculadas a un contexto, son altamente accesibles y se encuentran relacionadas entre sí a través de un sistema coordinado. El tercer nivel lo constituye el *foco de atención* que, en la versión de Oberauer, puede albergar tan solo un elemento seleccionado de entre aquellos mantenidos en la región

de acceso directo. La representación mantenida en este nivel se encuentra en un estado de disponibilidad inmediata para ser objeto de cualquier operación cognitiva.

Recientes estudios muestran un conjunto de correlatos neurales que son consistentes con las tres regiones hipotetizadas por Oberauer. En concreto, Nee y Jonides (2011) han comprobado que la recuperación de información en la región activada de la memoria a largo plazo se asocia con un aumento de la activación en la corteza prefrontal lateral izquierda. Por su parte, algunas regiones del hipocampo responden específicamente ante la recuperación de la información que supuestamente está activada en la región de acceso directo, lo que sugiere que dichas áreas desempeñan un papel tanto en la memoria a largo plazo como en la memoria a corto plazo. Finalmente, ciertos patrones de activación en las cortezas parietal posterior y temporal inferior aparecen vinculados a los procesos de decisión realizados sobre la información mantenida en el foco de atención.

4. Bases neurales de la memoria de trabajo

La Neurociencia cognitiva ha permitido avanzar en la comprensión de la memoria de trabajo al añadir a los datos comportamentales tradicionales los índices de lo que sucede a nivel cerebral, obligando además a considerar las constricciones que las propiedades del cerebro imponen sobre el sistema cognitivo. La mayor parte de la investigación dirigida a dilucidar las bases neurales de la memoria de trabajo ha intentado caracterizar los patrones de actividad neuronal que tienen lugar durante los intervalos de retención en los que se debe mantener activa la información en la memoria. De entre las distintas regiones cerebrales, la corteza prefrontal tiene un papel crítico.

Las primeras investigaciones que apoyaron la idea de que la corteza prefrontal estaba implicada en la memoria de trabajo fueron los estudios electrofisiológicos de registros neuronales que se llevaron a cabo en los primeros años de la década de 1970 del siglo pasado. En estos estudios se comprobó que neuronas de la corteza prefrontal de monos se activaban durante el intervalo de demora en una tarea de respuesta demorada, cuando el

mono recordaba el estímulo visual que se había presentado al inicio del ensayo (Fuster y Alexander, 1971). También se encontró que determinadas neuronas codificaban ciertas localizaciones, y que esta activación se incrementaba de forma abrupta durante el intervalo de retención, y se mantenía tónicamente activa durante la ausencia estimular o de respuesta hasta que una respuesta se iniciaba. Esta activación neural observada en las neuronas prefrontales puede considerarse un reflejo de la actividad asociada al mantenimiento *on-line* de la información (Goldman-Rakic, 1996).

Por otro lado, otros estudios encontraron que las lesiones en la corteza prefrontal dorsolateral de monos solo afectaban a la ejecución en tareas de respuesta demorada en las que el material era de tipo esencialmente espacial, pero no a tareas con otro tipo de modalidad visual no espacial como patrones, colores o formas (Funahashi, Bruce y Goldman-Rakic, 1993). La ejecución de los monos en tareas con este tipo de material se veía afectada cuando el área lesionada era la convexidad inferior de la corteza prefrontal. Estos resultados llevaron a varios autores a proponer lo que en general se conoce como un modelo modular específico de dominio

4.1 Modelos basados en el dominio

En los modelos modulares específicos de dominio la corteza prefrontal está organizada de modo que distintas áreas se encargan del almacenamiento de distintos tipos de información. Este tipo de modelo fue motivado por el esquema de organización modular de la corteza prefrontal propuesto por Goldman-Rakic (1987) a partir de estudios con monos, en el que regiones específicas de la corteza prefrontal están relacionadas con determinados procesamiento en la memoria de trabajo preservando la segregación de las áreas de procesamiento sensorial, la vía o sistema ventral del *qué* y vía o sistema dorsal del *dónde*. En concreto, Goldman-Rakic y colaboradores propusieron que el procesamiento en la memoria de trabajo visual de estímulos bien de objetos, bien de tipo espacial reflejaba esa misma segregación.

Existen discrepancias entre estudios respecto a la localización exacta de las activaciones para las diferentes tareas en estimulación visual (espacial y

no espacial), pero en general se comprueba que, si las tareas difieren en dominio estimular pero se igualan en la demanda de la memoria de trabajo, las áreas activadas son diferentes para cada modalidad. Por ejemplo, las regiones dorso y ventrolaterales de la corteza prefrontal procesarían estímulos de tipo espacial y objetos respectivamente (Smith y Jonides, 1999). También se encuentran diferencias hemisféricas. En unos estudios, el procesamiento de estímulos de tipo espacial se llevaría a cabo en la corteza prefrontal dorsolateral izquierda, y la de objetos en la corteza prefrontal dorsolateral media derecha (Baker, Frith, Frackowiak y Dolan, 1996). En otros trabajos, los estímulos espaciales se procesarían en la corteza ventrolateral izquierda y los objetos en la ventrolateral derecha (Smith *et al.*, 1995). Donde sí está clara esta especificidad de dominio es en el caso de estimulación verbal, cuyo procesamiento se ha encontrado asociado principalmente al hemisferio izquierdo (p. ej., Smith y Jonides, 1999).

4.2 Modelos basados en procesos

Contrapuestos a los modelos de organización funcional basados en el dominio, los modelos de organización funcional basada en procesos postulan que diferentes áreas se dedican al almacenamiento y al procesamiento, respectivamente, y cada una procesa distintos tipos de modalidad. Este tipo de modelos fue motivado por la propuesta de Petrides (1994) de que la corteza prefrontal lateral de los monos está organizada en dos escenarios, de manera que las áreas ventrolaterales llevarían a cabo funciones ejecutivas computacionalmente más simples, como la comparación y evaluación de estímulos; mientras que las áreas dorsolaterales medias realizarían funciones ejecutivas más complejas, como la supervisión de los diferentes estímulos representados en la memoria de trabajo, y su relevancia para los objetivos de las tareas. Los estudios no difieren tanto en cuanto a sus resultados como en el caso de los modelos basados en el dominio. Por un lado, hay estudios que sugieren que la corteza prefrontal dorsolateral se encargaría de la manipulación de los estímulos mantenidos en la memoria de trabajo (D'Esposito, Postle y Rypma, 2000). Por otro lado, otros estudios sugieren una doble disociación, en la que la corteza prefrontal dorsolateral se

encargaría de procesos de manipulación de la información y la corteza prefrontal ventromedial sería responsable de procesos de mantenimiento (Smith y Jonides, 1999).

Aunque los dos tipos de modelos descritos, en función del dominio o de los procesos, han suscitado muchas críticas, no tienen por qué ser antagónicos. Por ejemplo, en el trabajo de Smith y Jonides (1999) se propone que la corteza prefrontal puede dividirse funcionalmente dependiendo tanto del dominio como del proceso, ya que ambos tipos de modelos son ortogonales entre sí, y ambos se reflejan en la organización de la corteza prefrontal. Otro modelo híbrido es el de Postle y D'Esposito (2000) que proponen que muchas regiones de la corteza prefrontal pueden encargarse de más de un proceso relacionado con la memoria de trabajo. En este caso, los procesos de manipulación de la información aparecen de manera bilateral y ampliamente distribuidos en la corteza prefrontal dorsolateral. Por su parte, los procesos de mantenimiento están ampliamente distribuidos tanto en la corteza prefrontal dorsolateral como en la corteza prefrontal ventrolateral. Para la información de tipo verbal, dichos procesos aparecen lateralizados en la corteza prefrontal ventrolateral izquierda. Para la información visual, tanto espacial como no espacial, también están ampliamente distribuidos, y se disociarían en el grado en el que están mantenidos en la corteza prefrontal ventrolateral anterior, con una mayor lateralización a la izquierda para estímulos no espaciales y a la derecha para estímulos espaciales.

4.3 Modelos unitarios

En los últimos años, la dicotomía entre estos modelos se está superando con la propuesta de modelos unitarios, en los que la corteza prefrontal no se divide funcionalmente dependiendo del dominio o del proceso, sino que se considera una corteza de asociación unitaria o de propiedades emergentes. El modelo de Fuster (2001) es un claro ejemplo de corteza de asociación unitaria, en el que la función principal de la corteza prefrontal lateral es la organización temporal del comportamiento, con la función subyacente de integración temporal. Esta integración temporal es llevada a cabo por los procesos de atención, memoria de trabajo y preparación. Estas tres funciones

están ampliamente distribuidas en la corteza prefrontal, y según Fuster no hay razón empírica para atribuir ninguna a un área específica de la corteza: todas ellas parecen llevarse a cabo en todas las áreas de la corteza prefrontal lateral.

En cuanto a modelos unitarios que proponen que la memoria de trabajo es una propiedad emergente de la corteza se encuentran el de Courtney (2004), y el de Postle (2006). Courtney parte del modelo funcional basado en el dominio, pero da un paso más. Considera que el papel que desempeñan diferentes áreas de la corteza prefrontal en distintas y variadas tareas cognitivas es el mantenimiento activo de diferentes tipos de información, todos ellos relevantes. Para esta autora, *tipo de información* es más que las características de los estímulos; es cualquier tipo de información que se puede obtener a través del input sensorial o la experiencia. La especificidad en el dominio y en el procesamiento no son principios organizativos mutuamente excluyentes. No se niega las diferencias en función del procesamiento entre las diferentes áreas de la corteza prefrontal, sino que se asume que las regiones corticales están organizadas en función de la información representada en las mismas. El procesamiento ocurre entre las interacciones entre estas regiones corticales, y esas interacciones pueden ser diferentes en función del tipo de información implicada. En este modelo, por tanto, la atención y el control cognitivo no son procesos específicos representados en determinadas áreas, sino que son propiedades emergentes de la memoria de trabajo; son consecuencia de la misma y de ella dependen, pero no son entidades representadas en distintas áreas de la corteza.

El modelo de Postle (2006) parte de la crítica al modelo funcional basado en el dominio. En este caso, lo que es una propiedad emergente de la mente y el cerebro es la memoria de trabajo. El autor propone que aunque no existan sistemas de almacenamiento específicos en la corteza prefrontal está claro que la información se almacena y que el cerebro la usa. Las funciones de la memoria de trabajo se producen cuando la atención es dirigida hacia sistemas que se encargan de realizar funciones relacionadas con la sensación, representación o acción. Desde este punto de vista, la memoria de trabajo sería una propiedad emergente de un sistema nervioso que es capaz de representar muchos tipos de información, y que es manejada con una atención muy flexible. La naturaleza de la representación de la información

mantenida dependerá del tipo de información que haya que mantener, y de los procesos mentales que hay que poner en juego y que dependen de la tarea que se está realizando.

Como se ha expuesto, en los dos modelos lo importante es la representación de la información, pero en el primero el proceso implicado sería la memoria de trabajo, mientras que en el segundo la memoria de trabajo no sería el proceso, sino que es el resultado de trabajar con determinada información. En cualquier caso, en los dos modelos no hay una especificidad de funciones en áreas de la corteza, sino que es el conjunto de ellas el que está implicado a la hora de trabajar con la información relevante en cada momento.

5. Variación en la memoria de trabajo

La capacidad de la memoria de trabajo es una característica psicológica que experimenta considerables cambios normativos a lo largo de la vida y que además muestra una notable variabilidad individual. Comprender el origen de ambos tipos de diferencias: las individuales y las evolutivas, es importante dada su repercusión en muchas tareas cognitivas. A este respecto, se ha demostrado que la capacidad de memoria de trabajo se relaciona estrechamente con el nivel de ejecución que las personas alcanzan en numerosas tareas cognitivas y también con la forma en que afrontan las tareas cotidianas. En torno a ambos tipos de diferencias se han desarrollado fructíferas líneas de investigación así como relevantes propuestas teóricas que se describen a continuación.

5.1 Diferencias individuales

Daneman y Carpenter (1980) diseñaron la conocida *tarea de amplitud lectora* en la que los participantes tienen que leer en voz alta una serie de frases no relacionadas y recordar la última palabra de cada una de las frases de la serie siguiendo el orden de presentación. Según sus creadores, puesto que la tarea requiere distribuir los recursos simultáneamente para el procesamiento

(lectura de las frases) y el almacenamiento (recuerdo de las palabras), el número máximo de palabras correctamente recordadas puede considerarse una medida apropiada de la capacidad de memoria de trabajo. Estos autores comprobaron que las puntuaciones en la prueba de amplitud lectora mostraban una alta correlación con varias medidas de habilidades lectoras. También encontraron que dicha correlación era más fuerte que la obtenida entre la capacidad lectora y el recuerdo en una tarea de amplitud simple exenta de las demandas de procesamiento. Desde entonces, numerosos estudios han corroborado el hallazgo inicial y han generalizado la capacidad predictiva de las medidas de memoria de trabajo a otras áreas. Así, se ha comprobado que las puntuaciones en pruebas de memoria de trabajo predicen la ejecución en pruebas cognitivas diversas como cálculo numérico, resolución de problemas, razonamiento o inteligencia fluida.

Engle y colaboradores han dirigido sus esfuerzos a intentar explicar el origen de la variabilidad individual inherente a las pruebas de memoria de trabajo y han generado, al mismo tiempo, relevantes hallazgos empíricos. En el plano teórico su trabajo ha cristalizado en un modelo de memoria de trabajo articulado en torno a tres componentes (p. ej., Engle y Kane, 2004). El primero consiste en la *memoria a corto plazo* en la que se encuentran activados contenidos con distinto formato representacional. El segundo componente lo integran el conjunto de *procesos, habilidades y estrategias* que actúan sobre los trazos mantenidos en la memoria a corto plazo, tales como: el repaso fonológico, el habla interna o las estrategias de agrupamiento. El tercer componente del modelo lo constituye la *atención ejecutiva* que permite mantener las representaciones altamente activadas aun en presencia de interferencia. Este tipo de atención controlada de dominio general desempeña un papel relevante cuando los procesos o estrategias que deben implementarse no han sido muy practicados o en aquellas situaciones demandantes que entrañan nuevos materiales, tareas duales, conflictos entre las respuestas a emitir o presencia de información distractora.

Desde este planteamiento se argumenta que las diferencias individuales en capacidad de memoria de trabajo tienen su origen en diferencias en el control atencional que posibilita mantener la información relevante o aquella relativa a la meta de la tarea en un estado de alta accesibilidad, incluso en situaciones

de interferencia. Así, un control atencional eficiente permite afrontar con garantías la recuperación de información en presencia de interferencia; pero además, es crucial en situaciones conflictivas en las que debe decidirse entre emitir una respuesta automática (p. ej., habitual) u otra controlada (p. ej., poco habitual) aun cuando no sea necesario recuperar información. En estas condiciones, las personas con baja capacidad de memoria de trabajo tenderían a emplear la forma usual y automática de responder, con lo que su ejecución se verá comprometida. Por su parte, los individuos con alta capacidad de memoria mostrarían una mayor disposición para contener la emisión de la respuesta dominante en favor de otras más controladas con lo que mostrarían una ejecución más alta.

En un estudio ilustrativo de estas ideas, Kane y Engle (2003) administraron una tarea de Stroop manipulando la proporción entre ensayos congruentes (cuando el color que designa la palabra es igual al color de la tinta) e incongruentes (cuando ambos colores son diferentes). Comprobaron que cuando había muchos ensayos congruentes, los participantes con baja capacidad de memoria de trabajo eran más proclives a cometer errores en los escasos ensayos incongruentes y a la vez eran más rápidos en los ensayos congruentes. Otros estudios han confirmado la relación entre la capacidad de la memoria de trabajo y la ejecución en otras tareas que implican control atencional pero no recuperación de la memoria tales como tareas de flancos o de escucha dicótica (véase Kane, Conway, Hambrick y Engle, 2007, para una revisión).

Recientemente Unsworth y Engle (2007) han propuesto una explicación complementaria sobre el origen de las diferencias individuales. Según ellos, la información implicada en una tarea de memoria de trabajo puede mantenerse en la memoria primaria pero también transferirse al sistema de memoria secundaria cuando la actividad de procesamiento inherente en este tipo de tareas requiere el espacio de almacenamiento de la memoria primaria. En esta situación, es importante la capacidad para mantener la información accesible en la memoria primaria, pero también lo es la capacidad para buscar y recuperar la información desplazada a la memoria secundaria. Por esta razón, la forma en que se active la información en la memoria a largo plazo y cómo se acceda a ella son determinantes para la ejecución cognitiva. De

hecho, los procesos de búsqueda de información en la memoria secundaria diferencian las tareas simples de las complejas y determinan sus diferentes capacidades predictivas. Las personas con baja capacidad de memoria de trabajo implementan peor estos procesos.

5.2 Cambios asociados al envejecimiento

La memoria de trabajo experimenta cambios a lo largo de la vida. Durante la niñez la capacidad aumenta gradualmente, alcanzando su apogeo entre los 16 y 19 años. Desde el final de la adolescencia se invierte la tendencia, lo que da lugar a una disminución gradual que desemboca en un deterioro significativo a partir de los 65-70 años de edad. Se ha comprobado que este declive afecta más a las tareas que conllevan altas demandas de procesamiento; mientras que la ejecución en tareas simples, como las utilizadas para captar el funcionamiento del bucle fonológico o la agenda visuoespacial, experimenta mínimas diferencias evolutivas. Por esta razón, actualmente las diferencias asociadas a la edad en estas tareas tienden a interpretarse no tanto como un índice de la disminución de la capacidad de almacenamiento, sino como un reflejo del menoscabo en el funcionamiento ejecutivo.

Una de las explicaciones que intentan dar cuenta de los cambios evolutivos está relacionada con la idea de control atencional. Concretamente, se ha propuesto que durante el envejecimiento se produce un deterioro en ciertos procesos de carácter inhibitorio (Hasher, Lustig y Zacks, 2007). Según Hasher y colaboradores, los mecanismos inhibitorios entrañan tres funciones críticas que determinan qué contenidos se mantendrán en la memoria de trabajo. Una primera función previene que información irrelevante, que no sirve para los objetivos de la tarea, ingrese en la memoria de trabajo, para lo cual se limita el acceso solo a aquellos contenidos relevantes para la tarea. La importancia de esta función se pone de manifiesto ante las dificultades de las personas mayores cuando se introduce información distractora en las tareas. Por ejemplo, en comparación con los jóvenes, a los mayores les cuesta más comprender un texto en el que se han entremezclado palabras distractoras que deben ignorarse.

Una segunda función sirve para detener la producción de respuestas

dominantes antes de que pueda determinarse si son apropiadas. Esto permite evaluar y contener respuestas dominantes cuando no son deseables, de forma que pueda emitirse una respuesta menos probable pero más adecuada. Las diferencias evolutivas en estas funciones pueden captarse con tareas como la de *Stroop* o la *Go/No-go*.

La tercera función suprime o elimina de la memoria de trabajo la información que es marginalmente relevante o aquella que fue relevante en algún momento pero que ha dejado de serlo. Si esta función de borrado no es eficaz, la información mantenida previamente contribuirá a la acumulación de interferencia proactiva. May, Hasher y Kane (1999) proporcionan una clara demostración del efecto perjudicial que produce la acumulación de interferencia proactiva en personas mayores. Estos investigadores constataron que las diferencias evolutivas que se obtienen en tareas de memoria de trabajo se reducían cuando se invertía el orden convencional en el que se presentan las series de estímulos y se procedía a administrar las series con mayor número de ítems al principio y las que tienen menor número de ítems al final. Con el orden inverso, los participantes afrontan las series más difíciles al comienzo de la prueba sin que se haya acumulado interferencia proactiva procedente de las series previas. En estas condiciones obtienen puntuaciones más altas en las series más difíciles que son precisamente las que más contribuyen a determinar la puntuación final en la prueba. De esta manera, el orden de administración descendente resulta en un aumento de las puntuaciones obtenidas por los mayores.

También se han realizado algunos estudios que han intentado analizar y describir los cambios asociados al envejecimiento en la memoria de trabajo desde los modelos de almacenamiento unitario. Estos trabajos han evidenciado cambios evolutivos en ciertos aspectos pero no en otros. Así, se ha comprobado que el envejecimiento está asociado a una pérdida en la eficacia con la que las personas pueden actualizar los contenidos en el foco de atención, y también con una pérdida en la exactitud con la que se recupera información de la parte activada de la memoria a largo plazo (p. ej., Vekhaeghen y Basak, 2005). Sin embargo, otras características permanecen intactas tales como la velocidad a la que se elimina información del foco de atención o el tiempo necesario para recuperar información desde la parte

activa de la memoria a largo plazo (Oberauer, 2005).

6. Entrenamiento en memoria de trabajo

Tradicionalmente, se ha considerado que la capacidad de la memoria de trabajo es una característica fija de la persona, si bien en los últimos años se ha demostrado que puede aumentar mediante entrenamiento. El papel relevante de la memoria de trabajo en la cognición, y más concretamente en la comprensión, el aprendizaje y el razonamiento, ha generado un creciente interés por diseñar programas de entrenamiento. Hay distintas aproximaciones (véase Morrison y Chein, 2011), pudiéndose diferenciar, por una parte, los trabajos que consisten en un *entrenamiento en estrategias* de codificación, mantenimiento y recuperación de algún tipo particular de información o modalidad sensorial. Por otra, hay intervenciones que persiguen entrenar aspectos más centrales y nucleares de la memoria de trabajo como son las *funciones ejecutivas* o los *procesos de control atencional*. Ambas aproximaciones han demostrado beneficios en el funcionamiento cognitivo, aunque la generalización a otras tareas y habilidades cognitivas parecen variar de acuerdo con el tipo de entrenamiento realizado.

En las intervenciones que entrenan estrategias se enseñan estrategias concretas como pueden ser, por ejemplo, el *uso efectivo del repaso* (que promueve la eficacia de la repetición), la *elaboración semántica en la codificación* (que permite agrupar los elementos en paquetes integrados de información o *chunks*) y la *generación de imágenes mentales* (que contribuyen a la mayor relevancia o saliencia de los elementos). Estas estrategias específicas pueden relacionarse fácilmente con algunos contextos o situaciones de la vida diaria en los que se necesita retener diferentes conjuntos de información. Un ejemplo de esta aproximación al entrenamiento es el estudio de Turley-Ames y Whitfield (2003), que pretendía determinar si las personas con baja amplitud en memoria de trabajo se beneficiaban del uso estratégico del repaso, la imaginación y la elaboración semántica. Los resultados indicaron que la estrategia sencilla del repaso era utilizada con más

eficacia después del programa de entrenamiento. La mejora obtenida fue menor en las otras dos estrategias utilizadas. En general, estos programas de entrenamiento logran una mejora en las puntuaciones obtenidas en las estrategias entrenadas. Sin embargo, el beneficio parece limitarse a la tarea entrenada y a otras similares muy relacionadas que emplean el mismo tipo de material y modalidad sensorial.

En los estudios de entrenamiento en procesos de control atencional se utilizan diversas tareas variando el procesamiento secuencial de las mismas y utilizando estímulos de diversas modalidades sensoriales. Una característica que resulta clave para la efectividad del entrenamiento es que el grado de dificultad de la tarea se adapta continuamente a la capacidad de cada persona. Un ejemplo de este enfoque es la batería Cogmed (Klingberg *et al.*, 2005) que incluye un conjunto de tareas de memoria de trabajo tales como amplitud de dígitos hacia atrás, recuerdo de localizaciones y seguimiento visual de objetos móviles, entre otras. Otro conocido programa de entrenamiento es el COGITO (Schmiedek, Lovden y Lindenberger, 2010) que comprende varias tareas de memoria de trabajo junto a otras de velocidad perceptiva, memoria episódica, etcétera. La variedad de ejercicios que incluyen estos programas aumenta la posibilidad de que algunas tareas entrenadas produzcan los beneficios deseados; pero, al mismo tiempo, tal diversidad hace difícil determinar qué componentes del entrenamiento son los responsables de las mejoras en el funcionamiento de la memoria.

En un intento de centrarse en aspectos nucleares del funcionamiento de la memoria de trabajo, algunos programas utilizan tareas diseñadas en torno a una función ejecutiva como, por ejemplo, la actualización o la inhibición. En los últimos años un buen número de investigaciones han analizado el efecto del entrenamiento de las funciones ejecutivas en niños, en personas mayores o en poblaciones especiales, como niños diagnosticados con trastorno de déficit de atención con hiperactividad o personas con daño cerebral. Los resultados indican mejoras en el funcionamiento cognitivo en las tareas entrenadas, que se generalizan a otras tareas complejas no entrenadas tales como pruebas de inteligencia fluida o de comprensión. Un aspecto importante es que estos efectos beneficiosos varían en función de las características de las poblaciones implicadas en el entrenamiento, lo que sugiere que las

diferencias individuales en plasticidad cognitiva pueden condicionar la eficacia y la transferencia de estos entrenamientos.

También es relevante la convergencia entre en los resultados comportamentales y los obtenidos con técnicas neurofisiológicas y de neuroimagen. Los efectos del entrenamiento, además de la mejora en las puntuaciones de las tareas, se manifiestan en el aumento de la activación en las áreas frontales y parietales del cerebro que están relacionadas con el funcionamiento de la memoria de trabajo. A modo de ejemplo puede citarse la investigación de Rueda, Rothbart, McCandliss, Saccomanno y Posner (2005) en la que se utilizó un programa computerizado personalizado para la mejora de la atención ejecutiva en niños de 4 a 6 años de edad. Los efectos del entrenamiento tuvieron un efecto significativo tanto en las medidas comportamentales de la atención ejecutiva como en las medidas de potenciales evocados y en las puntuaciones de las pruebas de inteligencia utilizadas.

Se puede concluir que el entrenamiento en memoria de trabajo está demostrando ser una herramienta útil para mejorar el funcionamiento cognitivo en diversas poblaciones. No obstante, debe mantenerse cierta cautela ante este prometedor campo. Por un lado, hay pocos estudios que demuestren que las ganancias se mantienen en un intervalo temporal relativamente amplio (p. ej., de al menos un año). Por otro lado, dada la gran variedad metodológica en cuanto al tipo de tareas, materiales, tiempo de entrenamiento, uso o no de grupos control, control de la motivación, etcétera, no es fácil comparar los resultados de unos estudios y otros. Esto se traduce en una dificultad para determinar el alcance y origen de los cambios obtenidos.

Lecturas recomendadas

- Baddeley, A. (2012). Working memory: Theories, models, and controversies. *Annual Review of Psychology*, 63, 1-29.
- Cowan, N. (2005). *Working memory capacity*. Nueva York: Psychology Press [cap. 2].
- Jonides, J., Lewis, R. L., Nee, D. E., Lustig, C. A., Berman, M. G. y Moore, K. S. (2008). The mind and brain of short-term memory. *Annual Review of Psychology* 59, 193-224.
- Kane, M. J., Conway, A. R. A., Hambrick, D. Z. y Engle, R. W. (2007). Variation in working memory

capacity as variation in executive attention and control. En A. R. A Conway, C. Jarrold, M. J. Kane, A. Miyake, y J. N. Towse (eds.), *Variation in Working Memory*. Nueva York: Oxford University Press.

Morrison, A. B., y Chein, J. M. (2011). Does working memory training work? The promise and challenges of enhancing cognition by training working memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, 18, 46-60.

Referencias bibliográficas

Atkinson, R. C. y Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. En K. W. Spence, y J. T. Spence (eds.), *The psychology of learning, remembering, and forgetting: Proceedings of the second conference*. Nueva York: New York Academy of Sciences.

Baddeley, A. D. (1996). Exploring the central executive. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 49A, 5-28.

— (2000). The episodic buffer: A new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 417-423.

— y Hitch, G. J. (1974). Working memory. En G. H. Bower (ed.), *The psychology of learning and motivation (Vol. 8)*. Londres: Academic Press.

Baker, S. C., Frith, C. D., Frackowiak, R. S. y Dolan, R. J. (1996). Active representation of shape and spatial location in man. *Cerebral Cortex*, 6, 612-619.

Courtney, S. M. (2004). Attention and cognitive control as emergent properties of information representation in working memory. *Cognitive, Affective, & Behavioral Neuroscience*, 4, 501-516.

Cowan, N. (1988). Evolving conceptions of memory storage, selective attention, and their mutual constraints within the human information processing system. *Psychological Bulletin*, 104, 163-191.

— (1995). *Attention and memory: An integrated framework*. Nueva York: Oxford University Press.

— (2005). *Working memory capacity*. Nueva York: Psychology Press.

Daneman, M. y Carpenter, P. A. (1980). Individual differences in working memory and reading. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 19, 450-466.

D'Esposito, M. (2007). From cognitive to neural models of working memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences*, 362, 761-772.

—, Postle, B. R. y Rypma, B. (2000). Prefrontal cortical contributions to working memory: evidence from event-related fMRI studies. *Experimental Brain Research*, 133, 3-11.

Engle, R. W. y Kane, M. J. (2004). Executive attention, working memory capacity, and a two-factor theory of cognitive control. En B. H. Ross (ed.), *The psychology of learning and motivation* (vol. 44, pp. 145-199). Nueva York, NY: Academic Press.

Funahashi, S., Bruce, C. J. y Goldman-Rakic, P. S. (1993). Dorsolateral prefrontal lesions and oculomotor delayed response performance: Evidence for mnemonic «scotomas». *Journal of Neuroscience*, 13, 1479-1497.

Fuster, J. M. (2001). The prefrontal cortex — an update: time is of the essence. *Neuron*, 30, 319-333.

— y Alexander, G. E. (1971). Neuron activity related to short-term memory. *Science*, 173, 652-654.

Goldman-Rakic, P. S. (1987). Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behaviour by representational memory. En F. Plum y U. Mouncastle (eds.), *Handbook of physiology*, (vol. 5, pp 373-417). Washington, DC: The American Physiological Society.

Goldman-Rakic, P. S. (1996). Regional and cellular fractionation of working memory. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 93, 13473-13480.

- Hasher, L., Lustig, C. y Zacks, R. T. (2007). Inhibitory mechanisms and the control of attention. En A. Conway, C. Jarrold, M. Kane, A. Miyake, A. y J. Towse (eds.), *Variation in working memory*. Nueva York: Oxford University Press.
- Jonides, J., Lewis, R. L., Nee, D. E., Lustig, C. A., Berman, M. G. y Moore, K. S. (2008). The mind and brain of short-term memory. *Annual Review of Psychology* 59, 193-224.
- Kane, M. J., Conway, A. R. A., Hambrick, D. Z. y Engle, R. W. (2007). Variation in working memory capacity as variation in executive attention and control. En A. R. A Conway, C. Jarrold, M. J. Kane, A. Miyake y J. N. Towse (eds.), *Variation in Working Memory*. Nueva York: Oxford University Press.
- Kane, M. J. y Engle, R. W. (2003). Working memory capacity and the control of attention: The contributions of goal neglect, response competition, and task set to Stroop interference. *Journal of Experimental Psychology: General*, 132, 47-70.
- Klingberg, T., Fernell, E., Olesen, P. J., Johnson, M., Gustafsson, P., Dahlstrom, K., Gillberg, C. G., Fossberg, H. y Weterberg, L. P. (2005). Computerized training of working memory in children with ADHD: A randomized, controlled trial. *Journal of the American Academy of Child & Adolescent Psychiatry*, 44, 177-186.
- May, C. P., Hasher, L. y Kane, M. J. (1999). The role of interference in memory span. *Memory & Cognition*, 27, 759-767.
- McElree, B. (2006). Accessing recent events. *Psychology of Learning and Motivation*, 46, 155-200.
- Miyake, A., Friedman, N. P., Emerson, M. J., Witzki, A. H., Howerter, A. y Wager, T. D. (2000). The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex «Frontal Lobe» tasks: A latent variable analysis. *Cognitive Psychology*, 41, 49-100.
- Morrison, A. B. y Chein, J. M. (2011). Does working memory training work? The promise and challenges of enhancing cognition by training working memory. *Psychonomic Bulletin & Review*, 18, 46-60.
- Nee, D. E. y Jonides, J. (2011). Dissociable contributions of prefrontal cortex and the hippocampus to short-term memory: Evidence for a 3-state model of memory. *NeuroImage*, 54, 1540-1548.
- Norman, D. A. y Shallice, T. (1986). Attention to action: willed and automatic control of behaviour. En R. J. Davidson, G. E. Schwartz y D. Shapiro (eds.), *Consciousness and Self-Regulation. Advances in Research and Theory*, pp. 1-18. Nueva York: Plenum.
- Oberauer, K. (2002). Access to information in working memory: Exploring the focus of attention. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 28, 411-421.
- (2005). Binding and inhibition in working memory: Individual and age differences in short-term recognition. *Journal of Experimental Psychology*, 134, 368-387.
- (2009). Design for a Working Memory. *Psychology of Learning and Motivation*, 51, 45-100.
- Petrides, M. (1994). Frontal lobes and working memory: evidence from investigations of the effects of cortical excisions in nonhuman primates. En F. Boller y J. Grafman (eds.) *Handbook of neuropsychology*, vol. 9, pp. 59-82. Ámsterdam: Elsevier.
- Postle, B. R. (2006). Working memory as an emergent property of the mind and brain. *Neuroscience*, 139, 23-38.
- y D'Esposito, M. (2000). Evaluating models of the topographical organization of working memory function in frontal cortex with event-related RMf. *Psychobiology*, 28, 132-145.
- Rueda, M. R., Rothbart, M. K., McCandliss, B. D., Saccomanno, L. y Posner, M. I. (2005). Training, maturation, and genetic influences on the development of executive attention. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 102, 14931-14936.
- Schmiedek, F., Lovden, M. y Lindenberger, U. (2010). Hundred days of cognitive training enhance broad abilities in adulthood: Findings from the COGITO study. *Frontiers in Aging Neuroscience*, 2, 1-10.

- Smith, E. E., Jonides, J., Koeppe, R. A., Awh, E., Schumacher, E. H. y Minoshima, S. (1995). Spatial versus object working memory: PET investigations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 7, 337-356.
- y Jonides, J. (1999). Storage and executive processes in the frontal lobes. *Science*, 283, 1657-1661.
- Todd, J. J., y Marois, R. (2004). Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature*, 428, 751-754.
- Tudela, P. (1988). *Psicología Experimental*. Madrid: UNED.
- Turley-Ames, K. y Whitfield M. M. (2003). Strategy training and working memory task performance. *Journal of Memory and Language*. 49, 446-468.
- Unsworth, N. y Engle, R. W. (2007). The nature of individual differences in working memory capacity: Active maintenance in primary memory and controlled search from secondary memory. *Psychological Review*, 114, 104-132.
- Verhaeghen, P. y Basak, C. (2005). Aging and switching of the focus of attention in working memory: Results from a modified n-back task. *Quarterly Journal of Experimental Psychology A*, 58, 134-154.

9. Aprendizaje y Neurociencia cognitiva

**Antonio Maldonado, Antonio Cándido, José César
Perales, Rocío García-Retamero, Alberto Megías,
Yasmina Okan y Andrés Catena**

1. Introducción

La Psicología del Aprendizaje es una rama de la ciencia psicológica especializada en el estudio experimental del comportamiento. Su origen se remonta a finales del siglo XIX, cuando investigaciones experimentales independientes dieron origen al concepto del condicionamiento. Uno de los iniciadores de la Psicología del Aprendizaje fue Ivan Pavlov mediante el estudio del condicionamiento clásico o pavloviano), aunque su interés científico se centraba en la fisiología del sistema digestivo. Todo el mundo conoce los experimentos realizados con perros, en los que el sonido de una campanita (Estímulo Condicionado, EC) se asociaba con la presentación de comida (Estímulo Incondicionado, EI). Pavlov postuló que la experiencia repetida de dicha asociación medioambiental (EC-EI) generaba la adquisición de un nuevo «reflejo condicionado», ya que la mera presentación del EC producía la Respuesta Condicionada (RC) de salivación. Al margen de estos trabajos, Thorndike inició la investigación del Condicionamiento Instrumental, aunque su interés inicial era el estudio de la inteligencia. En sus experimentos con gatos encerrados en una caja, demostró cómo estos aprendían a abrir la puerta mediante una palanca (respuesta aprendida) para obtener comida (reforzamiento) y cómo esta respuesta se hacía cada vez más rápida y eficiente. A partir de estos experimentos, formuló la «Ley del Efecto» que predice que «el reforzamiento diferencial de una conducta, incrementa, facilita y afina dicha conducta en el futuro repertorio

comportamental» de un individuo.

Desde entonces, el análisis experimental del condicionamiento animal y humano ha ido desarrollándose a través de múltiples técnicas, efectos y teorías del aprendizaje, en las que el concepto fundamental ha sido siempre la asociación. Así, en el marco del Condicionamiento Clásico (CC), se originó el estudio del condicionamiento salivar (si se usa comida y se mide la respuesta de salivación en perros), la respuesta parpebral (cuando se usa un soplo de aire en el ojo y se mide el parpadeo o cierre del párpado en conejos), el condicionamiento aversivo gustativo (en el que usan sabores y malestar, para inducir una respuesta de evitación de dichos sabores en el futuro) o el condicionamiento del miedo (cuando se usa una luz o un tono seguido de un estímulo aversivo, como una descarga eléctrica, y se mide la respuesta de miedo del individuo utilizando diferentes tipos de índices, desde el sobresalto a la supresión de respuestas instrumentales, así como diferentes respuestas fisiológicas (p. ej.: tasa cardíaca). Por otra parte, en la investigación del Condicionamiento Instrumental (CI), se inició el análisis experimental intensivo de diferentes tipos de conductas usando laberintos para el aprendizaje espacial; la caja de saltos, para la evitación y el condicionamiento aversivo; y la caja de Skinner, en la que demostró la influencia del reforzamiento en el control conductual, sobre todo mediante el efecto de los programas de reforzamiento que veremos luego.

Más allá de los diferentes procedimientos usados en el estudio del condicionamiento y de los múltiples efectos encontrados, los modelos teóricos explicativos de la adquisición y extinción del comportamiento siempre han estado relacionados con el concepto de «asociación», dando origen a los modelos «asociativos o conexionistas» y la teoría del conductismo. El supuesto básico era que el individuo en cualquier tarea de aprendizaje aprende una «conexión» entre los estímulos antecedentes (S) y la respuesta (R) consecuente en función del reforzamiento (Modelos S-R). Es importante señalar que las teorías conductistas asumían que el proceso subyacente a dicha asociación era la mera «contigüidad» entre los elementos externos que forman la conexión (S, estímulo; R, respuesta y Rf, reforzamiento). Por tanto, según estas teorías, la asociación ocurre mediante un proceso automático e independiente del sujeto, que permite generar leyes

generales del aprendizaje, como la ley de efecto de Thorndike, y predecir el comportamiento mediante modelos matemáticos, como el de Hull (1943), que explican la adquisición y extinción de la conducta en función del incremento o decremento de la Fuerza del hábito (S-R) debido al reforzamiento diferencial (Rf) de una Respuesta (R) en presencia de un Estímulo antecedente (S).

Frente a las teorías conductistas, tanto desde una perspectiva psicobiológica como cognitiva, se planteó que el aprendizaje no consiste en una mera conexión automática e independiente del sujeto, sino que implica una serie de cambios en el organismo que aprende. Desde una perspectiva psicobiológica, cuyo origen se remonta al propio Pavlov, los fenómenos de aprendizaje se reducen en última instancia a cambios «físico-químicos o neurofisiológicos» en el individuo tras cada aprendizaje. Desde una perspectiva cognitiva, se trata de procesos cognitivos basados en representaciones mentales y expectativas, como postulaba Tolman (véase Tolman y Brunswich, 1935, citado en Maldonado, 2002) y asumen los modelos cognitivos actuales del Aprendizaje. Pero veamos progresivamente estas nuevas ideas, surgidas en la segunda mitad del siglo XX, que han supuesto una auténtica revolución en el estudio de la Psicología del Aprendizaje y en la comprensión del comportamiento animal y humano. Para ello repasaremos primero los conceptos básicos del aprendizaje asociativo, incluyendo el Condicionamiento Clásico (CC) y el Condicionamiento Instrumental (CI), así como los centros o circuitos cerebrales implicados en los diferentes procesos de aprendizaje; para profundizar luego en el aprendizaje causal en humanos, detallando los modelos que se han propuesto para explicar este tipo de aprendizaje y sus sustratos neurales.

2. El aprendizaje asociativo

Uno de los supuestos básicos explicativos del comportamiento a partir de las modernas teorías del aprendizaje propone que en cualquier conducta aprendida se producen al menos tres tipos diferentes de asociaciones que determinan en cada caso diferentes componentes del comportamiento. Un

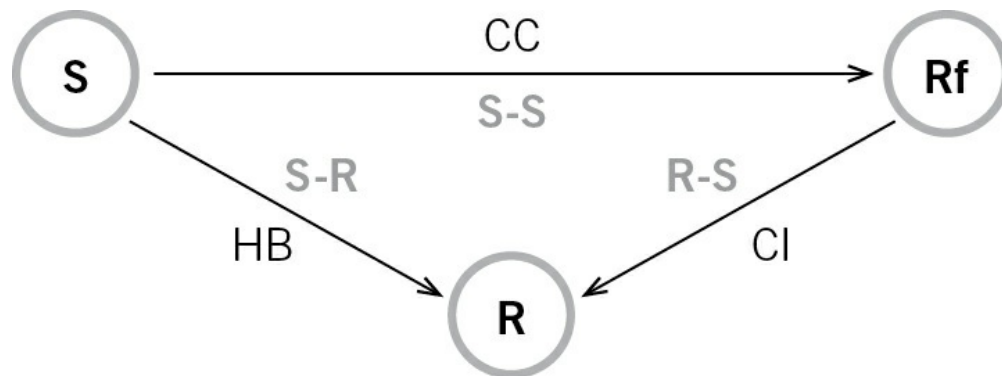
ejemplo frecuente en nuestro entorno puede ilustrar esta idea básica. Imaginemos que vamos dando un paseo y nos encontramos con una persona conocida. Está claro que si se trata de alguien con quien mantenemos una buena relación nuestra reacción emocional inmediata será de alegría y muy probablemente incluso crucemos a la otra acera para saludar y hablar un rato con esta persona. Ahora bien, si por el contrario resulta ser una persona con la que no nos llevamos muy bien, lo más seguro es que intentemos pasar desapercibidos y si podemos, haremos lo posible para que no se dé cuenta de que lo hemos visto, evitando así incluso el saludarlo. A partir de este ejemplo, podemos determinar los diferentes componentes del comportamiento aprendido y su relación con los fenómenos de condicionamiento básico antes delineados (figura 9.1).

En primer lugar, se asume la existencia de una asociación entre un estímulo o condición ambiental antecedente (S o EC: la visión de esa persona que sería la causa desencadenante) y las posibles «consecuencias» (Rf o EI: basadas en la «prerrepresentación» de experiencias pasadas) que permite «predecir» lo que creemos que va a ocurrir en esa situación. Si es una persona amiga, dicha representación siempre tiene un carácter positivo y generará un estado emocional apetitivo o agradable; si es una persona no amiga ocurre justamente lo contrario y dicha representación mental siempre tiene un carácter desagradable y aversivo. Asumimos por tanto que en cada caso se ha producido el aprendizaje por experiencia previa de una asociación S-S, que implica la representación mental de consecuencias y que supone el aprendizaje de relaciones predictivas, componente siempre implícito en cualquier tipo de proceso o fenómeno de condicionamiento clásico. Así el perro en los experimentos de Pavlov aprendía que el tono predice la aparición consecuente de comida y esa sería la «causa» de la conducta posterior (por supuesto salivación, pero también alegría, acercamiento a la comida o al dispensador de la comida...). En resumen, podemos postular que, en la base del estado emocional subyacente a una respuesta condicionada o un comportamiento «aprendido» en una determinada situación, existiría siempre una relación predictiva entre este estímulo (EC) y sus posibles consecuencias (EI), que el individuo es capaz de «prerrepresentarse mentalmente» en función de sus experiencias previas y que es la base del Condicionamiento

Clásico, conceptualizado como «aprendizaje predictivo» (asociación S-S, véase figura 9.1).

En segundo lugar, se asume la existencia de otra conexión, ahora entre la respuesta del individuo y sus consecuencias (asociación R-S, implícita en todo condicionamiento instrumental y comportamiento intencional). Podemos predecir que, si la persona es amiga, la conducta será de «acercamiento», dado que en el pasado las relaciones con esa persona han sido siempre agradables y satisfactorias, lo que supone el «reforzamiento» de dicha respuesta. Este reforzamiento previo incrementa la probabilidad de que dicho acercamiento se produzca como resultado de la «prerrepresentación» de consecuencias apetitivas, algo que casi siempre nos ha ocurrido con esa persona. Ahora bien, si la persona no es amiga, lo más seguro es que genere el efecto de «evitación», dado que ahora lo que nos representaríamos asociada a la respuesta es siempre una situación aversiva y desagradable. En resumen, un segundo tipo de condicionamiento, ahora instrumental (CI), estaría basado en la prerrepresentación de las consecuencias apetitivas o aversivas asociadas a la respuesta que emitimos (acercarnos a la persona o evitarla) en función de las experiencias previas. Está claro que la emisión de la respuesta siempre está asociada no solo a las expectativas, sino también al «deseo de las consecuencias prerrepresentadas». Cuando la persona es amiga, porque el individuo espera revivir los momentos agradables pasados con anterioridad —aprendizaje de recompensa—, lo que conlleva el acercamiento. Cuando no es amiga, el individuo evita el contacto —aprendizaje de evitación—, justamente para no tener que experimentar situaciones desagradables como en el pasado con esa persona. En cualquier caso, el supuesto fundamental es que la conducta estaría determinada por las consecuencias o reforzamiento previo de la misma (asociación R-S, véase figura 9.1).

Figura 9.1 Modelo de aprendizaje jerárquico



Por último, un elemento importante del aprendizaje es que una vez aprendida una respuesta, esta se convierte en un «hábito o comportamiento automático» (asociación S-R, véase figura 9.1) o regla «condición-acción» en terminología de Anderson (1999), donde dadas las condiciones o circunstancias desencadenantes (S) se produce la respuesta (R) sin que el individuo tenga que ser consciente —preste atención o procese— de todos los elementos de la misma. Esto es así porque poseemos un procesador de capacidad limitada y solo de esa forma somos capaces de responder adecuadamente en situaciones ya conocidas y continuar aprendiendo en nuevas situaciones. Un ejemplo clásico es lo que ocurre en el aprendizaje de conducir un vehículo. Es evidente que al iniciar el entrenamiento debemos prestar mucha atención porque nuestro conocimiento y práctica es escaso y necesitamos aprender. De hecho, a nadie se le ocurre dar conversación a un conductor novel, para no romper su concentración en la conducción. Pero una vez que hemos aprendido a conducir, con la práctica se produce una «automatización» del comportamiento que nos lleva a ser capaces de conducir eficientemente y sostener una conversación al mismo tiempo, sin que seamos verdaderamente conscientes de cómo conducimos y sin que se altere la atención a la conversación. La explicación de este hecho ha puesto de manifiesto la importancia de los factores atencionales en el desarrollo del aprendizaje y la demostración de una relación inversa entre atención y aprendizaje, como sugieren los modelos más actualizados (Pearce y Hall, 1980, entre otros, citado en Domjam, 2003 y Maldonado, 2002). Parece claro

que mientras se produce un nuevo aprendizaje es necesaria la atención, pero, una vez aprendida, el individuo realiza la conducta sin necesidad de gastar recursos atencionales, es decir, de forma automática o «no consciente».

En resumen, asumimos que durante la mayor parte del aprendizaje que ocurre en nuestra vida diaria o en el laboratorio, se producen diferentes procesos asociativos (véase figura 9.1), que podemos resumir en tres tipos de conexiones que determinan conjuntamente el comportamiento aprendido: conexiones S-S (CC o aprendizaje predictivo, que subyace a los factores emocionales), conexiones R-S (CI o aprendizaje intencional, que implica a los factores motivacionales) y conexiones S-R (HB, hábito o comportamiento automático, que depende de la práctica y modifica la atención y/o procesamiento). En los siguientes apartados vamos a ir analizando cómo cada uno de estos procesos influye diferencialmente en el comportamiento aprendido y los circuitos neurales que los sustentan.

2.1 Aprendizaje de relaciones S-S: CC y predictibilidad

Desde una perspectiva cognitiva, el proceso de aprendizaje implícito en cualquier tipo de fenómeno de condicionamiento clásico sería el establecimiento de una relación entre la «representación mental» del S (EC, estímulo condicionado) que aparece en el MA (sea el sonido de la campanita en los experimentos pavlovianos o la visión de una persona amiga en el ejemplo previo) y la «prerrepresentación mental» de las consecuencias (el EI, estímulo incondicionado o Rf, Reforzador) asociadas con el mismo, que sería el determinante de la respuesta emocional del individuo en esa situación. Este tipo de interpretación enfatiza el hecho de que en cualquier fenómeno de aprendizaje relacionado con el condicionamiento clásico siempre se produce una «conexión» entre representaciones mentales, lo que permite su estudio desde la neurociencia en función de dos elementos fundamentales: cómo se establece dicha conexión (centros o circuitos implicados en el proceso de adquisición) y qué «activación» produce la presentación del EC (centros o circuitos implicados en la «recuperación» de la información aprendida). A partir de este supuesto básico, podemos empezar a reinterpretar los fenómenos y modelos teóricos del condicionamiento.

En primer lugar, el concepto explicativo básico sería la «predictibilidad». En cualquier proceso de aprendizaje (tanto condicionamiento clásico o instrumental) el individuo aprende a «predecir» las consecuencias. La investigación experimental de fenómenos como el condicionamiento inhibitorio entre otros, demostró que no es la mera contigüidad temporal, como postulaban los modelos conductistas, sino la «contingencia» establecida entre el estímulo antecedente y el reforzador o estímulo incondicionado, el factor responsable del aprendizaje. Así, la mera presentación del reforzador solo, es decir sin ir precedido del EC, durante el proceso de aprendizaje, anula la posibilidad de condicionamiento y parece hacer hincapié en que en un medio ambiente probabilístico, como en el que vivimos, el individuo es sensible a la correlación (no a la mera contigüidad temporal). Esto implica que el aprendizaje no es un proceso automático, sino que el individuo se convierte en un procesador activo de la información que le provee el medio ambiente en función de su propia experiencia, ya que es necesario que el sujeto perciba que el EC y el EI co-ocurren conjuntamente (es decir, correlacionan o covarían). En base a esta noción se desarrollaron modelos matemáticos que permiten predecir el aprendizaje, como veremos luego al analizar el fenómeno de aprendizaje causal en humanos.

En segundo lugar, investigaciones posteriores demostraron que, para que se produzca aprendizaje, el estímulo condicionado debe ser procesado y atendido en esa situación, lo que originó los modelos atencionales del aprendizaje (Mackintosh, 1975, Pearce y Hall, 1980, véase en Domjam, 1985 y Maldonado 2002). Fenómenos tan simples e importantes como la inhibición latente (IL, Lubow, 1973, citado en Domjam, 2003 y Maldonado, 2002) o la irrelevancia aprendida (IA, Baker y Mackintosh, 1977, citado en Domjam, 2003 y Maldonado, 2002), demostraron que cuando se aprende previamente que un estímulo no predice nada (IL) o es un mal predictor de sus consecuencias (IA), es difícil luego condicionarlo o asociarlo a un EI. En el experimento típico de inhibición latente, la previa presentación de un tono solo, es decir, sin que vaya seguido por ningún tipo de consecuencia o reforzador (EI), hace que si posteriormente se inicia un proceso de condicionamiento clásico (se asocia ese tono a comida o a una descarga), el condicionamiento es mucho más difícil que en ausencia de dicha experiencia

previa.

Los modelos atencionales propusieron que esa dificultad de aprendizaje sería debida a un proceso de inhibición (latente) aprendida, que genera la ausencia de atención o procesamiento de dicho estímulo en esa situación, lo que impide el aprendizaje. Un ejemplo de nuestra vida diaria puede aclarar este fenómeno. Cuando nos ocurre algo importante en nuestro medio ambiente, por ejemplo, nos levantamos con dolor y malestar gástrico, normalmente iniciamos la búsqueda de lo que hemos comido el día anterior como posible causa. Está claro que si he ido a un restaurante chino o italiano por primera vez en mi vida, le echaré la culpa a ese tipo de comida y me resultará muy difícil volver. Ahora bien, si he ido a ese restaurante con frecuencia y nunca he tenido ningún problema, me será muy difícil considerarlo la causa de mi malestar, inhibición latente, y probablemente busque algún otro tipo de comida realizada en el día anterior (si he comido gambas, etc.). De hecho, algunos autores postulan que procesos de inhibición latente podrían estar en la base de la «selectividad» de las fobias. Parece claro que si nunca he tenido experiencias con perros y un día por la calle me ataca uno seré más propenso a desarrollar fobia a cualquier animal que si ya he tenido perros antes y por tanto tengo experiencias previas que permiten inmunizarme contra este tipo de sucesos traumáticos, como el ataque de un animal.

La influencia de efectos como la inhibición latente en el condicionamiento clásico llevó a postular la necesidad de un nuevo circuito basado en la atención selectiva. Se asume que un aprendizaje previo disminuye la saliencia y la atención para la representación mental de dicho EC, lo que impide o reduce su procesamiento y la capacidad de aprender sobre el mismo. Como veremos luego desde la Neurociencia cognitiva, el condicionamiento clásico dependería de dos mecanismos capaces de explicar: a) procesos de atención selectiva responsable de la saliencia o representación mental de los estímulos condicionados; b) procesos asociativos entre las representaciones de dichos estímulos responsables del comportamiento emocional asociado a los mismos. Para concluir, es importante señalar que este tipo de aprendizaje asociativo (S-S) está siempre implícito y permite analizar la influencia de la capacidad de predicción en el comportamiento aprendido de un individuo

(véase figura 9.1); pero que no es el único proceso asociativo, sino que se produce al mismo tiempo que tienen lugar otras asociaciones aprendidas que influyen conjuntamente el comportamiento final de los individuos en cada situación concreta, como iremos viendo de manera progresiva.

2.2 Aprendizaje de relaciones R-S: CI y controlabilidad

Si en nuestro medio ambiente solo pudiéramos predecir las consecuencias, estaríamos inermes ante las mismas y no podríamos sobrevivir. Por tanto, los organismos tienen la capacidad no solo de predecir, sino también de «controlar» el medio ambiente en que viven, aunque obviamente la evolución ha hecho que haya muchas diferencias entre especies en función de sus habilidades. La posibilidad de control más clara resulta del hecho de que las consecuencias dependen en gran medida de nuestras propias conductas, como ilustran los fenómenos del CI. A partir de este hecho, la reinterpretación cognitiva del condicionamiento instrumental implica la existencia de dos componentes, como sugiere Dickinson (1989, citado en Maldonado, 2002):

- 1.º La adquisición de una CREENCIA de que la respuesta controla la consecuencia que depende de la detección de la contingencia establecida entre la respuesta y el reforzador, y que analizaremos con mayor profundidad en el estudio del aprendizaje causal.
- 2.º El DESEO de dicha consecuencia que depende de procesos emocionales (CC) y motivacionales (CI) y que engloba el fenómeno de aprendizaje intencional.

En el estudio experimental de la necesidad de una creencia aprendida, constatamos que es imprescindible el aprendizaje inicial de las relaciones entre la propia respuesta y las consecuencias. Desde esa perspectiva, una gran cantidad de estudios han mostrado la sensibilidad de los individuos a la contingencia entre respuestas y consecuencias (como ocurría en el CC entre el EC y el EI). La manipulación de la contingencia y el tipo de reforzador permite distinguir además cuatro tipos de aprendizaje en el CI que generan efectos diferenciales. Por un lado, cuando las consecuencias son apetitivas, se

produce aprendizaje de recompensa, si la respuesta se asocia con la aparición contingente de un reforzador deseado, lo que implica su incremento futuro. En caso contrario, si se asocia la respuesta a la ausencia de una consecuencia apetitiva esperada, se produce el aprendizaje de omisión y el decremento consecuente de dicha respuesta no reforzada; de hecho, este es el proceso típico de la extinción. Por otro lado, si las consecuencias son aversivas, la aparición contingente con la respuesta genera castigo y la supresión de la respuesta castigada; mientras que si se establece una contingencia negativa y la respuesta conlleva la no aparición de consecuencias aversivas, se produce el aprendizaje de evitación y el incremento de estas respuestas.

Un efecto que demostró la insuficiencia de la mera contingencia para explicar el CI fue el hallazgo de los programas de reforzamiento en los que el reforzamiento no ocurre tras cada respuesta (reforzamiento continuo), sino cada cierto número de respuestas (reforzamiento intermitente). El estudio de los programas de reforzamiento demostró la existencia de dos efectos paradójicos e inexplicables por un modelo basado en la mera contingencia; en primer lugar, un programa de reforzamiento siempre genera mayores tasas de respuesta que el reforzamiento continuo, y además genera una mayor dificultad de extinción. Es importante señalar, que en el caso del reforzamiento continuo la contingencia entre respuesta y reforzador es siempre perfecta ($=1$), lo que, según dicho modelo, debería producir mayores niveles de respuesta que en el reforzamiento parcial, cuya contingencia es sensiblemente menor.

Más allá de los programas de reforzamiento, cuyo estudio excedería los límites de este capítulo, el mero aprendizaje de relaciones contingentes entre respuestas y consecuencias (es decir, el mero reforzamiento), es incapaz de explicar el comportamiento aprendido en el condicionamiento instrumental, porque para que aparezca la respuesta es necesario el «deseo», y por tanto la «intención» de lograr dicha recompensa. De ahí que en el estudio del condicionamiento instrumental otro elemento crítico es la motivación y el aprendizaje intencional. La influencia de factores motivacionales se hizo evidente sobre todo en las aportaciones de Spence (Domjam, 2003), que pusieron de manifiesto la influencia de dos tipos de factores motivacionales. Por un lado, el estado de necesidad (drive) imprescindible para iniciar las

respuestas. Es obvio que para poder aprender, y mucho más para emitir una respuesta aprendida, solo si un individuo está hambriento podemos usar como reforzador comida; lo mismo que si tiene sed, agua. Además, cuanto mayor es la necesidad, mayor es el efecto de reforzamiento y podemos lograr mucho más fácilmente tasas más elevadas de respuesta con un menor nivel de reforzamiento (como ocurre con el precio de la droga en adicciones o en nuestra sociedad actual, ya que, dada la ausencia de oportunidades de trabajo, los contratos son cada vez más exigentes y menos remunerados). Por otra parte, se demostró cómo un reforzador mayor o más deseado, como los plátanos para los monos en lugar de hojas de lechuga, genera mejor aprendizaje y mayores niveles de respuesta, lo que llevó a postular la influencia del valor del incentivo como otro factor motivacional que modula el aprendizaje instrumental. Más recientemente, Dickinson (1989, citado en Domjam, 2003) demostró de forma clara la existencia del aprendizaje intencional, manipulando directamente el deseo de las consecuencias. Para ello, uno de los fenómenos más importantes fue el efecto de la «devaluación del reforzador». Así se ha demostrado que una vez aprendida una respuesta instrumental, si devaluamos el reforzador usado (por ejemplo, asociando la comida a malestar gástrico), el efecto consecuente será el deterioro de la respuesta, porque ya no existe el «deseo» de la recompensa que se ha convertido en aversiva, y por tanto ha desaparecido la «motivación para responder».

En resumen, asumimos que la aparición del estímulo discriminativo (la causa externa desencadenante del comportamiento en una determinada situación, S, por ej.: ver a un amigo), determina primero la predicción del posible reforzamiento como hemos visto antes (CC = conexión S-S, véase fig. 9.1); pero inmediatamente también, surge el deseo de dicha recompensa y la posibilidad de que aparezca la respuesta que da lugar a la misma (CI = conexión R-S, véase figura 9.1), lo que explica la aparición de los factores motivacionales y la propia respuesta externa en ese tipo de situación. Pero no son los únicos procesos de aprendizaje, sino que además, la respuesta final depende del tipo de procesamiento implicado en función de la propia experiencia, como veremos a continuación.

2.3 Aprendizaje de relaciones S-R: procesamiento controlado y automático

En la investigación psicológica reciente, se asume cada vez en más dominios diferentes (aprendizaje, pensamiento y toma decisiones entre otros, véase, Evans, 2010), la existencia de un doble sistema de procesamiento (véase tabla 9.1). En aprendizaje, el procesamiento controlado ocurre durante la adquisición, mientras que durante el mantenimiento se produce el procesamiento automático.

Tabla 9.1 Modelo del sistema dual del aprendizaje y cognición en humanos (adaptado de Evans, 2011)

SISTEMA 1: Procesamiento automático	SISTEMA 2: Procesamiento controlado
Inconsciente y/o Pre-consciente	Consciente
Paralelo: Más rápido	Serial: Más lento
Alta Capacidad	Baja Capacidad
Asociativo: Acceso Involuntario	Basado en Reglas: Acceso Voluntario
Pragmático, Basado en Creencias	Abstracto, Lógico
Intuitivo, Irracional	Reflexivo, Racional
Conocimiento Implícito	Conocimiento Explícito
Compartido con animales	Exclusivamente Humano
Independiente de Inteligencia	Ligado a Inteligencia y Conocimientos
Pensamientos Automáticos	Pensamientos Controlados

Estos modelos además, sustentan las nuevas formas de terapia cognitivo-conductual, que se basan en la existencia de un doble tipo de pensamientos y técnicas de modificación. Según dichos modelos, el individuo debe: a) ser capaz primero de detectar y controlar los «pensamientos automáticos» en situaciones concretas; para luego, b) ser capaz de iniciar el análisis y modificación de los «supuestos o creencias racionales», que permitan una mejoría estable de su comportamiento futuro, tanto si es adaptativo (técnicas de autocontrol en psicología deportiva y otros), como desadaptativo (depresión, ansiedad, terapia de parejas, etc.):

1.º La existencia del «Sistema de procesamiento controlado» es fácil de entender desde una perspectiva intuitiva. Se pone en marcha, entre otras muchas ocasiones, siempre que hablamos con otras personas (diálogo externo) o cuando prestamos atención a una conferencia porque nos interesa el tema. Las características básicas de este tipo de procesamiento

serían (véase la tabla 9.1):

- a) Se trata de un procesamiento «consciente y voluntario», en cuanto que durante el mismo somos conscientes de que estamos prestando atención y los pensamientos acuden a nuestra cabeza inducidos por nosotros mismos o por la atención que prestamos a otras personas o al ambiente que nos rodea, lo que hace más fácil su recuerdo y recuperación posterior.
- b) Se supone que es «reflexivo y racional», y por tanto «sujeto a reglas más o menos lógicas» y «relativamente fácil de modificar», en cuanto que podemos «dialogar y razonar» con otros o con nosotros mismos sobre sus contenidos y, en función de dichas razones o evidencias, deberíamos modificarlo en su caso, aunque al tratarse muchas veces de «creencias o estilos cognitivos» muy aprendidos, no resultan a veces tan fácil de modificar.

Como veíamos antes, el procesamiento controlado tiene carácter serial (lento) y ocurre típicamente durante el proceso de adquisición de cualquier tipo de aprendizaje: a) sea directo, como cuando aprendemos a conducir o tocar un instrumento, o b) vicario, como cuando atendemos durante una clase a un profesor explicar un determinado tema o un estudiante de medicina observa a un cirujano experto durante una operación en unas prácticas.

2.º El «Sistema de procesamiento automático» es más sutil, y por tanto su existencia es más difícil de captar. No obstante, podemos darnos cuenta de este tipo de procesamiento si advertimos que al mismo tiempo que realizamos una tarea (p. ej.: en clase supuestamente atendiendo al profesor, o realizando una tarea deportiva), inevitablemente nos están viniendo a la cabeza ideas o imágenes en general relacionadas con el tema explicado o con algún problema que tengamos en ese momento. De hecho, las características fundamentales de este tipo de procesamiento —que constituye el «diálogo interno», es decir, los pensamientos e imágenes que acuden a nuestra cabeza a lo largo de cada momento del día y que raramente comunicamos a los demás— son:

- a) Se trata de un procesamiento «inconsciente e involuntario», en cuanto que las imágenes e ideas acuden a nuestra cabeza sin que nos demos cuenta y sin que hagamos nada por su aparición o desaparición de manera consciente o voluntaria. Asumimos que eso ocurre así por la existencia en nuestra memoria de «múltiples conexiones aprendidas» (recuerdos) entre «elementos o situaciones» medioambientales que activan esas conexiones basadas en experiencias pasadas y pensamientos o imágenes relacionadas. Es importante señalar también que se trata de un procesamiento en paralelo, continuo y de carácter transitorio, es decir, los pensamientos vienen y van sin que ejerzamos ningún tipo de control (atención consciente) sobre los mismos. Es cierto que podemos hacerlos conscientes, pero entonces dejaríamos de atender a la actividad (por ej.: a la explicación del profesor en clase) que atendíamos de forma consciente, dado que el procesamiento controlado es siempre un procesamiento serial, no paralelo. Es interesante señalar que la consciencia resulta imprescindible si queremos modificar los pensamientos automáticos en una determinada situación mediante las técnicas de modificación cognitiva.
- b) Este tipo de pensamientos y/o procesamiento es «irracional y autoevidente», en cuanto no depende de procesos lógicos, sino de asociaciones previamente establecidas y por tanto, al constituir parte de nuestra «experiencia o personalidad», nunca los sometemos a discusión. De hecho, en muchas ocasiones nos sorprendemos pensando en cosas realmente «absurdas o cuyo contenido» jamás le comunicamos a nadie ya que además, al tratarse más de imágenes o «sensaciones», muchas veces resulta difícil de verbalizar. El ejemplo paradigmático de procesamiento automático o «no consciente» es el que ocurre mientras realizamos acciones más o menos aburridas (por ejemplo, cuando cocinamos o cuando practicamos deportes, sobre todo individuales de larga duración).

Desde la perspectiva del aprendizaje y toma de decisiones, la importancia del procesamiento automático radica en que ocurre normalmente durante el proceso de mantenimiento una vez que hemos completado un ciclo de

aprendizaje específico (ya somos expertos conductores, músicos, cirujanos o terapeutas) y sobre todo permite una mejor actuación sin la necesidad de demasiados recursos atencionales. En este sentido, la existencia de un procesamiento automático, que funciona en paralelo, cuando ya hemos aprendido se explica asumiendo la existencia de un «hábito», consistente en conexiones S-R, cuya fuerza depende del entrenamiento o «reforzamiento previo», como asumía el modelo de Hull (1947, citado en Domjam, 2003 y Maldonado, 2002). En las modernas teorías del aprendizaje cognitivo, Anderson (1999) postula la existencia de un cambio en el formato de la representación, de forma que a lo largo del aprendizaje el individuo cambia de una representación «declarativa» (procesamiento controlado: conocimiento en teoría), a una representación «procedimental» (procesamiento automático: conocimiento práctico), en la que una «condición» (S) desencadena una «acción aprendida» (R) y altamente eficiente, como ocurre en el caso de expertos (sea en conducción, tenis u otros dominios).

Desde los modelos atencionales, dada la capacidad reducida de nuestro procesador (cerebro) a la hora de enfrentarse a un medio ambiente tan rico, complejo y flexible como el nuestro, esto supone una mejora de nuestra capacidad de aprendizaje, en cuanto que, una vez aprendida una determinada tarea, se automatiza y ya no necesita utilizar recursos atencionales, que pueden dedicarse a aprender otra tarea diferente. Esto supone, en los modelos atencionales del aprendizaje, la existencia de una relación inversa (Pearce y Hall, 1980), ya que durante el proceso de adquisición, y por tanto mientras estamos aprendiendo (p. ej.: la primera vez que leemos un artículo o estudiamos un tema nuevo), necesitamos prestar una gran atención consciente; pero una vez que hemos aprendido (fase de mantenimiento), ya no necesitamos casi prestar atención (p. ej.: cuando revisamos un tema ya estudiado y con solo pasar las páginas recordamos su contenido).

Desde una perspectiva neurocientífica (véase Fletcher, 2001) las investigaciones más recientes parecen mostrar que durante el procesamiento controlado y/o el proceso de adquisición, los mecanismos responsables del aprendizaje y la conducta siempre implican estructuras de la corteza frontal; mientras que, una vez completado el aprendizaje, la expresión de la conducta

en esas mismas situaciones (por ejemplo: cuando frenamos en una situación de riesgo mientras conducimos) no necesita la activación de estructuras prefrontales implicadas en la atención consciente, y se basan en la activación de circuitos más primarios o básicos, que son específicos para cada tipo de respuesta y que aplicados al condicionamiento vamos a analizar en el siguiente apartado.

2.4 Aprendizaje y Neurociencia cognitiva. Un modelo integrador

Como resumen de todo lo anterior, podemos asumir la existencia de un triple tipo de componentes del comportamiento aprendido basados en tres tipos diferentes de asociaciones que implican diferentes circuitos neurales: relaciones S-S (CC), el componente emocional; relaciones R-S (CI), el componente de incentivo o motivacional; relaciones S-R (hábito), el componente automático de respuesta (figura 9.1).

En el estudio de las bases neurocientíficas del CC (relaciones S-S), el paradigma más importante ha sido el condicionamiento del miedo. Se ha demostrado que la presentación asociada de un tono seguido contingentemente de un shock, genera una respuesta de miedo que puede medirse mediante diferentes índices: la respuesta de sobresalto, la alteración de respuestas autonómicas (tasa cardiaca entre otras) o *freezing* y supresión de la conducta, especialmente de respuestas instrumentales. La investigación ha demostrado de forma inequívoca el papel primordial de la amígdala en la adquisición y la expresión del miedo (figura 9.2, panel superior). Mediante técnicas de «lesión transitoria (química) o permanente (física)» de núcleos amigdalinos se ha demostrado cómo dicha inervación impide la adquisición o la expresión del miedo aprendido cuando se presenta el EC. El circuito neural del miedo aprendido durante el CC implica diferentes componentes (véase Fletcher, 2001; Moore, 2002). En primer lugar y en función del EC, la activación sensorial permite la «percepción» del EC y su representación mental así como de las consecuencias asociadas y dependería del córtex cerebral y núcleos talámicos. Esta información sensoriomotriz se transfiere al núcleo lateral de la amígdala, uno de los centros implicados en la conexión entre el EC y el EI, y se transmite al núcleo central de la amígdala, que sería

el responsable de la expresión del miedo a través de sus conexiones con diferentes centros neurales relacionados con las diferentes respuestas a un estímulo aversivo (por ej.: el núcleo reticular del puente caudado, responsable del reflejo de sobresalto; el núcleo motor dorsal, implicado en las alteraciones cardíacas a través del nervio vago, o el «periaqueductal Grey», que genera la respuesta de freezing). En estos cambios, parece implicado el sistema «gabaérgico», base del miedo y la ansiedad. En resumen, asumimos un circuito inicial responsable de la conducta aprendida, centralizado en la amígdala, y que sería el responsable de la respuesta emocional del individuo en cualquier proceso de CC (figura 9.2, panel superior).

La influencia de efectos como la inhibición latente en el CC, llevó a postular la necesidad de un nuevo circuito basado en la atención selectiva. Se asume que el aprendizaje previo disminuye la saliencia y la atención para la representación mental de dicho EC por inhibición latente, lo que impide o reduce su procesamiento y la capacidad de aprender sobre el mismo. En este caso, el núcleo fundamental responsable del aprendizaje estaría centrado en el hipocampo y su activación puede generar la «disminución» de procesamiento, pero también su «facilitación» como ocurre con la influencia del contexto (figura 9.2, panel superior, véase Moore, 2002, entre otros). Como en el caso anterior, la lesión del sistema hipotalámico impide la inhibición latente o la influencia del contexto en el aprendizaje. Obviamente, implica la influencia procesos de atención ejecutiva y en el caso de estímulos auditivos existirían proyecciones desde el tálamo y el núcleo geniculado medial responsables de la información sensorioemocional de dichos estímulos. Por último, en todos estos cambios estaría implicado el sistema adrenérgico, responsable de la «atención y procesamiento emocional» de los estímulos en los centros antes mencionados.

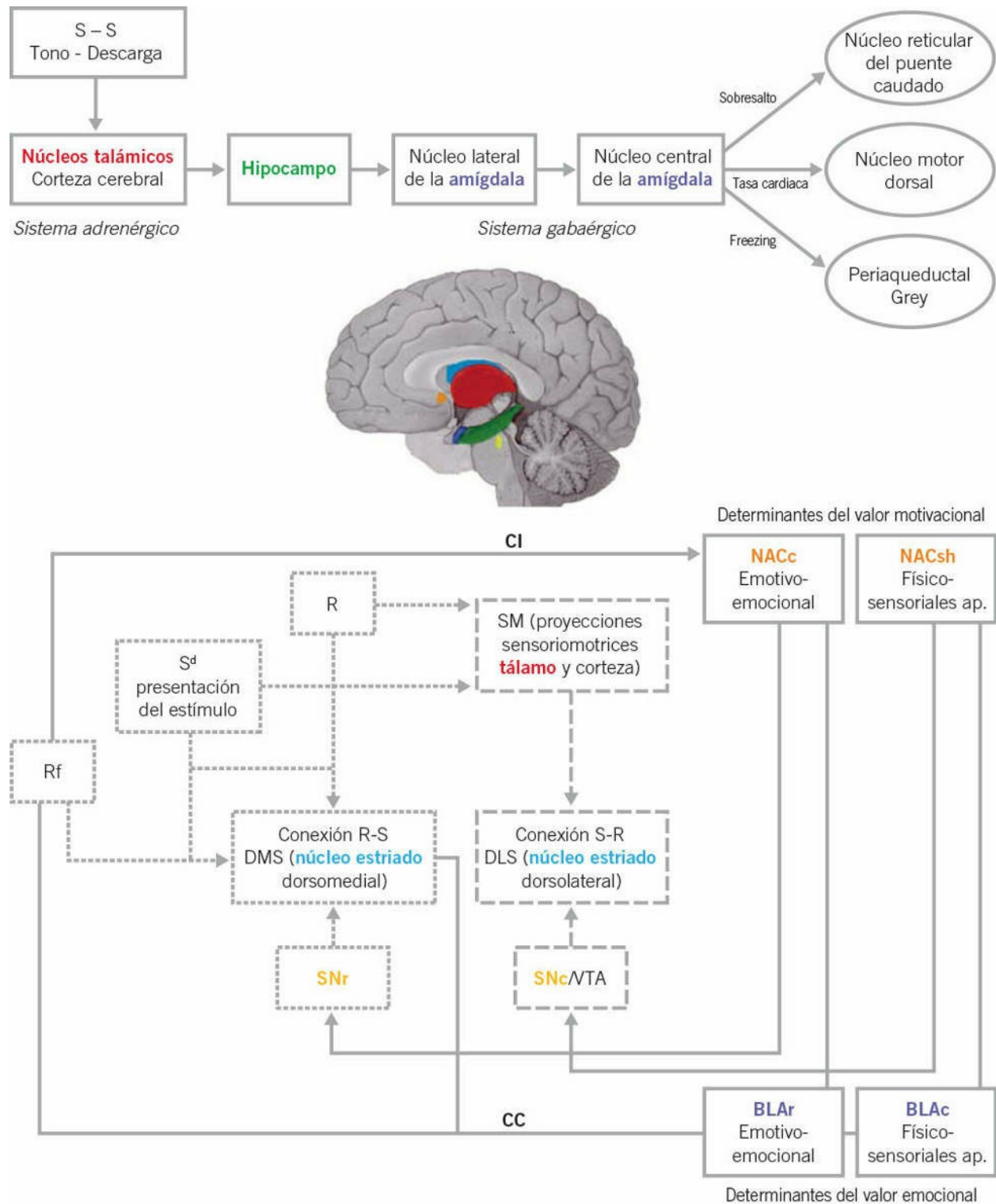
En resumen, desde la perspectiva de la Neurociencia cognitiva, se asume (figura 9.2, panel superior) que el CC de respuestas emocionales dependería de un doble circuito centralizado en primer lugar en el «hipocampo», a través del sistema adrenérgico, como base de los cambios atencionales o procesos de atención selectiva responsables de la saliencia o representación mental de los estímulos condicionados; en segundo lugar, en la amígdala, como centro responsable del comportamiento emocional asociado a dichos estímulos, a

través del sistema gabaérgico. Como decíamos antes, este tipo de aprendizaje asociativo (S-S) está siempre implícito en el CI y permite analizar su influencia en el comportamiento final de los individuos en cada situación concreta, como veremos luego.

Si en el caso del CC la mayoría de la investigación se ha centrado en la amígdala y el hipocampo, en el estudio de la neurociencia del reforzamiento (CI: asociaciones R-S), se ha puesto de manifiesto la importancia del Núcleo Accumbens. En un trabajo reciente que usaremos como modelo, Balleine (2005) ha propuesto un circuito integrado del aprendizaje de recompensa que permite entender cómo cada uno de los procesos implicados en el comportamiento intencional (que engloban los tres tipos de conexiones antes postulados, véase figura 9.1) dependen de diferentes circuitos neurales (véase figura 9.2, panel inferior). En su trabajo distingue dos tipos de circuitos relativamente independientes: un circuito S-R (hábito de respuesta) y otro R-S (comportamiento intencional). Según este modelo podemos distinguir:

- 1.º Un primer circuito (figura 9.2, panel inferior, línea discontinua) estaría implicado en el componente S-R (es decir, cómo la detección del Estímulo, S, origina una Respuesta aprendida, R). Para ello, el organismo debe ser capaz de representarse ambos componentes (S/R) y haber aprendido que ambos están relacionados (S-R). Ello implica la existencia de al menos proyecciones sensorio-motrices de la corteza cerebral y el tálamo de ambos componentes (SM, S/R) que se asociarían en el Núcleo Estriado dorsolateral (DLS, S-R, *striatum dorso lateral nucleus*). La importancia de este núcleo parece demostrada porque su lesión impide el aprendizaje de discriminaciones simples y sobre todo parece insensible a procesos específicos de aprendizaje de incentivos relacionados con el aprendizaje R-S.
- 2.º De forma alternativa, se establecería un segundo circuito (figura 9.2, panel inferior, línea de puntos) en el que el elemento crucial sería la representación de la conexión entre la respuesta y la consecuencia (R-S) que se produciría en el núcleo estriado dorsomedial (DMS, *striatum dorso medial nucleus*), cuya lesión sí afecta al aprendizaje de incentivos.

Figura 9.2 Circuitos implicados en el CC de la RC de miedo (panel superior) y modelo integrado de las redes neurales del comportamiento aprendido (panel inferior, adaptado de Balleine, 2005).



Los experimentos para el estudio de este segundo circuito y las estructuras implicadas en el reforzamiento (figura 9.2, panel inferior) son algo complejos, pero muy elegantes porque permiten demostrar la existencia de una doble disociación entre ambos circuitos y analizar los componentes neurales de cada uno de ellos. En uno de los experimentos básicos, los sujetos aprenden una relación entre tres diferentes EC y tres diferentes reforzadores (CC: EC1-Rf1; EC2-Rf2 y EC-RF3, véase tabla 9.2).

En una segunda fase, se entrenan dos respuestas diferentes (R1: apretar una palanca y/o tirar de una cadenita: R2) asociada a dos reforzadores distintos que coinciden con la fase previa (CI: R1-Rf1; R2-Rf2, tabla 9.2). En la fase de prueba, la presentación de cada tipo de EC, genera diferentes respuestas, en función de las predicciones establecidas en ambas fases previas. Por ello, la presentación del EC1 o el EC2 incrementa selectivamente la R1 o la R2, porque se predice la aparición del reforzador asociado a cada respuesta. Sin embargo, el EC3 incrementa ambas porque solo predice una recompensa.

Tabla 9.2 Diseño experimental del fenómeno de transferencia entre CC y CI

Fase 1:CC Conexión S-S	Fase 2: CI Conexión R-S	Fase 3: Test Conexión S-R
EC1-Rf1	R1-Rf1	S1-? = R1
EC2-Rf2	R2-Rf2	S2-? = R2
EC3-Rf3		S3-? = R1 y R2

Podemos distinguir por tanto, en la fase de prueba entre la existencia de un estado de motivación general (EC3 que predice reforzamiento y que incrementa cualquier respuesta reforzada), o de motivación específica (EC1 o EC2, porque implica el establecimiento de relaciones concretas entre una respuesta específica y su reforzador concreto y, por tanto, incrementa solo la respuesta reforzada por ese reforzador. A partir de aquí, podemos estudiar selectivamente los efectos de la devaluación de la motivación general (devaluando el Rf3, lo que produce el decremento de las dos RI al presentar el EC3) o específica (devaluando selectivamente el RF1 o Rf2, lo que produce solo el decremento de la respuesta asociada al propio reforzador) y el efecto de lesión o inervación química de cada uno de los circuitos neurales en estudio.

Ante todo, se ha demostrado que la lesión del DSL no parece sensible a la devaluación específica de los reforzadores, lo cual parece demostrar su no implicación en los procesos de aprendizaje intencional (CI o conexiones específicas R-S), mientras que la lesión del DSM afecta a dicha devaluación. Posteriormente, se ha demostrado cómo otras dos estructuras, ahora basadas en la amígdala, implicada previamente en procesos de CC (Relaciones S-S) y el núcleo Accumbens, implicado más bien en procesos de recompensa (Relaciones R-S), influyen selectivamente en los procesos de devaluación y de recompensa. Parece demostrado además, que la devaluación de la motivación general (devaluando selectivamente el RF3, ya sea mediante saciedad o por su asociación a un malestar gástrico) solo parece mediado primero por el núcleo central de la amígdala (BCA, que establece su valor

emocional) y luego por el escudo del núcleo Accumbens (NACsh, que implicaría el valor de la motivacional de la recompensa), y por tanto dependiente más de procesos de CC que de CI. Mientras que la devaluación de la motivación específica y por tanto de las conexiones R-S basadas en las características no solo motivacionales y emocionales sino también físico-sensoriales específicas de cada reforzador (Rf1 y Rf2), dependerían más bien del núcleo lateral de la amígdala (BLA, que establece el carácter hedónico del reforzador concreto) y sus proyecciones al centro del núcleo Accumbens (NACc, que establece el valor de incentivo del dicho reforzador).

Asumimos por tanto que el valor de la recompensa, implicada no solo en procesos de condicionamiento, sino en otros fenómenos (p. ej.: adicciones), dependería de dos tipos de procesos diferenciales: a) el «gusto» (*liking*) asociado a su valor emocional, que depende más bien de procesos de CC y estaría determinado por la amígdala; y b) el «deseo» de la recompensa (*wanting*) asociado a su valor motivacional del reforzador, que depende del CI y determina la intención de obtener la recompensa, más relacionado con el núcleo Accumbens y los sistemas opiáceo interno y dopaminérgico. A partir de aquí, se originan una serie de proyecciones a la Sustancia Negra, de forma que el valor de reforzamiento (Rnf) dependería más bien de las características emotivo-emocionales del reforzador (BLAc y NACsh) que proyectan en la SNc(VTA), y a través de ella refuerzan la conexión aprendida S-R; mientras que el valor específico de la recompensa basado también en las características físico-sensoriales apetitivas de la recompensa (Ap) se proyectaría en la SNr para fortalecer las conexiones R-S, implicando al sistema dopaminérgico y opiáceo interno entre otros.

En resumen, podemos proponer la existencia de una serie de redes neuronales explicativas del comportamiento aprendido de forma que (véase figura 9.2):

- a) La presentación del S (causa desencadenante) inicia una serie de proyecciones sensoriomotrices (SM) corticales y talámicas hacia el DLS responsable de la R, en función de la fuerza de la asociación S-R (hábito) reforzada por sus conexiones con la Snc/VTA.
- b) Al mismo tiempo, se produce a través de la R y el Rf, la activación de

otro circuito centrado en el DMS, que recibe las proyecciones de los sistemas implicados en el gusto (amígdala) y el deseo (núcleo Accumbens) de la recompensa. Esta respuesta dependería por un lado procesos de CC que dependen a su vez de BLAr y BLAc (determinantes del valor emocional) y de procesos de CI, dependientes de NACc y NACsh (determinantes del valor motivacional) de la recompensa.

- c) Este valor reforzante se transmite a través de SNr y SNc/VTA hacia los núcleos responsables de la fuerza de las conexiones S-R (DSL) y R-S /DMS) que determinan en el futuro la Respuesta en esa situación. Por tanto, el comportamiento final del individuo implica la existencia de componentes emocionales, motivacionales y cognitivos en el que están implicados diferentes circuitos relacionados que explican la complejidad y flexibilidad del comportamiento aprendido y su capacidad para lograr una mejor adaptación a un medio ambiente cambiante y probabilístico, como veremos a continuación.

3. El aprendizaje causal en humanos. Más allá de la asociación

Por suerte para nosotros, el mundo en el que vivimos y aprendemos a lo largo de nuestra vida no es un caos desordenado, sino que se comporta con regularidad. Esa regularidad es fruto del hecho de que todos los sucesos están conectados por lazos causa-efecto más o menos estables, porque en la mayoría de los casos sus relaciones son probabilísticas o condicionales. Por ejemplo, la llegada del mal tiempo provoca un pico en la incidencia de gripe (pero no todo el mundo tiene gripe, ya que depende de una serie de condiciones como que una persona se haya vacunado previamente, lo que explica la existencia de relaciones causales condicionales y/o probabilísticas), así como beber alcohol incrementa la probabilidad de sufrir un accidente de tráfico si decidimos conducir. Conocer estas relaciones no solo es importante para la ciencia, sino también para los individuos. Interiorizar de alguna forma las relaciones causales nos permite en el día a día anticiparnos a lo que va a

ocurrir y manipular nuestro entorno para poner las cosas a nuestro favor. Por ejemplo, si tengo dolor de cabeza puedo tomar un analgésico para mitigarlo. En otras palabras, la función más importante del aprendizaje es precisamente permitir la adaptación de nuestra conducta a la «textura causal» del medio ambiente en que vivimos y nos desarrollamos.

Como hemos visto antes, la evolución ha dotado a los organismos de la capacidad para captar dichas regularidades, lo que permite al individuo, en primer lugar, *predecir* la ocurrencia de un cambio en el entorno y, por tanto, prepararse para ese cambio, como ocurre en el CC. Pero los organismos con sistemas nerviosos más evolucionados, no solo pueden aprender a prepararse pasivamente para lo que está por venir, sino que también pueden aprender a *manipular y controlar* el medio ambiente, como ocurre en el aprendizaje intencional y el CI. Cuando la propia conducta del organismo es «causa» de cambios, una estrategia básica de la mayor parte de los animales es maximizar la probabilidad de que ocurran cambios deseables y minimizar la de cambios nocivos, que implican los procesos de condicionamiento de recompensa y evitación. Como veremos, dicha capacidad no implica solo ser capaz de detectar la concurrencia de una causa (en este caso, la propia conducta) y su efecto, sino también ser capaz de representar el resultado que se pretende obtener y seleccionar la respuesta apropiada para ello.

Por último, los primates superiores y, se sospecha otras especies de mamíferos y aves, pueden ir más allá de la percepción de las regularidades que ocurren en el entorno e *inferir*, al menos parcialmente, las leyes causales que explican dichas regularidades. Dicho de otra forma, los humanos, y probablemente algunos animales, pueden construir un boceto de *modelo causal* a partir de la percepción de las regularidades en las que este se manifiesta. Este tipo de modelos se manifiesta en forma de creencias causales, que se modifican y actualizan de forma continua con la acumulación de nueva experiencia. Esta capacidad de inferencia provee al organismo de una herramienta para predecir el resultado y planificar sus *intervenciones* en el entorno sin necesidad de haber aprendido antes por ensayo y error, lo que mejora su supervivencia.

En resumen, para poder utilizar las herramientas de aprendizaje (predecir, manipular, inferir e intervenir) que permiten una mejora en nuestra

adaptación y supervivencia en el medio ambiente, es necesario: (1) que el organismo capte y represente en su sistema cognitivo las regularidades que acontecen en su medio y (2) que disponga de los mecanismos adecuados para trasladar ese conocimiento a una forma de conducta que permita el uso de dicha información en su provecho. En este apartado nos centraremos sobre todo en el estudio de los mecanismos que permiten al organismo representar en su sistema cognitivo las regularidades que ocurren en su medio, dado que la evolución nos ha dotado con un eficiente sistema para el aprendizaje causal, cuyos mecanismos más básicos se encuentran ya desde especies animales que consideramos poco evolucionadas.

3.1 Contingencia y aprendizaje causal: modelos uniprocesuales

El principio de la asociación (ya sea S-R o S-S) ha dominado la teoría en Psicología del Aprendizaje durante décadas. Como se ha comentado al principio de este capítulo, inicialmente se propuso que la condición necesaria y suficiente para la formación de una asociación era la presentación repetida y, por tanto, la mera «contigüidad espacial y temporal» de los dos eventos involucrados en esa asociación. Es lo que se ha llamado el *principio de la contigüidad*. Sin embargo, posteriormente ha resultado evidente que la contigüidad es insuficiente para que se produzca aprendizaje. Imaginemos que en una serie de 20 ensayos en una tarea de condicionamiento se presenta un tono (EC) en 10 de ellos, y, en todos esos casos, el EC va seguido del EI (una descarga). Sin embargo, en otros 10 ensayos intercalados con los anteriores, no se presenta el tono, a pesar de lo cual sí se produce la descarga eléctrica. ¿Acabará el animal reaccionando con temor ante el tono? La respuesta a la pregunta anterior es: seguramente no. De hecho, en una serie de experimentos ya clásica, Rescorla (1967, citado en Domjam, 2003 y Maldonado, 2002) demostró que no solo es necesario que un EC (el tono) preceda al EI (descarga eléctrica) para establecer una relación (causal o predictiva) entre ambos elementos que produzca la RC (miedo); sino que, además, es necesario que el EI no aparezca solo, sin ir precedido del EC; es decir, que no basta la mera «contigüidad», sino que es necesaria la «contingencia» entre causa (EC) y efecto (EI).

La explicación al ejemplo anterior desde el modelo de la contingencia se basa en que, como es evidente, la probabilidad de ocurrencia de la descarga en presencia de la luz, $P(EI/EC)=1$, es idéntica a la probabilidad de ocurrencia de la descarga en ausencia de la luz, $P(EI/no\ EC)=1$. Según Rescorla, para que se produzca condicionamiento excitatorio la diferencia entre ambas probabilidades debe ser mayor que 0 (lo que implica que: $P(EI/EC)>P(EI/no\ EC)$), o, lo que es lo mismo, el EC debe servir para predecir que el EI ocurrirá con mayor probabilidad en su presencia que en su ausencia. Por ejemplo, si tomo una pastilla para el dolor de cabeza es porque en la mayoría de las ocasiones produce mejoría. Por el contrario, si esa diferencia es menor que 0 (es decir, $P(EI/EC)<P(EI/no\ EC)$), el resultado será un condicionamiento inhibitorio. Así, cualquier persona sabe que usar un medio anticonceptivo (por ej.: un preservativo), hace que en la mayoría de las ocasiones una relación sexual no resulte en un embarazo no deseado o produzca enfermedades contagiosas. Por último, una diferencia igual a 0, como en el ejemplo anterior, en general no debería producir condicionamiento alguno, si fuéramos racionales y nuestra conducta se atuviera exclusivamente al cálculo de una regla estadística entre causas y efectos, cosa que no siempre ocurre, como veremos a continuación.

3.1.1 Modelos estadísticos: el modelo de la contingencia.

Desde los modelos de la contingencia, tanto en la vida real como en situaciones experimentales, podemos dividir la tarea de aprendizaje en intervalos o sucesos discretos, que pueden ser de cuatro tipos (véase tabla 9.3).

Tabla 9.3 Tipos de ensayos en condiciones y aprendizaje causal

	Efecto (EI o Rf) presente	Efecto (EI o Rf) ausente
Causa (EC o R) presente	Ensayos tipo a: C-E	Ensayos tipo b: C-noE
Causa (EC o R) ausente	Ensayos tipo c: nC-E	Ensayos tipo d: nC-nE

En un primer tipo de ensayos, la causa precede al efecto (ensayos tipo a: C-E, como ocurre cuando tomamos un fármaco y mejoramos, lo que incrementa nuestra confianza en dicho fármaco). En un segundo tipo, la causa no produce el efecto deseado (ensayos tipo b: C-nE, p. ej: si tomamos un fármaco y no se produce mejoría, lo que decrementa la fe en el mismo). En el tercer tipo de ensayos (ensayos tipo c: nC-E), el efecto aparece sin que haya ocurrido la causa, como cuando mejoramos sin haber tomado ningún fármaco, lo que nos lleva a pensar en la inutilidad del mismo. Por último, hay ensayos en los que no ocurre ni la causa ni el efecto aparece (ensayos tipo d: nC-nE, como cuando no tomamos nada y no mejoramos, lo cual hace que en la siguiente ocasión volvamos a tomar el fármaco).

A partir de las frecuencias de cada uno de esos tipos de ensayo, pueden computarse las relaciones de contingencia entre una causa (EC o R) y un efecto (EI o Rf) mediante el cálculo de las probabilidades del Efecto, dada la causa, $P(E/C)$, o su ausencia, $P(E/nC)$, cuya diferencia define la *contingencia estadística* entre causa y efecto, que se calcula como:

$$\Delta P = P(E / C) - P(E / noC) = \frac{a}{a + b} - \frac{c}{c + d}$$

Ya hemos comentado anteriormente que las relaciones causa-efecto se manifiestan en el mundo a través de regularidades estadísticas. Pues bien, *la forma más simple de regularidad en la conexión estadística entre dos eventos es la contingencia, que refleja la regla ΔP* . Según este modelo de contingencia, las causas generativas incrementan la probabilidad de que sus efectos aparezcan: por ejemplo, un alimento alérgeno hace que la reacción

alérgica aparezca con mayor probabilidad si se ha tomado el alimento, $P(\text{Efecto/Causa})$, que si no se ha tomado, $P(\text{E/No causa})$. Las causas preventivas, por otra parte, decrementan la probabilidad de que el efecto aparezca: la posibilidad de un embarazo será menor si se usa una píldora anticonceptiva. Dicho de otra forma, las causas generativas guardan una relación contingente positiva con sus efectos, como ocurre también en el condicionamiento excitatorio, y las causas preventivas, al igual que el condicionamiento inhibitorio, una relación contingente negativa. La contingencia, por tanto, es un indicador (aunque no infalible) de la presencia de una relación causal en el mundo. Si soy capaz de captar la presencia de una contingencia distinta de cero, estoy en el camino de descubrir la existencia de un nexo causal, un conocimiento que me puede resultar útil en mi desenvolvimiento cotidiano. Desde este punto de vista, *no solo la contigüidad, sino una contingencia distinta de cero es necesaria para que se produzca condicionamiento.*

La importancia de la contingencia como condición del aprendizaje va más allá de su papel en el condicionamiento. De hecho, la razón por la que se ha incluido en este capítulo es su relación con el aprendizaje causal. Los primeros experimentos de aprendizaje causal en humanos se hicieron para demostrar el efecto de la contingencia en el aprendizaje y la percepción de causalidad, que guardan paralelismos con los experimentos en condicionamiento clásico e instrumental, dado que las tareas de *juicios causales* son estructuralmente muy similares a las de condicionamiento. Como en el condicionamiento, la tarea se divide en una serie de ensayos, en cada uno de los cuales tanto la causa como el efecto pueden aparecer o no, dando lugar a los cuatro tipos de ensayo descritos anteriormente. Cada cierto número de ensayos, se solicita al participante que estime hasta qué punto cree que el efecto que aparece es consecuencia de la causa candidata (juicio causal). Después de tres décadas de investigación en la materia se ha podido establecer de forma bastante precisa la relación matemática que existe entre contingencia programada y fuerza causal estimada. En términos generales, cuanto mayor es la probabilidad del efecto en presencia de la causa y menor es la probabilidad del efecto en ausencia de la causa (esto es, cuanto mayor es la contingencia programada), más altos y positivos son también los juicios de

causalidad, como predice la regla estadística de la contingencia (ΔP). Por tanto, *la contingencia se ha establecido como una de las condiciones básicas del aprendizaje* de la regularidad estadística, tanto en formas de aprendizaje aparentemente simples como el condicionamiento básico, como en otras en teoría más evolucionadas como el aprendizaje e inferencia de relaciones causales.

3.1.2 Modelos asociativos: el modelo de Rescorla-Wagner

Como ya hemos comentado anteriormente, el principio asociativo ha dominado la Psicología del Aprendizaje durante mucho tiempo. Dado, pues, el éxito de los modelos asociativos para dar cuenta de los efectos básicos descubiertos en el aprendizaje animal, desde el inicio de la investigación en aprendizaje causal se ha intentado demostrar que *un modelo asociativo relativamente simple podría explicar también los efectos básicos encontrados en los experimentos de juicios de causalidad* (Dickinson, Shanks y Evenden, 1984, citado en Perales y Catena, 2006).

El primero de estos efectos es la llamada *curva de adquisición y extinción del aprendizaje* característica del condicionamiento. Habitualmente, establecer una respuesta condicionada requiere varios ensayos de emparejamiento EC-EI, a través de los cuales la respuesta condicionada se va reforzando progresivamente. Es importante señalar aquí que, en función del tipo de estímulos usados, el proceso se hace más rápido o no. Así, en el condicionamiento salivar hacen falta entre 30 y 50 ensayos; en el parpebral, alrededor de 100 y sin embargo, en el condicionamiento del miedo o la evitación con 5 o 6 ensayos es suficiente para general el aprendizaje estable. De forma similar, si se monitorizan los juicios causales a lo largo de una tarea de aprendizaje causal se suele observar que los juicios no se ajustan inmediatamente a la contingencia real programada, sino que empiezan mostrando un valor bajo, cercano a cero, y van progresando hasta ajustarse al nivel de contingencia objetivo. Como es obvio, al igual que al dejar de reforzar un EC o una respuesta, se produce un proceso progresivo de desaparición (extinción) de la RC; si una causa deja de estar seguida del efecto, se produce también un efecto similar de extinción en los juicios de

relaciones causales.

Este efecto no solo supone un paralelismo entre el condicionamiento y el aprendizaje causal, sino que también es una predicción directa de los modelos asociativos, en los que la acumulación de fuerza asociativa en el lazo que une las representaciones mentales de la causa (o el EC) y el efecto (o el EI) se supone gradual, como veremos enseguida. Dado que el juicio (o la RC) se considera un reflejo de la capacidad adquirida de la causa (o EC) para activar la representación mental del efecto (o EI), dicho juicio, al igual que la RC, deberá ser una función directa de la fuerza asociativa. Las similitudes entre el aprendizaje causal humano y el condicionamiento animal llevaron al estudio intensivo de efectos similares a los encontrados en aprendizaje animal tales como competencia entre claves, bloqueo y ensombrecimiento (Kamin, 1968 en condicionamiento animal citado en Domjam, 2003 y Maldonado, 2002; y véase también, Chapman y Robbins, 1990 en aprendizaje causal entre otros citado en Pineño *et al.*, 2007). De forma general se ha demostrado que los estímulos mejor predictores tienden a ensombrear, bloquear o impedir el aprendizaje de las claves menos predictores independientemente de su contingencia objetiva. Esto ocurre porque, dado que poseemos un procesador de capacidad limitada, atender a los mejores predictores permite ampliar nuestra capacidad de aprendizaje y la supervivencia en nuestro medio ambiente, aun a costa de sesgos en nuestro procesamiento y de suprimir o no aprender sobre información más o menos relevante. Esto implica que una vez que tenemos una clave o causa de un determinado efecto, ya no prestamos demasiada atención, ni aprendemos sobre otras posibles claves. Por ejemplo, si nos funciona un determinado fármaco, elegimos siempre ese, como ocurre cuando tenemos un dolor de cabeza y algunos usan ibuprofeno, otros paracetamol, aspirina, y así sucesivamente. Igual ocurre entre científicos, cuando se aferran a una determinada teoría científica. Como veremos a continuación, los fenómenos de competencia entre claves se han usado como una prueba más de que un mecanismo asociativo sería el mecanismo responsable y explicativo del aprendizaje causal, de forma similar a como ocurre en el condicionamiento.

Todos los efectos anteriores, sobre todo la curva de aprendizaje, pueden ser explicados de forma sencilla desde el modelo asociativo más conocido

(Rescorla y Wagner, 1972, citado en Domjam, 2003, y Maldonado, 2002), en el que el aprendizaje se refleja en el reforzamiento de la asociación entre las representaciones del EC (la causa) y el EI (el efecto) con los sucesivos emparejamientos de uno y otro. La fórmula matemática que define este proceso se expresa como sigue:

$$\Delta V_A = \alpha\beta(\lambda - \sum_i V_i)$$

Dicha ecuación implica que el incremento en fuerza asociativa (para la clave/causa A) que se produce en un ensayo (ΔV_A) depende de tres factores diferenciales:

- a) En primer lugar, por la *diferencia* entre la fuerza asociativa máxima que la conexión puede soportar y la acumulada por todas las claves presentes en un ensayo ($\lambda - \sum V$). Esta diferencia va reduciéndose progresivamente, lo que explica el proceso de adquisición y mantenimiento.
- b) En segundo lugar, la rapidez de dicha progresión está determinada por la saliencia perceptiva de dicha clave (α) y el valor motivacional del EI (β), lo que permite explicar cómo en función del tipo de condicionamiento (parpebral, salivar, de miedo...) el aprendizaje es más o menos rápido en función del valor de dichos parámetros.
- c) Por último, el aprendizaje sobre cada una de las claves presentes en la situación depende no solo de su fuerza asociativa, sino del $\sum V$ de todas las claves presentes en cada ensayo. Según el modelo, dado que durante el proceso de aprendizaje la fuerza asociativa disponible es limitada y que debe repartirse entre todas las claves presentes en el momento del condicionamiento, se establece una «competencia» entre todas ellas, de forma que si alguna alcanza mayor fuerza (p. ej.: porque ha sido más veces asociada al reforzador), el resto no podrá adquirir fuerza asociativa, siendo «bloqueadas» o «ensombrecidas» por la clave mejor predictora en esa situación, lo que permite explicar los efectos de competencia entre claves, cuyo estudio excedería los límites de este

capítulo.

El modelo de Rescorla y Wagner sin embargo, se encuentra con dificultades importantes para explicar efectos consistentes del condicionamiento (como la inhibición latente o irrelevancia aprendida), así como del aprendizaje causal (como el efecto de retroevaluación, entre otros). La principal razón es que este modelo no tiene en cuenta el efecto de otro tipo de mecanismos que no sean meramente asociativos e ignora el efecto de la atención en el caso de la inhibición latente, o de la memoria y la necesidad de integración de todas las experiencias pasadas, en el caso del aprendizaje causal en humanos. Además, como veremos en un apartado posterior, los modelos asociativos se enfrentan a otros problemas que son difíciles de superar: la sensibilidad de los juicios a la direccionalidad causal y los efectos de actualización de creencias. Estas dificultades han limitado el alcance de los modelos asociativos como único mecanismo plausible del aprendizaje causal.

Con todo, el problema fundamental de los modelos asociativos es que no son capaces de una verdadera inferencia causal, y por tanto no son lo suficientemente flexibles para explicar el aprendizaje causal humano, dado que la mera correlación no implica necesariamente causalidad, como todos sabemos por la existencia de correlaciones espurias. Todo el mundo sabe cómo se intentó demostrar científicamente la superioridad de la raza blanca sobre la negra mediante el uso de test de inteligencia. Pero, como es evidente, dichos estudios estaban sesgados porque se usaban pruebas sacadas del contexto educativo de los niños blancos y además estos niños tenían mayor atención y medios económicos que los niños negros, lo que suponía la existencia de una mejora de rendimiento de los niños, no por razón de capacidad intrínseca de cada raza, sino por el medio ambiente en el que vivían y los test usados para medir la inteligencia. Por tanto, no se trataba de una relación causal o científica, sino de una mera correlación espuria. En resumen, la capacidad humana de «representaciones mentales» que van más allá de la mera asociación ha ampliado el campo de investigación y teórico del aprendizaje y la necesidad de modelos más complejos y flexibles, como veremos en el siguiente apartado.

3.2 Neurociencia y aprendizaje causal

En los últimos años, la neurociencia también ha dirigido su atención hacia los mecanismos del razonamiento y la atribución causal. Durante algún tiempo, se pensó que los fenómenos propios de este campo eran demasiado complejos, o de un nivel de abstracción demasiado alto, para el nivel de análisis en el que se trabaja con las técnicas que permiten observar el funcionamiento del cerebro. Sin embargo, el rigor metodológico y las mejoras en los diseños de investigación con que la Psicología del Aprendizaje ha dotado al estudio del razonamiento causal han permitido una incorporación progresiva de las técnicas de imagen y localización cerebral (fundamentalmente RMf y potenciales evocados) a su estudio. Estos intentos se han dirigido, por una parte, a demostrar que los correlatos cerebrales del aprendizaje causal cumplen los principios básicos del modelo asociativo y, por otra, a demostrar su insuficiencia.

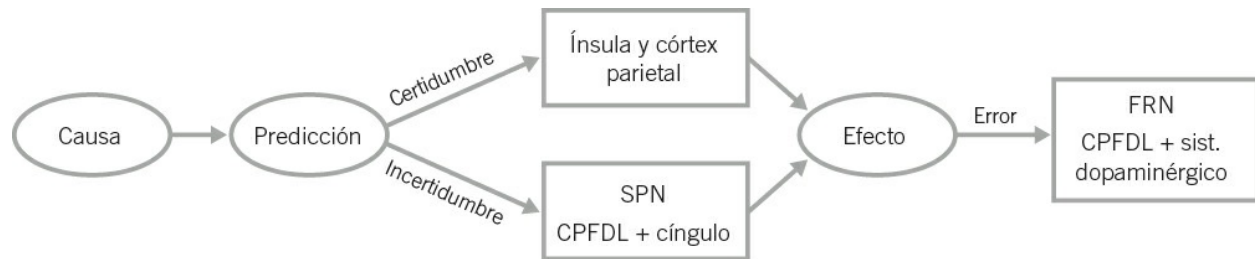
En estudios recientes, usando tareas estándar de aprendizaje causal (p. ej.: tarea del alergólogo en la que se presenta una causa —alimento o medicamento— y el participante debe predecir si ese paciente ficticio sufrirá o no una reacción alérgica —efecto—, véase figura 9.3), se ha analizado un componente electroencefalográfico asociado al *feedback*, el FRN (*Feedback-Related Negativity*). Este potencial evocado, que aparece aproximadamente 200 ms tras la presentación del *feedback*, se manifiesta como una deflexión negativa intensificada en los ensayos en los que una predicción resulta errónea, esto es, en los que el *feedback* contradice la predicción realizada previamente. Si el FRN se interpreta como una medida de la sorpresa que produce el *feedback*, esto es, como un indicador de la discrepancia entre el resultado observado y el predicho ($1 - \sum V$, según el modelo de Rescorla y Wagner), este dato puede interpretarse como consecuencia del aprendizaje —o adquisición de fuerza asociativa— sobre la causa como predictor de la consecuencia, que deja de cumplirse y, por tanto, produce mayor activación que cuando se produce un acierto. Por tanto, el FRN (*Feedback-Related Negativity*) sería una prueba de que el error de predicción es codificado en el cerebro, y de que su magnitud se corresponde con las predicciones básicas del modelo asociativo estándar. Estos datos refuerzan las conclusiones de

estudios previos realizados con resonancia magnética funcional (véase Fletcher *et al.*, 2001), que relacionaron la actividad localizada en el córtex prefrontal dorsolateral con la magnitud del error de predicción, computado de acuerdo con el algoritmo asociativo básico, que según datos recientes parecen depender de circuitos dopaminérgicos.

A pesar de esta acumulación de datos favorables al modelo asociativo estándar, existe evidencia complementaria que parece demostrar su insuficiencia. Por ejemplo, un estudio realizado en nuestro laboratorio (Catena *et al.*, 2011) analizó un componente denominado ERP que consiste en la actividad electroencefalográfica previa al *feedback*, esto es, entre la predicción del sujeto y la ocurrencia del resultado, en una tarea causal simple análoga a la antes comentada (véase figura 9.4). De forma estándar, el SPN se vincula con la «expectativa del resultado», esto es, debe interpretarse como la reactivación asociativa de la representación mental del resultado provocada por la presencia de la clave. De hecho, hay evidencia que parece indicar que la localización del SPN podría depender de la naturaleza, no solo perceptiva, sino también emocional del resultado esperado.

En la tarea de aprendizaje causal del estudio de Catena *et al.* (2011), en una condición contingente, la causa tenía una contingencia positiva y era fuertemente predictiva del efecto, de tal manera que la presencia de la causa anunciaba la presencia del efecto en un 75% de los ensayos. En la condición de incertidumbre sin embargo, la contingencia era nula, dado que la presencia de la causa era independiente del efecto, de tal manera que el efecto no podía ser predicho en función de la presencia o ausencia de la causa.

Figura 9.3 Estudio neurocientífico del efecto de *Stimulus Preceding Negativity* (SPN) y *Feedback-Related Negativity* (FRN) en el aprendizaje causal y probables estructuras implicadas



Según el modelo asociativo básico, la ausencia de contingencia debería producir ausencia de aprendizaje, esto es, la no acumulación de fuerza asociativa entre causa y efecto; por tanto, si el SPN es el resultado de la reactivación asociativa del efecto (expectativa), su magnitud debería ser menor que en la condición de contingencia positiva. En contra de dicha predicción asociativa, los datos mostraron una relación directa entre la magnitud del SPN y el nivel de incertidumbre del resultado que está por llegar, de forma que en esta última condición la activación era superior a la primera. Mucho más importante aún, en la condición de contingencia positiva, la magnitud del SPN estaba directamente correlacionada con la actividad en la ínsula y el córtex parietal, lo que concuerda con la posible reactivación asociativa de las propiedades perceptivas y evaluativas del resultado. Por el contrario, en la condición de alta incertidumbre, la magnitud del SPN correlacionaba directamente con la actividad de córtex prefrontal dorsolateral y cíngulo anterior. Esta mayor actividad prefrontal asociada a la incertidumbre del resultado no puede deducirse del modelo asociativo básico y parece indicar la existencia de actividad mental específica derivada de la percepción de incertidumbre. Nuestra interpretación es que dicha actividad refleja los intentos del sujeto para predecir el resultado sobre la base de hipótesis complejas, una vez que un mecanismo de más bajo nivel (probablemente asociativo) ha fracasado en predecir consistentemente el resultado.

La segunda familia de trabajos que muestran la insuficiencia del modelo asociativo se basa en la diferente actividad mostrada por el cerebro en tareas asociativas con contenido causal y en tareas análogas pero sin contenido

causal. En otras palabras, estos trabajos pretenden mostrar que la interpretación causal por parte del sujeto de la coocurrencia entre causa y efecto, requiere de actividad cerebral que va más allá de la producida por la mera captación de la contingencia en términos puramente predictivos. Por ejemplo, en un trabajo de Satpute y cols. (2005) a los participantes se les presentaba una serie de pares de palabras y se pedía una decisión sobre si las dos palabras estaban asociadas (condición asociativa) o sobre si estaban relacionadas causalmente (condición causal). Se analizó la actividad cerebral producida por ambas condiciones y se observó que un buen número de áreas corticales se activaban de forma similar para las dos. Sin embargo, la activación del córtex prefrontal dorsolateral izquierdo y del precuneus derecho era exclusiva de la condición causal. Nótese que esta diferencia no hace referencia al aprendizaje de las relaciones, sino a la representación y reactivación de dichas relaciones; por tanto, estos resultados demostrarían la existencia de mecanismos de aprendizaje parcialmente comunes y, a la vez, parcialmente diferenciados.

Por último, los estudios centrados en tareas de codificación muestran datos similares. Por ejemplo, Fugelsang y Dunbar (2005) generaron en sus participantes creencias causales mediante el uso de instrucciones y, posteriormente, expusieron a esos mismos participantes a una serie de ensayos en los que una causa y un efecto estaban relacionados con una contingencia congruente o incongruente con la creencia causal previamente establecida. Sus datos mostraron que la información estadística coherente, esto es, meramente acumulativa, activaba el giro parahipocampal y el núcleo caudado (estructuras vinculadas al aprendizaje). Por el contrario, la información incoherente con la creencia previa activaba de forma diferencial el córtex cingulado anterior y el córtex prefrontal dorsolateral (actividad cerebral relacionada con la detección de conflicto y la reubicación de recursos atencionales), como veíamos antes en la condición de incertidumbre tras un error, analizando el SPN y el FRN respectivamente (figura 9.4). Ello quiere decir que, durante la codificación, la información covariacional se está interpretando en términos causales o, más concretamente, en el marco de un modelo causal de orden superior.

En resumen, existe ya suficiente evidencia para hacerse una idea general

de la relación que existe entre aprendizaje causal y actividad cerebral (véase la figura 9.3). Primero, un mecanismo asociativo por defecto parece ser responsable, por una parte, de la captación de relaciones de coocurrencia en el entorno, y por otra, de la generación de predicciones más o menos automáticas a partir de las claves presentes en el ambiente. Tal mecanismo está dirigido por el error de predicción y, probablemente, es sensible a procesos de competición entre claves o causas. Sin embargo, cuando dicho sistema por defecto fracasa en la predicción de acontecimientos importantes, la incertidumbre que ello genera parece motivar a las personas a poner en marcha mecanismos alternativos que sean capaces de captar relaciones de naturaleza compleja. Por último, en la interpretación causal de dichas relaciones, bien por procesos de razonamiento, bien por procesos de percepción causal directa, también requiere la puesta en marcha de mecanismos cerebrales específicos, cuyo estudio representa una más de las tareas pendientes y más interesantes en Aprendizaje y Neurociencia. Todo ello implica la necesidad de mecanismos cognitivos que van más allá de la mera asociación para explicar el aprendizaje causal y que analizaremos con más detalle en el siguiente apartado.

3.3 Arquitectura cognitiva del aprendizaje causal: de la asociación a la cognición

En los últimos años, nuevos fenómenos en el aprendizaje causal en humanos han ampliado la investigación teórica y aplicada de la Psicología del Aprendizaje. Desde esa perspectiva, nuevos efectos cuyo estudio excedería los límites de este capítulo (véase citados todos ellos en Perales y Catena, 2006; Pineño, 2007, para una revisión amplia en castellano) como la reevaluación retrospectiva de las relaciones causales en función de nuevas experiencias (Dickinson, 2001), la influencia del modelo mental y la direccionalidad causal en los fenómenos de validez predictiva (Waldman, 2000), el efecto de la frecuencia del juicio (Catena, Maldonado y Cándido, 1998) y de las creencias previas durante el aprendizaje causal (Fugelsang *et al.*, 2003, Perales *et al.*, 2007) o las condiciones necesarias para extraer una relación causal de la mera correlación percibida (Lien y Cheng, 2000), han

generado un nuevo tipo de teorías que distinguen entre *el mero cálculo de la contingencia y/o fuerza asociativa* (ya sea mediante un algoritmo basado en reglas estadísticas, como la regla DP, o en mecanismos asociativos), y *el proceso de integración y atribución causal*, que sería un segundo proceso de más alto nivel y que subyace siempre a la emisión de un juicio de causalidad (De Houwer & Beckers, 2002, citado en Perales y Catena, 2006). Desde esta nueva perspectiva, la pregunta fundamental sería: *¿qué se necesita para llegar a una atribución o juicio de causalidad?*

Antes de responder a esta cuestión, imaginemos un ejemplo de las muchas ocasiones en las que nuestra decisión y conducta está dirigida por una previa creencia causal que ilustra la relación entre aprendizaje causal y toma de decisiones. Imaginemos que tenemos un dolor de cabeza, acidez y dolor de estómago o una inflamación de la rodilla por un golpe. En cada caso, tomamos fármacos específicos para el dolor —una aspirina, paracetamol o ibuprofeno para el dolor de cabeza, un antiácido ante el ardor de estómago o aplicamos una pomada antiinflamatoria en la rodilla dolorida—, guiados por una «creencia causal» común: que «el fármaco producirá mejoría». Pero dicha conducta también está guiada seguramente por nuestra propia «experiencia previa» según la cual, en situaciones anteriores similares, hemos comprobado que efectivamente esos fármacos producen mejoría, sin efectos secundarios adversos, lo que lleva a cada persona a decidirse por ibuprofeno, aspirina, paracetamol o nolotil, cuando tiene un dolor de cabeza. Evidentemente, la nueva evidencia adquirida tras esta nueva experiencia nos llevará a corroborar o no nuestras creencias previas, para dirigir nuestra conducta en el futuro. De forma similar, cuando vamos a un supermercado normalmente compramos un tipo de detergente o comida al que estamos acostumbrados, a no ser que veamos nuevas ofertas que cuestionen nuestras creencias y nos hagan reevaluar nuestra experiencia previa. Si al final «decidimos» comprar el nuevo producto, la nueva experiencia con este producto nos llevará a «revisar nuestras creencias» y nos ayudará a decidir en el futuro si volvemos a comprar este producto nuevo o aquel al que estábamos acostumbrados.

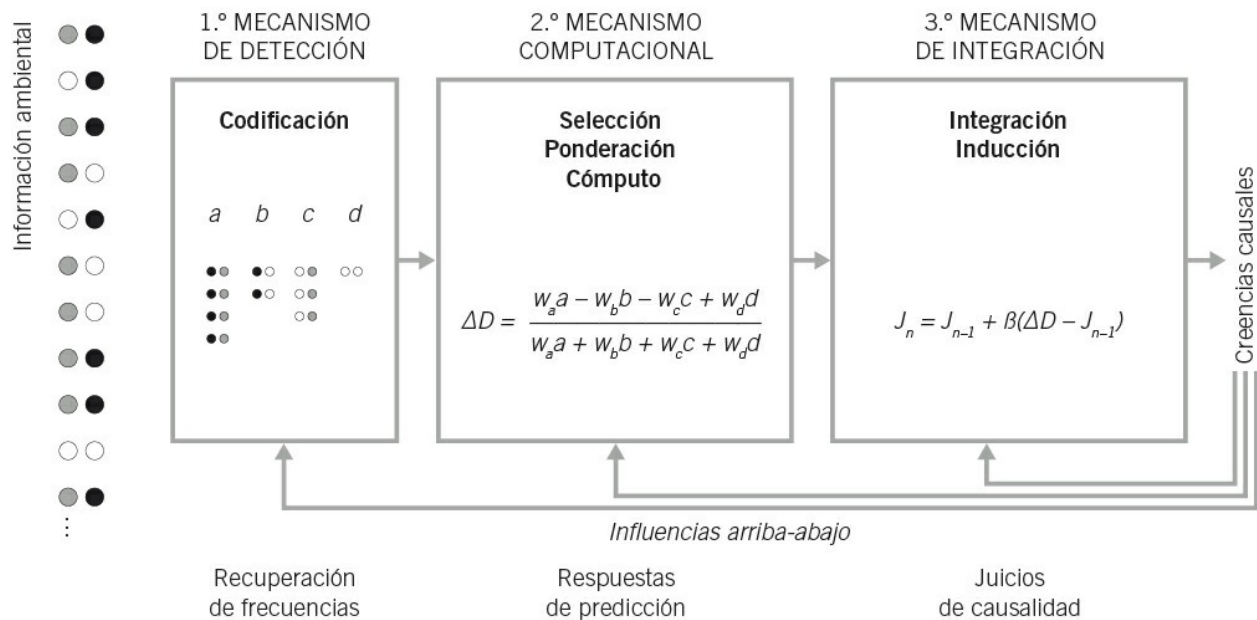
Es interesante constatar que el razonamiento científico funciona de una manera similar (Fugelsang *et al.*, 2004). Antes de realizar un experimento

que reproduce el papel de la «experiencia directa», un científico siempre tiene una teoría que pretende probar o verificar, lo que en la práctica representa un sistema previo de «creencias causales». Por tanto, en el conocimiento científico —como en el conocimiento causal—, el modelo mental teórico —sistema de creencias previas— dirige la «experimentación» —experiencia directa—, cuyos resultados servirán para confirmar o refutar la teoría —creencia previa—. Lo cual no quiere decir que siempre seamos racionales, dado que experimentalmente se ha demostrado la existencia de diferentes sesgos psicológicos a la hora de aceptar y valorar nuevos resultados, para integrar el conocimiento nuevo adquirido a través de la «nueva experiencia o experimentos». Entre otros, está suficientemente demostrada la existencia de un «sesgo confirmativo» entre los científicos, que les lleva a integrar y asumir fácilmente los resultados cuando confirman sus teorías previas. Sin embargo, les resulta difícil admitir e integrar —y por tanto, modificar la teoría—, cuando los resultados son contrarios (Fugelsang *et al.*, 2004). Del mismo modo, se ha demostrado experimentalmente cómo en la detección de relaciones causales damos mucho más valor a los casos confirmatorios (ensayos tipo «a», donde la causa va seguida del efecto y que generan un importante incremento de nuestra creencia causal previa), que a los casos negativos (ensayos tipo «b» y «c», en los que solo la causa o el efecto aparecen, y que deberían decrementar nuestra creencia causal previa de la misma manera, pero lo hacen siempre con un menor peso; y ensayos tipo «d», que apenas se valoran positivamente). Lo anterior permite explicar la aparición de nuevos fenómenos como la «ilusión de control» en situaciones de contingencia nula (p. ej., cuando la causa y el efecto no están relacionadas, como ocurre con curanderos, efectos placebo, etc.). Dicho sesgo depende de la mayor o menor densidad del efecto en presencia de la causa —ensayos tipo «a»—, lo que parece demostrar la mayor incidencia y peso de este tipo de ensayos a la hora de establecer creencias causales o confirmar creencias previas, como ocurría también entre científicos cuando los resultados son confirmatorios (véase Pineño *et al.*, 2007, para una revisión reciente en castellano de este y otros efectos).

A partir de lo anterior, la cuestión psicológica fundamental sería: «¿cómo se adquieren esas creencias causales y cómo se modifican?». La respuesta a

esta cuestión parte de una arquitectura cognitiva explicativa del aprendizaje causal en nuestro propio medio ambiente, que parece implicar, al menos, tres tipos de mecanismos como sugiere la figura 9.4.

Figura 9.4 Arquitectura cognitiva del aprendizaje causal, según el modelo de revisión de creencias (Catena *et al.*, 1998; Maldonado *et al.*, 2007)



A) El mecanismo de detección

En primer lugar, se necesita la existencia de un mecanismo capaz de atender, codificar y almacenar los elementos sobre los que construir nuestra creencia causal. Hemos demostrado previamente la capacidad de los individuos para tener en cuenta el tipo de sucesos o «ensayos» que posibilitan e influyen los juicios de causalidad en múltiples situaciones, tareas y efectos de aprendizaje, según la ley de la contingencia (p. ej.: ensayos tipo «a», «b», «c» y «d» en los que la «causa» —el fármaco en nuestro ejemplo previo— y el «efecto» —la mejoría— han podido estar o no presentes). Asumimos por tanto la existencia de un mecanismo básico previo (que se basaría en procesos atencionales y de memoria, cuyo estudio excedería los límites de este capítulo) capaz de «codificar» dicha información para ser almacenada en la «memoria», posiblemente en forma de «frecuencias de cada tipo de ensayos ordenados episódicamente». Así, podemos recuperar dicha información cuando necesitamos establecer una nueva creencia causal previa a nuestra conducta, lo que implica la existencia de otros mecanismos más relacionados directamente con el aprendizaje.

B) *El mecanismo de computación*

En apartados anteriores, hemos demostrado la necesidad de un mecanismo capaz de establecer el grado de relación entre «causas y sus efectos» en diferentes escenarios causales, basado en la capacidad para aprender dichas relaciones a través de la experiencia directa. La existencia de efectos tales como adquisición, validez predictiva y competición entre claves e ilusión de control, entre otros, ha generado una intensa discusión sobre si un mecanismo «asociativo» basado en un operador lineal (como la regla de Rescorla y Wagner, 1972 para explicar el condicionamiento clásico) puede tener mayor potencia explicativa y predictiva, que una regla computacional meramente estadística y objetiva, como la regla ΔP (Perales y Catena, 2006).

En cualquier caso, parece que según estudios de metaanálisis recientes (Perales & Shanks, 2007), una regla estadística que tenga en cuenta la diferente ponderación de los tipos de ensayos, en función de la fuerza subjetiva asignada a cada uno de ellos (de forma que $a > b \geq c > d$, como sugieren efectos como el sesgo confirmativo y la ilusión de control), y que además se base en el cálculo de la evidencia confirmativa (ensayos a y d) frente a la evidencia disconfirmatoria (ensayos «b» y «c»), es decir, una regla ΔD ponderada condicional (véase figura 9.4), como la propuesta por el modelo de revisión de creencias entre otros (Maldonado *et al.*, 1999, citado en Maldonado *et al.*, 2007) es la regla que mejor predice los juicios de causalidad, tomando en consideración todos los trabajos en los que se han utilizado juicios de causalidad como variable dependiente en experimentos de aprendizaje causal en humanos.

C) *El mecanismo de integración de información*

La investigación más reciente (sobre todo, a partir del modelo del «Poder Causal», Cheng, 1997, citado en Maldonado *et al.*, 2007 y Perales y Catena, 2006) y la evidencia intuitiva y experimental de que las relaciones causales no se reducen a meras relaciones de covariación o correlaciones estadísticas entre causas y efectos, sino a la existencia de un «mecanismo causal» capaz de explicar por qué y cómo una «causa» produce un «efecto», llevó a la propuesta de que el «modelo causal mental» sobre la relación de causalidad entre una causa específica y su posible efecto en cada contexto o escenario

causal, dirige la «ponderación» de la fuerza de la «experiencia directa» y la «creencia causal», expresada en el juicio final de causalidad.

Según dicha propuesta, la existencia de ese modelo mental posibilita que el individuo sea capaz de diferenciar correlaciones espurias de auténticas relaciones causales; por ejemplo, todo el mundo sabe que el sonido de una sirena siempre precede a la aparición de una ambulancia, pero nadie piensa que la sirena sea una causa de dicha aparición. Del mismo modo, muchos trabajos e investigaciones científicas se basan en meras correlaciones que en múltiples casos han dado lugar a teorías incorrectas, como en los estudios mencionados sobre la supuesta superioridad intelectual de la raza blanca. Por tanto, es imprescindible la existencia de un «mecanismo superior», que sea capaz de interpretar el tipo y grado de la covariación o asociación entre una posible causa y su efecto, para llegar a una creencia causal que permita entender el grado de relación causa-efecto en cada caso concreto. Las teorías más recientes sobre aprendizaje causal postulan que el conocimiento causal previo sería el marco de referencia que dirige incluso la propia detección y estimación de la posible covariación entre una causa y su efecto, de forma que la estimación o juicio causal final normalmente se basa más en las creencias previas que en la propia covariación. En otras palabras, acorde a algunas propuestas (Fugelsang y Thompson, 2003; Lien y Cheng, 2001, citados en Maldonado *et al.*, 2007, Perales y Catena, 2006), una creencia causal previa sobre la existencia de un mecanismo que une a una causa con su efecto, lleva al sujeto a aceptar fácilmente cuando la covariación o experiencia directa es coherente con dicha creencia, pero lleva a minusvalorar o incluso negar la covariación causa-efecto, cuando los resultados son contrarios a sus expectativas o creencias. Así se explicaría el «sesgo confirmativo» común entre científicos (explicado antes, Fugelsang *et al.*, 2004), o la existencia y permanencia de los «prejuicios sociales», que en muchos casos además están establecidos sobre correlaciones espurias, como la explicada anteriormente sobre la inteligencia racial, o la que pretenden imponernos ciertos medios sobre la existencia de una relación causal entre delincuencia e inmigración.

En suma, las relaciones entre «creencias previas» y «experiencia directa», no parecen ser tan simples y no puede explicarse por la actuación de un único

mecanismo, sea asociativo o computacional. Por tanto, sugieren la necesidad de *un mecanismo superior*, que logre la *integración* entre: a) las *creencias previas* —que en el modelo de revisión de creencias se resumen en el juicio de causalidad anterior $-J^{n-k}$ —, y b) la *nueva evidencia* —NE— adquirida a partir de dicho juicio mediante la actuación del *mecanismo de cálculo*. Esta integración generará una nueva creencia — J — que se almacena en la memoria de referencia y que se irá revisando en función de experiencias posteriores, como sugiere el modelo de revisión de creencias y demuestra la investigación más reciente en aprendizaje causal con humanos (véase Perales y Shanks, 2011, *Open Journal of Psychology*, monográfico de aprendizaje causal y toma de decisiones).

Como conclusión, el estudio del Aprendizaje Causal, fundamental para la toma de decisiones en nuestra vida diaria y para nuestra adaptación a un medio ambiente probabilístico tan complejo como el nuestro, ha supuesto la apertura de nuevas perspectivas de investigación básica y neurocientífica, el desarrollo de nuevas teorías del aprendizaje y un enorme avance en nuestra comprensión del comportamiento humano, que representa el fin último y primordial de la Psicología del Aprendizaje.

Lecturas recomendadas

Balleine, B. W. (2005). Neural bases of food-seeking. *Physiology & Behavior*, 86, 717-730.
Domjam, M. (2003). *Principios del aprendizaje y la conducta* (5.ª ed.). Madrid: Thompson.
Maldonado, A. (2002). *Aprendizaje, cognición y comportamiento humano*. Madrid: Biblioteca Nueva.
Perales, J. C. y Catena, A. (2006). Human causal induction: A glimpse at the whole picture. *The European Journal of Cognitive Psychology*, 18, 277-320.

Referencias bibliográficas

Anderson, J. R. (ed.) (1996). *Learning and Cognition*. Nueva York: J. Willey.
Catena, A., Perales, J. C., Megías, A., Cándido, A., Jara, E. y Maldonado, A. (2012) The Brain Network of Expectancy and Uncertainty Processing. *PloS one* 7 (7), e40252.
Evans, J. St. B. T. (2011). *Thinking Twice: two minds in one brain*. Oxford University Press.
Fletcher, P. C. *et al.* (2001). Responses of human frontal cortex to surprising events are predicted by formal associative learning theory. *Nature*, 4, 1043-1048.

- Fugelsang, J. y Dunbar, K. (2005) Brain-based mechanisms underlying complex causal thinking. *Neuropsychologia*, 43 (2005), 1204-1213.
- , Stein, C. B., Green, A. E. y Dunbar, K. N. (2004). Theory and data interactions in the scientific mind: Evidence from molecular and the cognitive laboratory. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 58, 86-95.
- Maldonado, A., Catena, A., Perales, J. C. y Cándido, A. (2007). Cognitive Biases in Human Causal Learning. *The Spanish Journal of Psychology*, 10, 242-250.
- Moore, J. M. (ed.) (2002). *A neuroscientist's Guide to Classical Conditioning*. Nueva York: Springer.
- Perales, J. C. y Shanks, D. R. (eds.). (2010). Causal learning beyond causal judgment. *The Open Psychology Journal*, vol. 3.
- Pineño, O., Vadillo, M. A. y Matute, H. (eds.) (2007). *Psicología del aprendizaje*. Badajoz: Abecedario.
- Satpute, A. B. et al. (2005). An fMRI study of causal judgments. *European Journal of Neuroscience*, 22, 1233-1238.

10. Procesamiento del lenguaje

Manuel Carreiras, Albert Costa, Fernando Cuetos,
Manuel Perea y Núria Sebastián Gallés

1. Introducción

La investigación sobre el lenguaje es una empresa compleja. Los últimos años han sido testigos de un esfuerzo importante desde varias disciplinas, como la lingüística, la psicología, o las neurociencias, para intentar entender los mecanismos cognitivos que subyacen en la capacidad humana para aprender, comprender y producir el lenguaje. El programa de investigación actual representa pues la fusión de formulaciones provenientes de estos campos. Este es un ámbito intrínsecamente multidisciplinar y no es concebible en estos momentos la realización de trabajos en la frontera del conocimiento sin un dominio amplio de estos tres ámbitos.

Otro rasgo distintivo del trabajo en este campo es la necesidad de disponer de corpus lingüísticos y de bases de datos adecuadas para la selección de los estímulos, elemento clave para un buen control experimental. Un instrumento que ha resultado de gran ayuda para los investigadores ha sido el léxico informatizado del español (LEXESP; Sebastián-Gallés, Martí, Carreiras, y Cuetos, 2000), basado en el diccionario de frecuencias de Alameda y Cuetos (1995), así como programas que permiten el conteo de similitud ortográfica/fonológica como B-Pal (Davis y Perea, 2005). Todas estas bases de datos y programas han sido recientemente reemplazadas por la aplicación ESPAL (Duchon *et al.*, en prensa), que cuenta con una base de más de 300 millones de palabras. Se trata de una base on-line, de acceso público gratuito, que permite tanto la extracción de un amplio abanico de palabras que tengan ciertas características léxicas/subléxicas, como la obtención de las variables léxicas/subléxicas de listados de palabras.

Por otra parte, y de manera similar a lo que ha ocurrido en otros ámbitos,

la irrupción a finales del siglo xx de las técnicas de neuroimagen ha permitido complementar los modelos ya desarrollados en la psicolingüística con nuevos datos acerca del sustrato neural. Dichos datos, en algunas ocasiones, han supuesto poder explorar dominios que los métodos conductuales y de lesiones no permitían.

En las páginas que siguen realizaremos una revisión panorámica de los principales ámbitos de investigación y de los retos con los que se enfrenta la investigación sobre cómo el ser humano aprende y usa el lenguaje, tanto en su modalidad oral como escrita. En la exposición prestaremos especial atención a los hallazgos realizados en nuestro país en los diferentes ámbitos de investigación sobre el lenguaje: percepción del habla, producción, adquisición, lectura, bilingüismo y trastornos del lenguaje.

2. La percepción y comprensión del lenguaje

2.1 La percepción del habla

La mayoría de las personas creen ingenuamente que comprender lo que nos dicen es un proceso tan simple que prácticamente en el momento en el que las palabras salen de la boca de nuestro interlocutor ya sabemos qué quiere decir. Es algo tan sencillo que incluso un bebé, a pesar de pasar la mayor parte de su tiempo durmiendo, lo aprende con extraordinaria rapidez. Sin embargo, una breve reflexión sobre las dificultades con las que nos enfrentamos cuando escuchamos una lengua desconocida o cuando intentamos aprender una segunda lengua nos muestran que la tarea no es tan sencilla como a primera vista podría parecer. Tradicionalmente se ha considerado que la percepción del habla implica dos tipos fundamentales de problemas. En primer lugar, normalizar la señal: la variación entre hablantes o dialectos es enorme y los mismos fonemas pueden tener propiedades muy distintas. El segundo problema es el de segmentar la señal del habla. Al contrario de lo que ocurre cuando leemos, en el habla las palabras no están claramente delimitadas por pausas (o «espacios en blanco»), nuestro cerebro tiene que realizar complejos cálculos para poder determinar los límites. Las

lenguas difieren en qué sonidos pueden aparecer al principio y al final de las palabras, por ejemplo, en español, prácticamente no hay palabras que empiecen por el sonido que corresponde a la letra «ñ», por consiguiente cuando escuchamos una sílaba que contiene dicho sonido, nuestro cerebro predice que no estamos en el principio de una palabra. Estas restricciones no son universales, dado que sí que hay lenguas cuyo vocabulario incluye numerosas palabras que empiecen por el sonido representado por la letra «ñ». Las propiedades específicas de las lenguas moldean de manera importante la manera en la que los hablantes de las distintas lenguas perciben el lenguaje. Se ha propuesto qué mecanismos de «aprendizaje estadístico» (*Statistical Learning* en inglés) subyacen en las adaptaciones que los hablantes de las distintas lenguas aplican a la hora de percibir el lenguaje. Numerosas investigaciones han mostrado que el cerebro humano es una máquina formidable de cálculo de regularidades estadísticas, ya en los primeros meses de vida Saffran, Aslin y Newport (1996) mostraron que bebés de tan solo 8 meses de vida eran capaces de identificar palabras que aparecían en una secuencia artificial de sílabas sin pausas, tan solo calculando qué sílabas ocurrían con cuáles. Como se ha comentado, las lenguas tienen propiedades diferentes respecto a qué tipo de estructuras pueden aparecer al principio o al final de una palabra. Sebastián-Gallés y Bosch (2002) mostraron que bebés de 10 meses son sensibles a propiedades distintivas del catalán y del español, como por ejemplo, el hecho de que es común en catalán que las palabras terminen en más de una consonante, mientras que esto no ocurre prácticamente nunca en español. Toro, Pons, Bion y Sebastián-Gallés (2011) mostraron que los hablantes del catalán tienen en cuenta qué vocales pueden aparecer en determinadas posiciones de las palabras para establecer sus límites. Otra de las propiedades que distinguen las lenguas es la distribución del acento, por ejemplo, en inglés la mayoría de las palabras llevan acento en la primera sílaba, mientras que en español, la sílaba que suele acentuarse es la penúltima y en francés es la última sílaba. Distintas investigaciones realizadas conjuntamente por investigadores españoles y franceses han mostrado que tanto los bebés de 9 meses expuestos al francés, como los adultos franceses tienen dificultades a la hora de percibir las diferencias entre estímulos que solo difieren en el acento, como ocurre con las palabras

«cártel» y «cartel»; mientras que para los individuos (adultos o bebés) que conocen el español (o el catalán) no solo no tienen ninguna dificultad en percibir las diferencias, sino que también utilizan su conocimiento sobre la distribución del acento en español para segmentar la señal del habla e identificar las palabras; Dupoux, Pallier, Sebastián-Gallés y Mehler, 1997; Dupoux, Peperkamp y Sebastián-Gallés, 2001; Skoruppa *et al.*, 2009. Uno de los debates más intensos en este campo es el de si es el mismo tipo de cálculos el que aplica para el aprendizaje de las palabras (para lo que basta con calcular probabilidades condicionales de sílabas adyacentes) y para el aprendizaje de las reglas gramaticales (para lo que es preciso computar regularidades no adyacentes en el habla) o bien se trata de tipos de cálculos con naturalezas distintas. También aquí investigadores españoles han mostrado que es posible encontrar distintas evidencias para el cálculo de reglas y para la extracción de palabras, dichas evidencias se han obtenido utilizando métodos conductuales de la psicología experimental (Toro, Nespor, Mehler y Bonatti, 2008), como de la neurociencia cognitiva en forma de distintos componentes de potenciales evocados (de Diego Balaguer, Toro, Rodríguez-Fornells y Bachoud-Lévi, 2007).

Si en los años pasados una parte importante de los estudios se ha orientado a investigar cómo las propiedades específicas de cada lengua afectan a los mecanismos de percepción del habla, tanto en su vertiente de desarrollo (estudiando como los bebés ponen en pie las bases para el procesamiento del lenguaje), como en el estudio de la edad adulta, es de esperar que en los próximos años asistamos al desarrollo de los siguientes ámbitos de estudio. En primer lugar, el estudio de la variación va a reorientarse hacia la variación en el interior de una misma lengua: cómo nos enfrentamos a las variedades dialectales y como estas afectan a los mecanismos de aprendizaje de la primera lengua (Clarke y Garrett, 2004; Sebastián-Gallés, Vera-Constan, Larsson, Costa y Deco, 2009) o cómo identificamos palabras pronunciadas por múltiples locutores (Kraljic y Samuel, 2006). En segundo lugar, y en parte relacionada con la temática previa, la influencia de aspectos sociales va a tener un impacto considerable. Es evidente que la manera de hablar (accento, vocabulario, etc.) es un marcador social. No solamente los adultos somos muy sensibles a este tipo de información (Van Berkum, Holleman,

Nieuwland, Otten, y Murre, 2009), sino también los bebés lo son ya en los primeros meses de vida (Kinzler, Dupoux, y Spelke, 2007).

2.2 Reconocimiento visual de palabras

La habilidad para descodificar sin esfuerzo palabras escritas es clave para la vida diaria en nuestra sociedad «pensemos en las sensaciones que tenemos cuando viajamos a países cuya ortografía es totalmente distinta de la nuestra». Desde el punto de vista teórico, el estudio del reconocimiento de palabras escritas es especialmente relevante porque combina diferentes niveles de procesamiento lingüístico (ortografía, fonología, morfología, sintaxis, semántica), atencional (controlado, automático) y de almacenamiento/ recuperación de información en memoria.

El objetivo final es la implementación de un modelo universal de lectura y así poder comprender cómo el cerebro procesa las palabras impresas (Frost, 2012). Aunque la mayor parte de las investigaciones sobre reconocimiento visual de palabras y lectura se han realizado en inglés, en los últimos años ha habido una importante contribución desde otras lenguas con características ortográficas, fonológicas o morfológicas diferentes, entre las que destaca la investigación en español. En este sentido, prestaremos atención a tres fenómenos obtenidos en nuestro idioma que han tenido un impacto importante en la implementación de nuevos modelos de reconocimiento visual de palabras. Un primer efecto relevante, que fue observado originalmente en español, es el efecto de frecuencia silábica (Carreiras, Álvarez y de Vega, 1993). Dicho efecto se refiere a que el tiempo de identificación de una palabra compuesta por sílabas de alta frecuencia silábica era mayor que el de una palabra compuesta por sílabas de baja frecuencia silábica —presumiblemente vía la interferencia de los «vecinos» silábicos—. Cabe señalar que el efecto de frecuencia silábica ha sido replicado y extendido numerosas veces no solamente en lengua castellana, sino también en otros idiomas. La naturaleza del efecto de frecuencia silábica ha sido estudiada también desde la Neurociencia cognitiva. Barber, Vergara y Carreiras (2004) examinaron el curso temporal del efecto de frecuencia silábica empleando potenciales evocados relacionados con eventos (a los que

se les suele denominar simplemente «potenciales evocados» o ERP en sus siglas en inglés), mostrando efectos silábicos en los componentes P200 y N400 y efectos de frecuencia léxica en el componente N400. Siguiendo el patrón de datos conductuales, los efectos de frecuencia léxica y silábica fueron opuestos en la elicitación del componente N400, en el que las palabras con alta frecuencia silábica dieron lugar a la activación a un mayor número de candidatos léxicos que posteriormente dan lugar a una mayor competición léxica. Por su parte, Carreiras, Micheli y Price (2006) examinaron los correlatos neurales del efecto de frecuencia silábica empleando la técnica de la resonancia magnética funcional. Estos autores encontraron una disociación entre la activación provocada por la frecuencia silábica y la provocada por la frecuencia léxica, lo que sugiere de nuevo que no estamos ante un proceso unitario.

Un segundo fenómeno de relevancia en las dos primeras décadas del siglo XXI es el efecto de transposición de letras: una seudopalabra como «privamera» tiende a ser procesada inicialmente como «primavera», y podemos recordar un conocido *e-mail* viral que señalaba que el orden de las letras de una palabra es irrelevante siempre que la primera y última letra estuvieran en el orden correcto. Si bien este fenómeno tuvo su origen en estudios realizados en lengua inglesa hace más de 50 años, ha sido un tema retomado por investigadores españoles (Perea y Lupker, 2003, 2004; Perea y Carreiras, 2006). El efecto de transposición de letras falsifica los esquemas de codificación ortográfica de modelos influyentes como el de activación interactiva y el de doble ruta, en los que la identidad y la posición de las letras en una palabra se consideraban dimensiones integrales (McClelland y Rumelhart, 1981). Estos efectos no son específicos de las lenguas indoeuropeas, y han sido encontrados en ortografías de características tan diferentes como árabe, hebreo, japonés, o el tailandés. Finalmente, la flexibilidad del sistema de procesamiento visual de palabras a la hora de asignar la posición a las letras ha dado lugar a una nueva generación de modelos de reconocimiento de palabras que asumen que la codificación de las letras en las palabras es altamente flexible (modelo de codificación espacial: Davis, 2010; modelo de solapamiento: Gómez, Ratcliff y Perea, 2008, por citar dos modelos representativos).

El tercer fenómeno es el del procesamiento diferencial de vocales y consonantes durante el reconocimiento visual de palabras. Ningún modelo de reconocimiento visual de palabras otorga un papel diferencial a las vocales y a las consonantes, aunque existen distintas evidencias de que sí lo tienen en la percepción del habla (Cutler Sebastián-Gallés, Soler-Vilageliu y Van Ooijen, 2000; Pons y Toro, 2010, por citar dos trabajos en los que han intervenido investigadores residentes en España). De particular interés es un experimento de Carreiras, Gillon-Dowens, Vergara y Perea (2009) en el que encontraron evidencia conductual y neurofisiológica de que un ligero retraso (50 ms) en la presentación de dos consonantes en una palabra (p. ej., CHO O ATE) retrasa el acceso léxico en mayor medida que el retraso de dos vocales (CHOC L TE). Asimismo, Carreiras, Duñabeitia y Molinaro (2009) mostraron que había una respuesta diferencial temprana (a los 200 milisegundos) en una tarea de *priming* enmascarado cuando el estímulo prime contenía la secuencia de consonantes «csn» en «casino» que cuando contenía la secuencia de vocales «aea» en «arena». Finalmente, Carreiras y Price (2008) obtuvieron patrones de activación cerebral diferenciales para consonantes y vocales utilizando resonancia magnética funcional. En conjunto, estos estudios muestran que los modelos de reconocimiento visual de palabras han de tener en cuenta el estatus de si las letras que contribuyen a la misma son consonantes o vocales.

2.3 Comprensión de oraciones

Si bien el reconocimiento visual de palabras es un paso imprescindible para una lectura eficiente, la lectura requiere el ensamblaje de palabras en oraciones. Este ensamblaje no se realiza de forma lineal, sino que ocurre a través de dependencias gramaticales jerárquicas entre diversos constituyentes: sujetos, verbos, predicados, etc. Las diversas lenguas marcan las relaciones gramaticales entre diversos elementos de forma diferente. Por ejemplo, mientras que el orden de palabras juega un papel primordial en inglés, en español lo hace la concordancia. Además, la investigación sobre la adjunción de constituyentes en diversas lenguas es un elemento esencial como banco de pruebas para los modelos de procesamiento. En este sentido,

los resultados obtenidos inicialmente por Cuetos y Mitchel (1988) sobre el procesamiento de oraciones de relativo ambiguas con doble antecedente («Alguien disparó contra el criado de la actriz que estaba...») supuso un importante desafío para la universalidad de la teoría de la adjunción mínima (*Minimal Attachment*, en inglés Frazier y Fodor, 1978). El hecho de que los lectores españoles prefiriesen adjuntar la cláusula de relativo «que estaba...» al primer antecedente «el criado» iba en contra de las predicciones del modelo que tenía vocación universal, y en particular de uno de sus postulados, el cierre tardío (*Late Closure*, Frazier, 1987). La universalidad del procesamiento que postulan diversos modelos también ha quedado en entredicho con los experimentos realizados con cláusulas de relativo de sujeto y de objeto (p. ej., Betancort, Carreiras y Sturt, 2009; Carreiras *et al.*, 2010). Los diferentes modelos de procesamiento predicen una preferencia por las cláusulas de relativo de sujeto. Dicha preferencia se observó para las cláusulas de relativo de sujeto en español (Betancort *et al.*, 2009); sin embargo, en euskera se observó el efecto contrario: una mayor facilidad para el procesamiento de las cláusulas de relativo de objeto (Carreiras *et al.*, 2010). Este patrón específico para el euskera probablemente fue debido a características particulares de esta lengua, como la existencia de cláusulas de relativo pronominales (en español son posnominales) y a la ergatividad.

Con respecto a la concordancia, numerosos experimentos han explorado el papel que juega el género gramatical y las características como el número y la persona en los mecanismos de concordancia tanto en relaciones locales del tipo sujeto-verbo y artículo-nombre como en relaciones de larga distancia del tipo antecedente-pronombre. En diversos experimentos (p. ej., Garnham, Oakhill, Ehrlich y Carreiras, 1995, por citar un ejemplo) se ha puesto de manifiesto que para los lectores nativos de español el género gramatical juega un papel capital en el procesamiento de oraciones, tanto en las relaciones locales, como en las de larga distancia. Los resultados obtenidos sugieren que la asignación de pronombres a antecedentes puede realizarse mediante relaciones de género puramente formales. Ello no supone negar la contribución de elementos de alto orden, como ocurre en otras lenguas, como los estereotipos o la información conceptual (Carreiras y Gernsbacher, 1992). En cuanto a las relaciones de concordancia locales, se ha investigado en qué

medida el mecanismo de concordancia es ciego o sensible a las diferentes características (género, número y persona) involucradas en el proceso. Barber y Carreiras (2005) utilizaron un paradigma de violación de la concordancia y midieron los ERP. Encontraron efectos similares, una negatividad anterior izquierda (*Left Anterior Negativity*, LAN) y una P600 de magnitudes similares para la violación de género y de número. Asimismo, Carreiras *et al.* (2010) encontraron efectos similares de activación de violaciones de género y de número en el área de Broca. Sin embargo, estudios posteriores (Mancini, Molinaro, Rizzi y Carreiras, 2011a) mostraron diferencias en la señal de los ERP cuando compararon número y persona, mostrando que el proceso de concordancia no es ciego a las características involucradas en el mismo, tal como predice la teoría minimalista de Chomsky. Además, Mancini, Molinaro, Rizzi y Carreiras, 2011a han mostrado que otro de los postulados de la teoría minimalista como direccionalidad y la asimetría de las relaciones entre los elementos involucrados en las relaciones de concordancia no encaja con los datos obtenidos en español. En particular, Mancini *et al.* (2011b) utilizaron frases con patrones de falta de concordancia como «los periodistas trabajamos» que presentan una violación aparente, dado que el sujeto «los periodistas» (tercera persona del plural) se combina con el verbo «trabajamos» (primera persona del plural). La respuesta cerebral de los participantes ante este tipo de violaciones no se asemeja a la que se obtiene ante una típica violación de persona (un patrón N400/P600), lo que indica que no hay un procesamiento asimétrico con dirección sujeto-verbo, que predeciría dicho patrón de resultados.

3. Producción del habla

El estudio de los mecanismos implicados en la producción del lenguaje ha tenido un desarrollo más lento y reciente que el de otros temas relacionados con la psicolingüística. Esta situación también se ha dado en el contexto científico español, donde los estudios sobre percepción del lenguaje, lectura, adquisición, etc., han gozado de una especial atención por parte de nuestra comunidad científica. Tal vez sea por ello que la investigación en producción

del lenguaje puede considerarse un ámbito relativamente poco explorado en nuestro país.

Al igual que ocurre cuando comprendemos el lenguaje, a la hora de producirlo ponemos en juego una gran cantidad de procesos y/o representaciones: el sistema conceptual, la pragmática, el sistema atencional, la memoria procedimental, la memoria declarativa, al sistema motor, al sistema perceptivo, etc. (p. ej., Strijkers y Costa, 2013). Una coordinación de todos estos sistemas es fundamental para llevar a cabo una actividad tan aparentemente fácil como invitar a alguien a tomar una tapa de jamón.

Sin embargo, a diferencia de lo que ocurre en la percepción y la comprensión del lenguaje, la realización de aproximaciones experimentales es muy compleja. Manipular y controlar qué estímulos se presentan a los participantes de un estudio de percepción o comprensión es relativamente sencillo cuando lo comparamos con las dificultades que entraña el diseño de materiales que nos permitan el control experimental de los distintos tipos de mecanismos implicados en lo que un individuo dice en un momento en concreto. Es por eso que las primeras aproximaciones científicas a cómo interactúan estos mecanismos aprovechó que el sistema de producción del habla no siempre funciona correctamente, dando como resultado lo que se denominan errores espontáneos del habla. Primero recogiendo corpus de errores y después diseñando estudios en los que los errores son elicitados experimentalmente, se ha podido descubrir que el descarrilamiento del sistema de producción del habla no produce simplemente errores aleatorios, sino que tales errores parecen estar reflejando la estructura de las representaciones cognitivas implicadas en la producción del habla en general (p. ej., Fay y Cutler, 1977). En este sentido y, en el contexto español, cabe destacar el corpus de errores del español que ha servido para poner a prueba ciertas hipótesis translingüísticas (del Viso, Igoa y García-Albea, 1987, 1991; Hartsuiker, Anton-Mendez, Roelstraete y Costa, 2006). Rápidamente este tipo de investigación vino complementada por el estudio de la conducta verbal de pacientes con daño cerebral. La información obtenida a través de estudios de grupos o de casos únicos ha sido fundamental para constreñir los modelos actuales de producción del habla. De especial interés es la presencia de disociaciones en las capacidades lingüísticas de los pacientes, como por

ejemplo pacientes cuyos errores son semánticos vs. pacientes cuyos errores son de tipo fonológico (Rumel, Caramazza, Capasso y Miceli, 2005).

En los últimos 20 años, se ha adoptado un enfoque más experimental en el estudio de la producción del lenguaje, lo que ha dado lugar a dos fenómenos paralelos. Por una parte, se ha producido una explosión de paradigmas experimentales que permiten de una manera u otra elicitar actos de producción del habla en situaciones más o menos controladas. Uno de los problemas que estos paradigmas tienen que afrontar es lo que se ha venido en llamar el comportamiento exuberante de los hablantes. Esto es, por un lado se quiere que los hablantes produzcan actos del habla de la manera más natural posible, pero por otro lado se pretende que estos actos sean relativamente homogéneos para que permitan realizar un análisis fiable. Así, paradigmas como el de la denominación de dibujos, la repetición de palabras o frases, la descripción de escenarios, etc., permiten obtener respuestas más o menos homogéneas, aunque pagando el peaje de reducir la riqueza lingüística/conceptual propia de la producción del habla en entornos naturales. Además, en la mayoría de estos paradigmas se sitúa al sujeto experimental en un contexto de monólogo, mientras que la actividad propia y más frecuente de los actos de habla es el diálogo. Bajo nuestro punto de vista y, a pesar de los numerosos paradigmas presentados, una de las asignaturas pendientes de la investigación en la producción del habla es la de poder diseñar mejores tareas que permitan situar al hablante en un contexto más natural. Si no lo conseguimos, solamente llegaremos a descripciones muy limitadas de ciertos mecanismos de producción del habla, sin poder determinar cómo tales mecanismos interaccionan con otros procesos cognitivos.

El segundo fenómeno en relación con este enfoque experimental de las últimas dos décadas ha sido la adopción de ciertos modelos de producción del habla para guiar las hipótesis y predicciones experimentales (Rapp y Goldrick, 2000; Levelt, Roelofs y Meyer, 1999). Esta investigación guiada por la teoría tal vez no ha sido todo lo satisfactoria que inicialmente se esperaba y ha dado lugar a un gran número de estudios dedicados a contrastar hipótesis demasiado específicas acerca de diversos aspectos de sistema de producción del habla (Starreveld y La Heij, 1996; Mahon, Costa, Peterson,

Vargas y Caramazza, 2007). Este enfoque no ha sido del todo satisfactorio, en parte porque muchos de los predicados de las teorías con las que contamos en la actualidad no están necesariamente basados en investigaciones previas sino en intuiciones u observaciones relativamente informales. Tal vez sería necesario dar un paso atrás, y preguntarnos cuestiones que tal vez no tengan una gran relevancia teórica (al menos para las teorías actuales), pero que ayuden a presentar fenómenos sobre los cuales fundamentar nuevos modelos de una manera más informada.

En cierto modo este enfoque más experimentalista y menos constreñido por las teorías es el que se ha desarrollado en los estudios de producción del habla desde la Neurociencia cognitiva. En el ámbito de la Neurociencia cognitiva los estudios acerca de la producción del habla en comparación con otros aspectos del procesamiento del lenguaje también han tenido un desarrollo tardío, en parte debido a los problemas técnicos para filtrar las actividades motoras propias de los actos de habla. Sin embargo, estos problemas están siendo resueltos en la actualidad con lo cual es esperable que exista una mayor actividad investigadora en los próximos años que permita avanzar en el conocimiento de las bases cerebrales asociadas a la producción del habla. En este sentido, de particular interés será poder avanzar en la relación entre procesos más propiamente lingüísticos y otros procesos más de dominio general, como por ejemplo los procesos de control ejecutivo.

4. Trastornos del lenguaje

Los trastornos del lenguaje producidos por lesión cerebral han sido objeto de estudio por parte de los científicos desde hace más de 150 años. En concreto, se suele tomar como fecha de inicio el año 1861, cuando el cirujano y antropólogo francés Paul Broca publicó el famoso caso de Monsieur Tan, aquel paciente afásico que era incapaz de pronunciar una sola palabra pero entendía todo lo que se le decía y cuya autopsia mostró una lesión en el giro inferior del lóbulo frontal izquierdo. Pero en las últimas décadas, los trastornos del lenguaje se han convertido en una nueva metodología para estudiar el procesamiento lingüístico. Desde el trabajo pionero de Marshall y

Newcombe en 1973 en el que interpretaron los trastornos disléxicos de varios pacientes a partir de los modelos de lectura elaborados con sujetos sanos, los pacientes afásicos se han convertido en una nueva fuente de datos con la que poner a prueba los modelos psicolingüísticos. Desde esta perspectiva, denominada Neuropsicología cognitiva, se considera que el sistema de procesamiento lingüístico de los pacientes afásicos es similar al de los sujetos sanos, solo que alguno de sus componentes está dañado. En este sentido su conducta es el resultado del funcionamiento del sistema normal menos los componentes afectados. En consecuencia, los pacientes afásicos se convierten en una especie de experimento que la naturaleza nos proporciona para investigar el procesamiento del lenguaje. A través de estos pacientes se puede conocer el papel que juegan los distintos procesos dentro del sistema, algo que resulta muchas veces difícil de estudiar en los laboratorios con sujetos sanos normales.

Con la aparición de la Neuropsicología cognitiva muchos investigadores se han sentido atraídos por esta perspectiva, ya que permite investigar cuestiones difíciles de abordar en condiciones de normalidad. Algunas cuestiones como las disociaciones de procesos son mucho más evidentes con los pacientes afásicos. Por ejemplo, en el laboratorio no es fácil comprobar si procesamos de manera diferente los verbos y los nombres; sin embargo, basta con encontrar dos pacientes, uno incapaz de procesar los nombres pero que procesa con normalidad los verbos y otro incapaz de procesar verbos pero que procesa sin dificultad los nombres para poder concluir que esas categorías gramaticales requieren mecanismos distintos que dependen de áreas cerebrales diferentes. Y ciertamente muchos modelos han tenido que ser reformulados al no poder encajar datos de determinados pacientes. Por ejemplo, en los modelos originales de procesamiento léxico no se postulaba ninguna conexión entre el léxico fonológico y el léxico ortográfico. La publicación de casos de pacientes con sordera para el significado de las palabras que escriben de manera ortográficamente correcta al dictado palabras que no consiguen entender es una prueba evidente de esa conexión (Cuetos, 1998). Esos pacientes no pueden estar escribiendo por la vía subléxica porque entonces cometerían errores ortográficos, pero tampoco pueden estar escribiendo por la vía léxico-semántica porque no entienden el

significado de las palabras que están escribiendo. En consecuencia, la única posibilidad es a través de la conexión entre el léxico fonológico y el ortográfico.

También se han utilizado los datos de los pacientes para probar el complejo y difícil tema de la interactividad. Así Dell *et al.* (1997) sostenían que los pacientes afásicos suponen un apoyo al funcionamiento interactivo del sistema de producción oral, ya que cometen todo tipo de errores: semánticos, fonológicos, mixtos, etc. Eso se explica, según Dell *et al.* porque la activación de un nivel recibe influencias de los otros niveles (el nivel léxico del semántico y del fonológico, el semántico del léxico y el fonológico, etc.) y en consecuencia la lesión en uno de los niveles afecte al resto. De ahí que los errores sean similares independientemente de cuál sea el nivel afectado. Sin embargo, la publicación de pacientes que cometen un solo tipo de errores, semánticos en unos casos (Cuetos, Aguado y Caramazza, 2000) o fonológicos en otros (Caramazza, Papagno y Rumel, 2000) pone en entredicho el supuesto de interactividad.

En España, el estudio de los pacientes afásicos como forma de poner a prueba los modelos psicolingüísticos comenzó relativamente pronto, pues ya a finales de los años ochenta se publicaron algunos trabajos (ej., Valle y Cuetos 1989). Pero en la última década se ha incrementado de manera notable el número de investigadores dedicados a la Neuropsicología Cognitiva del Lenguaje. Así, se han publicado casos de trastornos en la comprensión oral (Caño *et al.*, 2010), producción oral (Cuetos, Aguado, Izura y Ellis, 2002), procesamiento sintáctico (Beretta *et al.*, 2001) y, sobre todo, se han publicado casos de trastornos afásicos en pacientes bilingües del castellano-catalán (Costa *et al.*, 2012). Pero el área en la que mayor número de investigaciones se han realizado es, sin duda, el de lectura por ser la que necesita un estudio específico en cada sistema ortográfico, puesto que los modelos elaborados para explicar el procesamiento lector en inglés podrían no ser aplicables al castellano, dadas las diferencias de transparencia ortográfica entre uno y otro. De hecho, Ardila (1991) afirmaba que la lectura en español es completamente diferente de la lectura en inglés, ya que en español, al no existir palabras irregulares, los lectores utilizan solo la vía de conversión grafema-fonema, y en consecuencia en español no se pueden

encontrar casos de dislexia profunda, un trastorno cuya principal característica es la comisión de errores semánticos en la lectura de palabras aisladas (ej., leer «ayer» por «mañana» o «monte» por «valle»). Sin embargo, después de que Ardila hiciese esa afirmación se han descritos varios casos de dislexia profunda en castellano (Cuetos y Labos, 2001). También se han descrito casos de dislexia fonológica (Cuetos, Valle y Suárez, 1996) y de dislexia visual (Cuetos y Ellis, 1999).

Un campo que en España está recibiendo mucha atención actualmente es el de los trastornos de lenguaje en las enfermedades neurodegenerativas, especialmente alzhéimer, párkinson y demencias frontotemporales. Y es que comprobar cómo se va desintegrando el lenguaje en estas enfermedades proporciona valiosa información sobre la organización y funcionamiento en los sistemas normales. Cómo van perdiendo las palabras los enfermos de alzhéimer a medida que la enfermedad progresa, comenzando por las que se han adquirido más tardíamente y resistiendo mejor las palabras que se aprendieron tempranamente a lo largo de la vida nos indica que el sistema léxico-semántico está organizado en torno a las primeras palabras aprendidas (Cuetos, Rodríguez-Ferreiro, Sage y Ellis, 2012). O la comprobación de que los pacientes de párkinson pierden antes los verbos que los nombres supone una evidencia de la separación de estas dos categorías gramaticales en el cerebro y de que los verbos dependen de redes neuronales frontales (Herrera, Rodríguez-Ferreiro y Cuetos, 2012). En el momento actual se está produciendo un cambio importante ya que están apareciendo estudios en los que se presentan datos de pacientes afásicos explorados con las técnicas propias de la neurociencia cognitiva.

5. Bilingüismo

A pesar de que, según datos de la UNESCO, la mayor parte de los seres humanos conocen más de una lengua, la inmensa mayoría de los estudios y modelos sobre la adquisición y el procesamiento del lenguaje se han llevado a cabo con individuos monolingües. Aunque definiciones de bilingüismo existen muchas, es útil considerar dos tipos fundamentales de poblaciones.

Por una parte, tendríamos los individuos para los que el uso de las dos lenguas forma parte de su vida cotidiana, en la mayoría de los casos porque viven en un entorno bilingüe (hogar o sociedad multilingüe); por otra parte, tendríamos los individuos que inician el aprendizaje de una segunda lengua, en la mayoría de los casos por cuestiones laborales. Aunque existen numerosas excepciones en ambos subtipos, la mayoría de los primeros se caracterizan por un aprendizaje temprano (en los primeros años de vida) e intenso, mientras que los segundos suelen tener un aprendizaje más tardío y muchas veces de menor intensidad. Ambos tipos no son excluyentes, como sería el caso de un individuo bilingüe gallego-castellano que aprendió ambas lenguas en su casa en la infancia y que alrededor de los 8 años empieza el aprendizaje del inglés en la escuela. La pregunta central en este campo ha sido siempre la de la existencia, o no, de un periodo crítico, esto es, si antes de una determinada edad es posible, o no, aprender una segunda lengua con igual dominio que la primera lengua, o dicho con otros términos, si los mecanismos que subyacen al aprendizaje de la primera lengua son o no los mismos que los mecanismos que subyacen al aprendizaje de una segunda lengua. Los datos que se han presentado en favor de una posición u otra son muy numerosos. Sin embargo, dado lo que actualmente sabemos acerca de cómo funciona nuestro cerebro, su desarrollo y plasticidad, planteamientos de este tipo corresponden a otra época. Dada la privilegiada situación lingüística de España, con más del 40% de la población viviendo en comunidades autónomas con dos lenguas cooficiales y el resto en una sociedad con solo una lengua oficial (datos del INE, 2012) no es de extrañar que la investigación en bilingüismo sea un ámbito especialmente floreciente.

Las aportaciones en el campo de la percepción del habla en individuos bilingües se han centrado tanto en el estudio de bebés que crecen en hogares bilingües, como en el estudio de poblaciones adultas. Los trabajos pioneros de Laura Bosch y Núria Sebastián en este campo se han constituido en un referente mundial. Estas investigadoras han publicado diversos trabajos en los que han mostrado que, contrariamente a lo que distintos autores sostenían, la diferenciación de lenguas en bebés que crecen en entornos bilingües, incluso en el caso de que las lenguas sean tan próximas como el catalán y el español, se produce de manera muy temprana (hacia los 4-5 meses de vida;

Bosch y Sebastián-Gallés, 2001). Tomados en su conjunto los trabajos sobre la discriminación de lenguas han mostrado que los bebés bilingües no solo no muestran un retraso con respecto a los bebés monolingües, sino que incluso son mejores que ellos en determinados contextos (Bosch y Sebastián-Gallés, 1997; Sebastián-Gallés, Albareda-Castellot, Weikum y Werker, 2012; Weikum *et al.*, 2007). Los resultados respecto a otros aspectos de la adquisición temprana bilingüe (desarrollo del repertorio fonético y aprendizaje de las primeras palabras) muestran que los bebés que crecen en un entorno bilingüe adaptan sus mecanismos de adquisición a las características específicas de su exposición (para una revisión, véase Sebastián-Gallés, 2010).

Como se ha comentado más arriba, el estudio de la variación translingüística ha sido un campo de estudio central en la investigación sobre la percepción del habla, no es pues de extrañar que se haya producido una gran cantidad de estudios investigando la percepción del habla en individuos bilingües. Un aspecto en el que los seres humanos difieren de manera sustantiva es en las diferencias individuales, especialmente en la percepción (y producción) del habla. Mientras que las diferencias en el dominio de la primera lengua son mínimas (excluyendo el vocabulario, que refleja el nivel de educación de los individuos), todos conocemos individuos que al poco tiempo de mudarse de país muestran un conocimiento y dominio de la nueva lengua sorprendente (y también individuos que a pesar de llevar largos años viviendo en un país nuevo son totalmente «impermeables» al aprendizaje de la nueva lengua). Este es un ámbito en el que los trabajos con metodologías propias de la Neurociencia cognitiva están permitiendo un desarrollo espectacular en los últimos años. Golestani y colaboradores han mostrado de manera convincente la existencia de diferencias estructurales en el cerebro en función de la capacidad para aprender la fonología de una lengua nueva tras entrenamientos breves (Golestani, Molko, Dehaene, LeBihan y Pallier, 2007). Recientemente, Ventura-Campos y colaboradores (2013) han mostrado que diferencias en los patrones de activación de distintas áreas del cerebro pueden predecir qué personas van a aprender mejor que otras, los nuevos fonemas en breves entrenamientos en un laboratorio. Por otra parte, Sebastián-Gallés y colaboradores han investigado el origen de las diferencias individuales en

individuos que han aprendido una segunda lengua muy tempranamente pero que a pesar de una exposición intensa y extensa difieren en su capacidad para percibir sonidos de esa segunda lengua (Burgaleta, Diaz, Baus y Sebastián-Gallés, 2014). Midiendo el potencial de disparidad (MMN siglas en inglés), Diaz, Baus, Escera, Costa y Sebastián-Gallés (2008) mostraron que existía una relación entre la capacidad para percibir sonidos de la lengua nativa y sonidos de una lengua nueva. Estudios posteriores con esta misma población han permitido establecer la existencia de diferencias estructurales en el cerebro entre los individuos que percibían mejor y peor la lengua no nativa (Burgaleta *et al.*, 2014; Sebastián-Gallés *et al.*, 2012).

Otra de las cuestiones candentes en bilingüismo es cómo nuestra mente y nuestro cerebro negocian con dos léxicos, uno para cada lengua, o con uno solo en el que están representadas las palabras de las dos lenguas. Aunque responder a esta pregunta es complejo, distintas investigaciones llevadas a cabo en España han aportado evidencia valiosa dando base al hecho de que los bilingües llevan a cabo un acceso al léxico no selectivo, esto es, independientemente de que se encuentren en un entorno bilingüe totalmente monolingüe, acceden a todas las palabras consistentes con la señal, tanto en el reconocimiento de palabras (Davis *et al.*, 2010; Duñabeitia *et al.*, 2010; Sánchez-Casas *et al.*, 1992), como en su producción (Costa, Caramazza y Sebastián-Gallés, 2000). Esta coactivación ocurre incluso cuando el dominio de la segunda lengua no es muy alto (Dimitropoulou *et al.*, 2011).

En los últimos años han proliferado también las investigaciones sobre el procesamiento de oraciones en una segunda lengua. Obviamente, uno de los mecanismos más complejos de adquirir en español es la concordancia de género. Guillon *et al.* (2010) investigaron el procesamiento de la concordancia de género gramatical y de número en aprendices tardíos de español para lo cual registraron los ERP ante violaciones locales de dicha concordancia. El patrón general de resultados indica que los aprendices tardíos de español utilizan mecanismos cerebrales diferentes a los que emplean los nativos para resolver la tarea, y esto es especialmente visible en el caso del género gramatical. Se han obtenido resultados similares cuando se han comparado la activación cerebral de los hablantes nativos de euskera y los que lo aprendieron en el colegio (Nieuwland *et al.*, 2012). Dichos

resultados mostraron que no había diferencias entre ambos grupos ante violaciones semánticas, pero sí ante violaciones sintácticas que implicaban la ergatividad o la concordancia de número con el objeto del verbo. En suma, estos resultados muestran que los mecanismos de procesamiento gramatical son muy sensibles a la edad de adquisición de la lengua. Ello no indica que no pueda adquirirse un buen dominio gramatical de una segunda lengua, sino que sugieren que nuestro cerebro utiliza mecanismos diferentes para llegar incluso a la misma solución cuando ha aprendido la lengua en momentos diferentes.

6. Conclusiones

En estas breves páginas hemos intentado dibujar un panorama de la investigación sobre lenguaje en España en los últimos años, y nuestra contribución al conocimiento general investigando en español sobre cómo el procesador general y universal negocia con las características propias de una determinada lengua. No cabe duda de que la investigación sobre este ámbito del saber ha florecido en España por diversas razones. Porque hemos comenzado a jugar en el entorno internacional, porque la formación teórica y técnica de los investigadores ha mejorado notablemente, y porque hemos podido acceder a técnicas experimentales modernas y complejas que nos han permitido plantearnos preguntas nuevas y competir en foros internacionales. Esperamos que el futuro sea prometedor y que sigamos contribuyendo al conocimiento internacional en diferentes direcciones. Quizá una de las direcciones que hemos de fomentar, y que sigue siendo una asignatura pendiente, es cómo trasladar todo este conocimiento a la práctica clínica y educativa, y en general, al acervo cultural de nuestra sociedad, de forma que la ciencia deje de considerarse como algo accesorio y llegue a formar parte integral de nuestro bienestar cotidiano.

Lecturas recomendadas

- Carreiras, M., Armstrong, B. C., Perea, M. y Frost, R. (2014). The What, When, Where, and How of Visual Word Recognition. *Trends in Cognitive Sciences (TICS)*, 18 (2): 90-98.
- Costa, A. y Sebastián-Gallés, N. (2014). How does the bilingual experience sculpt the brain. *Nature Reviews Neuroscience*, 15, 336-345.
- Cuetos, F. (2012) *Neurociencia del Lenguaje*. Madrid: Editorial Médica Panamericana.
- Goldrick, M., Ferreira, V. y Miozzo, M. (2014). *The Oxford Handbook of Language Production*. Nueva York: Oxford University Press.
- Rayner, K., Pollatsek, A., Ashby, J. y Clifton, C. Jr. (2012). *The Psychology of Reading*. Nueva York: Psychology Press.

Referencias bibliográficas

- Alameda, J. R. y Cuetos, F. (1995). *Diccionario de las unidades Lingüísticas del Castellano: Volumen I: Orden Alfabético / Volumen II: Orden por Frecuencias*. Oviedo: Servicio de publicaciones de la Universidad de Oviedo.
- Ardila, A. (1991). Errors resembling semantic paralexias in Spanish-speaking aphasics. *Brain and Language*, 41, 437-445.
- Barber, H. y Carreiras, M. (2005). Grammatical gender and number agreement in Spanish: An ERP comparison. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17, 137-153.
- , Vergara, M. y Carreiras, M. (2004). Syllable-frequency effects in visual word recognition: Evidence from ERPs. *Neuroreport*, 15, 545-548.
- Betancort, M., Carreiras, M. y Sturt, P. (2009). The processing of subject and object relative clauses in Spanish: An eye-tracking study. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 62, 1915-1929.
- Beretta, A., Schmitt, C., Halliwell, J., Munn, A., Cuetos, F. y Kim, S. (2001) The effects of scrambling on Spanish and Korean agrammatic interpretation: Why Linear models fail and Structural models survive. *Brain and Language*, 79, 407-425.
- Bosch, L. y Sebastián-Gallés, N. (1997). Native-language recognition abilities in 4-month-old infants from monolingual and bilingual environments. *Cognition*, 65, 33-69.
- y — (2001). Evidence of early language discrimination abilities in infants from bilingual environments, *Infancy*, 2, 29-49.
- Burgaleta, M., Diaz, B., Baus, C., y Sebastián-Gallés, N. (2014). Brain Burstructure is related to speech perception abilities in bilinguals. *Brain Structure and Function*, julio; 219 (4): 1405-1416.
- Caño, A., Hernández M., Costa A., Ivanova I., Juncadella M., Gascón-Bayarri J. *et al.* (2010). When one can write SALTO as noun but not as verb: A grammatical Category-Specific, Modality-Specific Deficit. *Brain and Language*, 114, 1, 26-42.
- Caramazza, A., Papagno, C. y Ruml, W. (2000). The selective impairment of phonological processing in speech production. *Brain and Language*, 75, 428-450.
- Carreiras, M. y Gernsbacher, M. A. (1992). Comprehending conceptual anaphors in Spanish. *Language and Cognitive Processes*, 7, 281-299.
- y Price, C. J. (2008). Brain activation for consonants and vowels. *Cerebral Cortex*, 18, 1727-1735.
- , Álvarez, C. J. y De Vega, M. (1993). Syllable frequency and visual word recognition in Spanish. *Journal of Memory and Language*, 32, 766-780.
- , Duñabeitia, J. A. y Molinaro, N. (2009). Consonants and vowels contribute differently to visual word recognition: ERPs of relative position *priming*. *Cerebral Cortex*, 19, 2659-2670.
- y —, Vergara, M., de la Cruz-Pavía, I. y Laka, I. (2010). Subject relative clauses are not universally

- easier to process: Evidence from Basque. *Cognition*, 115, 79-92.
- , Gillon-Dowens, M., Vergara, M. y Perea, M. (2009). Are vowels and consonants processed differently? Event-related potential evidence with a delayed letter paradigm. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 275-288.
- Mechelli, A. y Price, C. J. (2006). Effect of word and syllable frequency on activation during lexical decision and reading aloud. *Human Brain Mapping*, 27, 963-972.
- Clarke, C. M., y Garrett, M. F. (2004). Rapid adaptation to foreign-accented english. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 116, 3647-3658.
- Costa, A., Caramazza A., y Sebastián-Gallés N. (2000). The cognate facilitation effect: Implications for models of lexical access. *Journal of Experimental Psychology. Learning, Memory, and Cognition*, 26, 1283-1296.
- , Calabria M., Marne P., Hernández M., Juncadella M., Gascón-Bayarri J. et al. (2012). On the parallel deterioration of lexico-semantic processes in the bilinguals' two languages: Evidence from Alzheimer's disease. *Neuropsychologia*, 50, 740-753.
- Cuetos, F. (1998). *Evaluación y rehabilitación de las afasias: Aproximación cognitiva*. Madrid: Editorial Médica Panamericana.
- , Aguado, G. y Caramazza, A. (2000) Dissociation of semantic and phonological errors in naming. *Brain and Language*, 75, 451-460.
- , —, Izura, C. y Ellis, A. (2002) Aphasic naming in Spanish: predictors and errors. *Brain and Language*, 82, 344-365.
- y Ellis, A. (1999) Visual paralexias in a Spanish-speaking patient with acquired dyslexia: A consequence of visual and semantic impairments? *Cortex*, 35, 661-674.
- y Labos, E. (2001) The autonomy of the orthographic pathway in a shallow language. Data from an aphasic patient. *Aphasiology*, 15, 333-342.
- y Mitchell, D. C. (1988). Cross-linguistic differences in parsing: Restrictions on the use of the Late Closure strategy in Spanish. *Cognition*, 30, 73-105.
- , Rodríguez-Ferreiro, J., Sage, K. y Ellis, A. W. (2012) A fresh look at the predictors of naming accuracy and errors in Alzheimer's disease. *Journal of Neuropsychology*, 6, 242-256.
- , Valle, F. y Suárez, M. P. (1996) A case of phonological dyslexia in Spanish *Cognitive Neuropsychology*, 13, 1-24.
- Cutler, A., Sebastián-Gallés, N., Soler-Vilageliu, O. y Van Ooijen, B. (2000). Constraints of vowels and consonants on lexical selection: Cross-linguistic comparisons. *Memory y Cognition*, 28, 746-755.
- Davis, C. J. (2010). The spatial coding model of visual word identification. *Psychological Review*, 117, 713-758.
- Davis, C. J., y Perea, M. (2005). BuscaPalabras: A program for deriving orthographic and phonological neighborhood statistics and other psycholinguistic indices in Spanish. *Behavior Research Methods*, 37, 665-671.
- , Sánchez-Casas, R., García-Albea, J., Guasch, M. P., Molero, M. y Ferré, P. (2010). Masked translation priming: Varying language experience and word type with Spanish-English bilinguals, *Bilingualism: Language and Cognition*, 13, 137-155.
- Dell, G. S., Schwartz, M. F., Martin, N., Saffran, E. M. y Gagnon, D. A. (1997). Lexical access in aphasic and nonaphasic patients. *Psychological Review*, 104, 801-838.
- Diaz, B., Baus, C., Escera, C., Costa, A., y Sebastián-Gallés, N. (2008). Brain potentials to native phoneme discrimination reveal the origin of individual differences in learning the sounds of a second language. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 16083-16088.
- Diego Balaguer, R. de, Toro, J. M., Rodríguez-Fornells, A., y Bachoud-Lévi, A. (2007). Different

- neurophysiological mechanisms underlying word and rule extraction from speech. *PLoS ONE*, 2 (11), e1175.
- Dimitropoulou, M., Duñabeitia, J. A., y Carreiras, M. (2011) Masked translation *priming* effects with low proficient bilinguals. *Memory and Cognition*, 39, 260-275.
- Duchon, A., Perea, M., Sebastián-Gallés, N., Martí, A., Carreiras, M. (2013). EsPal: One-stop Shopping for Spanish Word Properties. *Behavior Research Methods*, 45, 1246-1258
- Duñabeitia, J. A., Perea, M. y Carreiras, M. (2010). Masked translation *priming* effects with highly proficient simultaneous bilinguals. *Experimental Psychology*, 57, 98-107.
- Dupoux, E., Pallier, C., Sebastián-Gallés, N., y Mehler, J. (1997). A distressing «deafness» in french? *Journal of Memory and Language*, 36, 406-421.
- , Peperkamp, S. y Sebastián-Gallés, N. (2001). A robust method to study stress «deafness». *The Journal of the Acoustical Society of America*, 110, 1606-1618.
- Fay, D. y Cutler, A. (1977). Malapropisms and the structure of the mental lexicon. *Linguistic Inquiry*, 8, 505-520.
- Frazier, L. (1987). Sentence processing: A tutorial review. En M. Coltheart (comp.), *Attention y Performance XII: The Psychology of Reading* (pp. 559-586). Londres: Erlbaum.
- y Fodor, J. D. (1978). The sausage machine: A new two-stage parsing model. *Cognition*, 6, 291-325.
- Frost, R. (2012). Towards a universal model of reading. *Behavioral and Brain Sciences*, 35, 263-279.
- Garnham, A., Oakhill, J., Ehrlich, M. F. y Carreiras, M. (1995). Representations and processes in the interpretation of pronouns: New evidence from Spanish and French. *Journal of Memory and Language*, 34, 41-62.
- Gillon-Dowens, M., Vergara, M., Barber, H. A. y Carreiras, M. (2010). Morpho-syntactic processing in late L2 learners. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 1870-1887.
- Golestani, N., Molko, N., Dehaene, S., LeBihan, D. y Pallier, C. (2007). Brain structure predicts the learning of foreign speech sounds. *Cerebral Cortex*, 17, 575-582.
- Gómez, P., Ratcliff, R. y Perea, M. (2008). The overlap model: A model of letter position coding. *Psychological Review*, 115, 577-601.
- Hartsuiker, R. J., Anton-Mendez, I, Roelstraete, B. y Costa, A. (2006). Spoonish Spanerisms: A Lexical Bias Effect in Spanish. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 32, 949-953.
- Herrera, E., Rguez-Ferreiro, J. y Cueto, F. (2012). The effect of motion content in action naming by Parkinson's disease patients. *Cortex*, julio; 48 (7): 900-4.
- Kinzler, K. D., Dupoux, E. y Spelke, E. S. (2007). The native language of social cognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 12577-12580.
- Kraljic, T. y Samuel, A. G. (2006). Generalization in perceptual learning for speech. *Psychonomic Bulletin y Review*, 13, 262-268.
- Levelt, W. J. M., Roelofs, A. y Meyer, A. S. (1999). A theory of lexical access in speech production. *Behavioral and Brain Sciences*, 22, 1-75.
- Mahon, B. Z., Costa, A., Peterson, R., Vargas, K. A. y Caramazza, A. (2007). Lexical Selection Is Not by Competition: A Reinterpretation of Semantic Interference and Facilitation Effects in the Picture-Word Interference Paradigm. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 33, 503-535.
- Mancini, S., Molinaro, N., Rizzi, L. y Carreiras, M. (2011a). When persons disagree: an ERP study of Unagreement in Spanish. *Psychophysiology*, 48, 1361-1371.
- , —, — y — (2011b). A person is not a number: Discourse involvement in subject-verb agreement computation. *Brain Research*, 1410, 64-76.
- McClelland, J. L. y Rumelhart, D. E. (1981). An interactive activation model of context effects in letter perception: I. An account of basic findings. *Psychological Review*, 88, 375-407.

- Nieuwland, M. S., Martin, A. E. y Carreiras, M. (2012). Brain regions that process case: Evidence from Basque. *Human Brain Mapping*, 33, 2509-2520.
- Perea, M. y Carreiras, M. (2006). Do transposed-letter similarity effects occur at a prelexical phonological level? *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 59, 1600-1613.
- y Lupker, S. J. (2003). Does judge activate COURT? Transposed-letter confusability effects in masked associative priming. *Memory and Cognition*, 31, 829-841.
- y — (2004). Can CANISO activate CASINO? Transposed-letter similarity effects with nonadjacent letter positions. *Journal of Memory and Language*, 51, 231-246.
- Pons, F. y Toro, J. M. (2010). Structural generalizations over consonants and vowels in 11-month-old infants. *Cognition*, 116, 361-367.
- Rapp, B., y Goldrick, M. (2000). Discreteness and interactivity in spoken word production. *Psychological Review*, 107, 460-499.
- Ruml, W., Caramazza, A., Capasso, R. y Miceli, G. (2005). Interactivity and continuity in normal and aphasic language production. *Cognitive Neuropsychology*, 22, 131-168.
- Saffran, J. R., Aslin, R. N. y Newport, E. L. (1996). Statistical learning by 8-month-old infants. *Science*, 274, 1926-1928.
- Sánchez-Casas, R., Davis, C. W. y García-Albea, J. E. (1992). Bilingual lexical processing: Exploring the cognate/noncognate distinction. *European Journal of Cognitive Psychology*, 4, 293-310.
- Sebastián-Gallés, N. y Bosch, L. (2002). Building phonotactic knowledge in bilinguals: Role of early exposure. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 28, 974-989.
- , Martí, M. A., Carreiras, M., y Cuetos, F. (2000). *LEXESP: Léxico informatizado del español*. Barcelona: Edicions Universitat de Barcelona.
- , Vera-Constan, F., Larsson, J. P., Costa, A. y Deco, G. (2009). Lexical plasticity in early bilinguals does not alter phoneme categories: II. experimental evidence. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 2343-2357.
- (2010). Bilingual language acquisition: Where does the difference lie? *Human Development*, 53, 245-255.
- , Albareda-Castellot, B., Weikum, W. M. y Werker, J. F. (2012). A bilingual advantage in visual language discrimination in infancy. *Psychological Science*, 23, 994-999.
- Skoruppa, K., Pons, F., Christophe, A., Bosch, L., Dupoux, E., Sebastián-Gallés, N., Limissuri, R. A. y Peperkamp, S. (2009). Language-specific stress perception by 9-month-old french and spanish infants. *Developmental Science*, 12, 914-919.
- Starreveld, P. A. y La Heij, W. (1996). Time-course analysis of semantic and orthographic context effects in picture-naming. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 22, 896-918.
- Strijkers, K. y Costa A. (2012). The Neurocognition of Language Production: Introduction to the Special Topic. *Frontiers in Neuroscience*. 6 (52).
- Toro, J. M., Nespore, M., Mehler, J. y Bonatti, L. (2008). Finding words and rules in a speech stream: Functional differences between vowels and consonants. *Psychological Science*, 19, 137-144.
- , Pons, F., Bion, R. A. H. y Sebastián-Gallés, N. (2011). The contribution of language-specific knowledge in the selection of statistically-coherent word candidates. *Journal of Memory and Language*, 64, 171-180.
- Valle, F. y Cuetos, F. (1989). Las dislexias desde el enfoque neurocognitivo. *Revista de Neurología Sant Pau*, 10, 9-19.
- Van Berkum, J. J., Holleman, B., Nieuwland, M., Otten, M. y Murre, J. (2009). Right or wrong? The brain's fast response to morally objectionable statements. *Psychological Science*, 20, 1092-1099.
- Ventura-Campos, N., Sanjuán, A., González, J., Palomar-García, M., Rodríguez-Pujadas, A., Sebastián-Gallés, N., Deco, G. y Ávila, C. (2013). Spontaneous brain activity predicts learning

- ability of foreign sounds. *Journal of Neuroscience*, 33, 9295-9305.
- Viso, S. de, Igoa, J. M. y Garcia-Albea, J. E. (1987). Corpus of spontaneous slips of the tongue in Spanish. Manuscrito inédito.
- , — y — (1991). Autonomy of phonological encoding: Evidence from slips of the tongue in Spanish. *Journal of Psycholinguistic Research*, 20, 161-185.
- Weikum, W. M., Vouloumanos, A., Navarra, J., Soto-Faraco, S., Sebastián-Gallés, N. y Werker, J. F. (2007). Visual language discrimination in infancy. *Science*, 316 (5828), 1159-1159.

11. El lenguaje: la representación del significado en el cerebro

Manuel de Vega y Alfonso Palma

1. Más allá del código lingüístico

Cuando comprendemos el lenguaje tienen lugar una serie de procesos cognitivos casi simultáneos: percibimos y reconocemos los fonemas, segmentamos las palabras en sílabas y en morfemas, activamos representaciones léxicas en la «memoria semántica» y las relaciones asociativas entre ellas, o procesamos la organización sintáctica de las oraciones. Todos estos procesos, relacionados con el *código* lingüístico, se conocen cada vez mejor gracias a disciplinas como la psicolingüística, la neuropsicología y la neurociencia del lenguaje. Pero comprender el lenguaje va más allá del procesamiento del código lingüístico. Supone, además, que el oyente o lector sea capaz de representarse el *significado* o referente del mensaje lingüístico. Para ilustrar esta idea, recordemos un experimento clásico de Bransford y Johnson (1972). Estos autores presentaron auditivamente a los participantes el texto que se muestra en la tabla 11.1.

Tabla 11.1 Texto utilizado por Bransford y Johnson (1972) en su estudio sobre comprensión y memoria

En realidad el procedimiento es bastante simple. Primero, dispones los elementos en diferentes grupos. Por supuesto un único montón puede ser suficiente dependiendo de lo que se vaya a hacer. Si tienes que ir a algún otro sitio por no disponer de recursos este es el siguiente paso; en caso contrario, todo estará bien dispuesto. Es importante no precipitarse en el empeño. Es decir, es mejor hacer pocas cosas que demasiadas al mismo tiempo. Esto podría no parecer importante pero las complicaciones de hacer demasiadas cosas surgen con facilidad. Además un error puede resultar caro. Al principio el procedimiento completo parecerá complicado. Sin embargo, pronto se convertirá en otro aspecto de la vida. Es difícil anticipar que la necesidad de esta tarea pueda finalizar en el futuro inmediato, pero luego, quién sabe. Cuando se ha completado el procedimiento uno dispone los materiales en diferentes grupos de nuevo. Luego se pueden colocar en sus lugares apropiados. Eventualmente podrán usarse de nuevo y todo el ciclo volverá a repetirse. Pero esto es parte de la vida.

El texto era gramaticalmente correcto y estaba compuesto por palabras comunes, pero los lectores tenían dificultades para comprenderlo y recordarlo. Sin embargo, cuando ese mismo texto iba precedido del título «lavado de ropa» resultó perfectamente comprensible y su recuerdo mejoró sustancialmente. En suma, solo cuando el lector recibía pistas suficientes para elaborar un modelo mental de la situación descrita por el texto, tenía lugar una comprensión real. En ausencia de título el procesamiento del código lingüístico no era suficiente para elaborar el significado.

2. Teorías del significado

Pero ¿cómo se representa el significado lingüístico? Hay dos planteamientos generales: las teorías simbólicas y las teorías corpóreas. El simbolismo asume que el significado de las palabras y oraciones consiste en la activación de símbolos mentales, de carácter abstracto, arbitrario y amodal. Para el simbolismo, la comprensión es básicamente un proceso de *traducción* desde los símbolos externos del lenguaje (las palabras) a un código de símbolos internos o mentales. Por ejemplo, si uno escucha o lee la palabra «gato» se activaría en nuestra mente un símbolo abstracto, que estaría conectado a otros

símbolos igualmente abstractos, ninguno de los cuales ofrecería la menor similitud con nuestra experiencia sensorial, táctil o motora con los gatos. La doctrina del simbolismo ha sido muy popular en las ciencias cognitivas, permitiendo el análisis computacional del significado lingüístico en términos de códigos formales, tales como las proposiciones, listas de rasgos, redes semánticas, dimensiones semánticas, covariaciones estadísticas entre palabras, etcétera.

Una descripción de los modelos simbólicos más representativos, surgidos desde los finales de los años sesenta hasta los comienzos de los años ochenta, puede verse en Tudela (1983). Los modelos explicativos de la representación del significado de redes jerárquicas y asociativas en la memoria semántica, como los trabajos pioneros de Allan Collins y sus colaboradoras Ross Quillian y Elisabeth Loftus, los modelos de la representación proposicional del significado de las oraciones plasmada en modelos como HAM y ACT de John Anderson, y la teoría de la representación proposicional del discurso de Walter Kintsch, entre otras, constituyen propuestas que, aunque variadas, comparten la característica de ser de carácter simbólico. Es más, todas ellas se construyeron como programas de ordenador o se crearon versiones para su implementación informática, asumiendo la equivalencia de los procesos cognitivos a las operaciones realizadas por el ordenador y dando lugar a una imagen «computacional» de la mente humana.

Una dificultad del simbolismo, sin embargo, es el llamado problema de la toma de tierra (*grounding*); esto es, el significado lingüístico no está anclado en el mundo (Harnad, 1990; Searle, 1980). Las palabras solo se refieren a símbolos abstractos, asociados con otros símbolos igualmente abstractos, y así sucesivamente, de modo que el significado lingüístico permanece en una especie de limbo simbólico, sin conexión alguna con la experiencia sensoriomotora (Searle, 1980). Incluso, en la etapa pionera de la psicología cognitiva, tal como recoge Tudela (1983), hubo autores como Eleanor Rosch y sus colaboradores que, basándose en estudios de antropología cultural, reconocieron explícitamente el carácter sensoriomotor de las categorías naturales, alejándose en gran medida de las propuestas simbolistas de la memoria semántica.

La necesidad de anclaje en el mundo es evidente en los contextos

conversacionales, en los que los hablantes se refieren continuamente a entidades y eventos presentes en el entorno y, por tanto, muchas palabras corresponden estrechamente a experiencias perceptivas y motoras. Así el uso de términos deícticos, como «aquí», «esto», «yo», «tú» o «así» solo se entienden plenamente cuando los interlocutores identifican el lugar actual, el objeto, el hablante, el oyente o la acción indicada, respectivamente. Pero incluso cuando nos referimos a situaciones ausentes, debemos ser capaces de establecer una correspondencia entre las expresiones lingüísticas y el mundo real. Por ejemplo, cuando nos describen una ruta para llegar a una determinada meta, es útil que el oyente construya una representación corpórea que le ayude a identificar los lugares de referencia y desplazarse de forma correcta en el mundo real. Sin embargo, para las teorías del simbolismo tradicional el problema de la toma de tierra o anclaje en el mundo sigue sin resolverse.

Por su parte, las teorías corpóreas del significado proponen que el lenguaje está anclado en el mundo. Es decir, que los mismos mecanismos perceptivos, motores y emocionales del cerebro empleados en la construcción de la experiencia real participan, en cierto grado, en el procesamiento del significado lingüístico¹. Según el enfoque corpóreo, el significado consiste en la simulación mental (o neuronal) de los objetos, eventos y situaciones a los que se refieren las palabras. Por ejemplo, si leemos «Juan rasgó las cuerdas de la guitarra», ello activará fugazmente en nuestra mente «simulaciones» visuales, auditivas, motoras y hasta emocionales de la escena. Más aún, si se registrase nuestra actividad cerebral, podríamos esperar «resonancias» en la corteza visual, auditiva y motora que se solaparían con las que están involucradas en la ejecución real de la acción de tocar la guitarra. Pero ¿es esto cierto o se trata de una mera especulación?

Afortunadamente, la perspectiva corpórea está sustentada en el método experimental, utilizándose tanto medidas conductuales como neurológicas para analizar fenómenos corpóreos. En lo que queda del capítulo revisaremos, en primer lugar, algunos experimentos conductuales que demuestran que la comprensión de oraciones que describen acciones activa representaciones motoras en línea. En segundo lugar, nos centraremos en los estudios neurocientíficos que revelan que durante la comprensión de dichas

oraciones se activan áreas de la corteza motora y premotora del cerebro. En tercer lugar, discutiremos algunas explicaciones sobre los mecanismos neurológicos del significado corpóreo. En cuarto lugar, argumentaremos sobre las posibles ventajas funcionales del planteamiento corpóreo. Finalmente, discutiremos la principal dificultad de la doctrina corpórea del significado: el lenguaje abstracto.

3. Corporeidad del lenguaje de acción. Estudios conductuales

3.1 Descripciones de transferencia

Un modo de comprobar si el lenguaje implica simulaciones motoras es emplear paradigmas de doble tarea. En el procedimiento básico, se pide al participante en cada ensayo que comprenda una oración que describe una acción, al tiempo que ejecuta un movimiento motor que se ajusta o no al descrito por la oración, registrándose la latencia del movimiento. El principio que subyace es que tanto la comprensión del lenguaje de acción como la ejecución de respuestas motoras comparten procesos y, por tanto, al coincidir ambas tareas temporalmente se observará una interacción entre ellas. Específicamente, en la condición de ajuste significado-acción se producirán respuestas motoras más rápidas que en el caso de desajuste. Por ejemplo, Glenberg y Kaschak (2002) utilizaron oraciones que describían movimientos desde uno mismo («has entregado la pizza a Pedro»), o hacia uno mismo («Pedro te ha entregado la pizza»), o bien oraciones absurdas, con instrucciones de juzgar en cada caso si la oración tenía o no tenía sentido. Algunos participantes debían responder «sí» moviendo una palanca hacia ellos mismos, y «no» moviéndola hacia delante, mientras que otros participantes hacían lo contrario. Los resultados indicaron la interacción esperada: las respuestas fueron más rápidas en las condiciones de ajuste (p. ej., oraciones que describían movimiento hacia uno mismo y respuesta «sí» hacia uno mismo) que en las condiciones de desajuste. Otros estudios, sin embargo hallaron interferencia en lugar de facilitación en las condiciones de

ajuste significado-acción. Por ejemplo, Buccino *et al.* (2005; Exp. 2) les presentaban a los participantes oraciones descriptivas de acciones manuales (p. ej., cogió la taza), de pies (p. ej., chutó la pelota), o abstractas, y aquellos tenían que responder si la oración describía una acción, y evitar la respuesta en caso contrario. Cuando a los participantes se les pedía una respuesta manual, fueron más rápidos en las oraciones de pies que en las de manos; por el contrario, si se les pedía la respuesta de apretar un pedal con el pie, fueron más rápidos si las oraciones eran manuales. En otras palabras, la utilización en la respuesta de los mismos efectores implícitos en el significado de la oración no producía facilitación, sino interferencia.

Uno de los factores que determinan la discrepancia de los efectos en el paradigma de significado-acción es el grado de solapamiento temporal entre los estímulos lingüísticos y la respuesta motora. Así, De Vega *et al.* (2011) manipularon el intervalo temporal entre el proceso de comprensión y la producción de la respuesta motora. Emplearon oraciones que describían movimientos de transferencia hacia uno mismo (p. ej. el afilalápices me lo *prestó* mi amigo...), o hacia otro (p. ej. el afilalápices se lo *presté* a mi amigo). Los participantes recibían cada oración palabra a palabra, y al llegar el verbo de transferencia este se desplazaba aparentemente hacia uno mismo o hacia delante. Esta animación visual era un indicio para que el participante moviese el dedo en la dirección correspondiente y apretase una tecla. La manipulación crítica era el intervalo de tiempo transcurrido desde la presentación del verbo al inicio de la animación. Los resultados indicaron que para intervalos cortos (100-200 ms) hubo interferencia, es decir, respuestas motoras más lentas en las condiciones de ajuste (p. ej., transferencia hacia uno/ movimiento hacia uno) que en las de desajuste (p. ej., transferencia hacia otro/movimiento hacia uno). En cambio, cuando el indicio animado se aplazaba 350 ms, se observó facilitación en las condiciones de ajuste. Una posible explicación de la interferencia hallada en intervalos cortos es la posible competición de ambas tareas por los mismos recursos neuronales. Así, al entender una oración de transferencia hacia uno mismo, se activaría la red neuronal motora responsable de la planificación de acciones en dicha dirección, que también se activaría al mover la mano hacia uno mismo causando una sobrecarga momentánea de las neuronas. Obsérvese, no

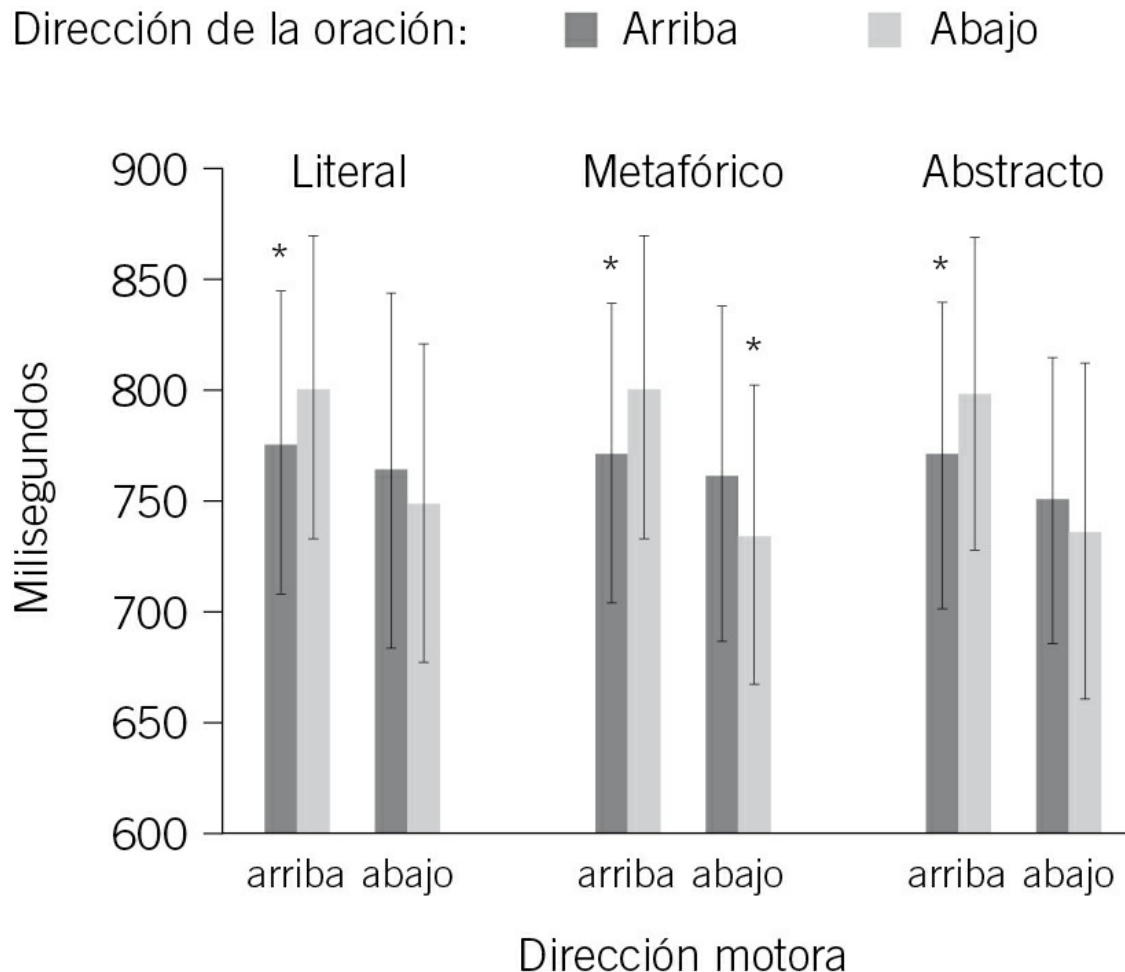
obstante, que esa sobrecarga neuronal se desvanece después de los 200 ms, indicando que la resonancia motora causada por el lenguaje es temprana y de corta duración.

3.2 Acciones «abstractas»

Las interacciones entre significado y acción ocurren no solo con oraciones y palabras relativas a acciones físicas concretas, sino también con contenidos más abstractos. Así, se ha observado también en oraciones que describen transferencia de información, como «Marta te *contó* una historia», o «tú le *contaste* una historia a Marta» (Glenberg y Kaschak, 2002). Más aún, De Vega y Urrutia (2011) encontraron interacciones significado-acción con oraciones contrafactuales que describían situaciones hipotéticas como «Si mi hermano hubiera sido generoso la novela me la *habría prestado* sin vacilar». Utilizaron para ello la mencionada técnica de presentar un indicio de movimiento asociado al verbo de transferencia (p. ej. «prestado»), y obtuvieron interferencia para intervalos cortos en las condiciones de ajuste. Finalmente, Santana y De Vega (2011) aplicaron un paradigma análogo en una tarea de comprensión de metáforas conceptuales organizadas en la dimensión vertical, como las que describieron originalmente Lakoff y Johnson (1980), para verificar si el significado metafórico puede también activar representaciones motoras en línea. Los participantes leían metáforas espaciales (p. ej., «su talento le hizo *alzarse* con la victoria»; «su divorcio le hizo *caer* en la depresión»), oraciones literales espaciales (p. ej., «la hélice hizo *elevarse* al helicóptero»; «el peso del lastre hizo *descender* al buzo»), o bien oraciones abstractas con un significado análogo a las metáforas (p. ej. «su energía le hizo *triunfar* en la profesión»; «las continuas discusiones hicieron *fracasar* su matrimonio»). Mientras leían el verbo de la oración, los participantes recibían un indicio de movimiento hacia arriba o hacia abajo, y debían mover la mano en la dirección correspondiente a lo largo de un teclado colocado verticalmente, para apretar la tecla correspondiente. Los resultados indicaron respuestas más rápidas en las condiciones de ajuste que en las de desajuste, tanto en las oraciones literales como en las metáforas. Más notable, incluso, fue que las frases totalmente abstractas con verbos

como «triunfar» o «fracasar», interactuaban del mismo modo con el movimiento vertical de la mano, tal como se puede apreciar en la figura 11.1.

Figura 11.1 Latencia de respuestas motoras en función del tipo de oración (literal, metáfora o abstracta), la dirección de la oración (arriba / abajo) y la dirección del movimiento (arriba / abajo). Las líneas verticales indican las desviaciones típicas, y los asteriscos los contrastes de pares significativos (adaptada de Santana y De Vega, *Frontiers in Psychology*, 2011)



3.3 Lenguaje emocional

Las emociones asociadas al lenguaje constituyen otro foco de interés para las teorías corpóreas. Aunque estrictamente las emociones no son acciones (no ejecutamos la alegría o la ira, sino que las sentimos), su expresión implica componentes motores, sobre todo movimientos de los músculos faciales. Recientemente se ha comprobado que la comprensión de oraciones emocionales es afectada por la expresión facial de los participantes. Así, Havas *et al.* (2007) les presentaban a los participantes oraciones que

describían situaciones agradables («Tú y tu pareja os abrazáis después de una larga ausencia»), o desagradables («El coche de la policía se coloca detrás del tuyo haciendo sonar la sirena»). Mientras escuchaban las oraciones, a algunos participantes se les pedía que mantuviesen un lápiz entre los dientes (forzando así una especie de sonrisa), o bien entre los labios (forzando una expresión de preocupación).

Los sujetos debían juzgar en cada oración si era agradable o desagradable apretando las teclas asignadas. Las respuestas para las oraciones agradables fueron más rápidas en la condición del lápiz entre los dientes, mientras que para las oraciones desagradables lo fueron con el lápiz en los labios. Es decir, que las oraciones se entienden mejor cuando la expresión facial es coherente con su valencia emocional, aun cuando esa expresión era, en realidad, una mueca forzada por la tarea de sujetar el lápiz, impuesta por el experimentador. En otro estudio de los mismos autores, un grupo de mujeres que recibían tratamiento en una clínica de belleza leían a su propio ritmo oraciones que describían situaciones alegres, de enfado o tristes. El estudio se desarrolló en dos fases y antes de la segunda se inyectó a las pacientes como parte del tratamiento una sustancia (botox) que paraliza temporalmente los músculos del entrecejo (corrugadores). Los resultados mostraron que, tras la inyección de botox, la lectura de oraciones de enfado y tristes se volvía más lenta, mientras que la lectura de las oraciones alegres no se alteraba. En otras palabras, al bloquearse los músculos empleados en la expresión de emociones negativas, se obstaculizó la comprensión de oraciones de enfado y tristeza. Estos hechos son verdaderamente notables, ya que parecen invertir el orden causal esperable (la comprensión de situaciones causa expresiones faciales), indicando que las expresiones faciales, a su vez, modulan la comprensión del lenguaje emocional, un claro fenómeno corpóreo.

3.4 Conclusiones

Los estudios conductuales demuestran que durante la comprensión del lenguaje de acción se produce activación motora en ciertos efectores específicos, lo cual sugiere que se producen simulaciones corpóreas de las acciones y emociones. Las simulaciones tienen lugar no solo cuando el

lenguaje describe eventos factuales concretos, sino también cuando se refiere a contenidos contrafactuales o metafóricos. Asimismo, también se activan expresiones emocionales para facilitar la comprensión de oraciones que describen emociones. Estos resultados apoyan el carácter corpóreo del significado, más que explicaciones simbólicas o descarnadas de la comprensión. Sin embargo, las investigaciones conductuales no proporcionan una evidencia directa del sustrato cerebral del significado corpóreo. En el próximo apartado veremos algunos estudios que sí lo hacen.

4. Corporeidad del lenguaje en acción. Estudios neurocientíficos

4.1 Estudios de neuroimagen

Las técnicas de investigación neurocientíficas, especialmente las de neuroimagen, proporcionan un poderoso apoyo a las teorías corpóreas del significado, mostrando la intervención de la corteza sensoriomotora en la comprensión. Así, Hauk y Pulvermüller (2004) han estudiado la actividad neuronal que subyace a la comprensión de verbos de acción, mediante el registro de imágenes de resonancia magnética funcional (RMf). Concretamente, los participantes escuchaban pasivamente verbos referidos a movimientos de boca (p. ej., lamer), de los dedos y manos (p. ej., coger), o de las piernas (p. ej., pisar). Además, en otro momento, los mismos participantes realizaron movimientos reales de la boca, las manos y los pies. Como cabría esperar, la ejecución de movimientos mostró activaciones en áreas somatotópicas bien conocidas de la corteza motora y premotora. Así, los movimientos de boca produjeron activaciones en regiones próximas a la fisura de Silvio, los movimientos de la mano activaron áreas dorsolaterales, los de los pies activaciones en el vertex y el surco interhemisférico. Más importante, la presentación de los verbos provocó una activación parcial de las mismas áreas somatotópicas, dependiendo de su significado particular. Es destacable que los participantes solo escuchaban pasivamente los verbos sin prestarles ninguna atención especial. Por tanto, las activaciones

somatotópicas ocurren probablemente de forma automática, sugiriendo la existencia de conexiones funcionales entre las neuronas responsables del reconocimiento formal de las palabras y las áreas motoras específicas. Otros experimentos de neuroimagen han mostrado que no solo los verbos aislados, sino también las oraciones relacionadas con acciones activan áreas de la corteza motora y premotora. Por ejemplo, Tettamanti *et al.* (2008) registraron la actividad cerebral de los sujetos mientras escuchaban oraciones referidas a movimientos de la boca, las manos o los pies, así como oraciones abstractas que servían de línea base. Los resultados indicaron que solo las oraciones de acción activaban todas ellas una subregión del área de Broca (*pars triangularis*). Ello no es sorprendente ya que el área de Broca es una región motora que interviene no solo en la producción del habla, sino también en la comprensión y ejecución de acciones. Tettamanti *et al.* también comprobaron que las regiones somatotópicas mencionadas con anterioridad se activaban selectivamente ante las oraciones relacionadas con la boca, la mano o el pie. Globalmente, estos resultados indican que el lenguaje de acción induce representaciones relativamente abstractas de las acciones asociadas al área de Broca, y también representaciones más específicas de los programas motores asociados con las regiones somatotópicas.

Un efecto sutil de simulación motora se observa durante la comprensión de oraciones referidas a acciones que implican esfuerzo. En general, aplicar más esfuerzo muscular —por ejemplo, para mover un objeto pesado— demanda más recursos cerebrales que aplicar menos esfuerzo muscular. Lo sorprendente es que las oraciones referidas a acciones que implican diferente grado de esfuerzo también activan las áreas motoras del cerebro diferencialmente. Así, en un experimento de neuroimagen, Moody y Gennari (2009) registraron la actividad cerebral mientras los sujetos leían oraciones que describían acciones con objetos que diferían en peso y, por tanto, demandaban mayor o menor grado de esfuerzo (p. ej., «empujar el piano» vs. «empujar la silla»), y también oraciones de control que no describían esfuerzo físico alguno (p. ej., «recordar el piano»). También obtuvieron en los mismos sujetos las activaciones correspondientes a una tarea física de esfuerzo (apretar una pelota), para de este modo localizar las regiones cerebrales de interés que intervienen en una actividad física real. Los

resultados indicaron que las regiones motoras y premotoras que se activaban en la tarea física se activaban también en las oraciones de acción y lo hacían en mayor medida en las de alto esfuerzo. Por ejemplo, el área de Broca registraba más actividad en las oraciones de alto esfuerzo que en las de menor o ningún esfuerzo, y lo mismo ocurrió con la corteza parietal inferior. La sensibilidad de la corteza motora al esfuerzo implícito demuestra que la comprensión del lenguaje de acción activa representaciones de movimientos que se ajustan a las características de los objetos, como su peso. Además, estas representaciones de acción no son meramente léxicas, sino que se construyen combinando información del verbo (el mismo en acciones de alto y bajo esfuerzo) y del nombre.

4.2 Estudios de EEG y MEG

Los estudios de neuroimagen basados en resonancia magnética funcional proporcionan imágenes de gran resolución espacial de las activaciones cerebrales asociadas al lenguaje, ofreciendo información valiosa sobre las redes neuronales implicadas en la comprensión del lenguaje de acción. Sin embargo, su resolución temporal es muy escasa ya que las imágenes se basan en la actividad hemodinámica (no neuronal) del cerebro, que tiene una latencia de varios segundos, en contraste con los procesos del lenguaje que ocurren en un rango temporal de menos de un segundo. Pero hay otras técnicas complementarias, que registran directamente la actividad magnética o eléctrica postsinápticas, y que permiten trazar de forma muy precisa el curso temporal de la activación motora en el cerebro. Así, Pulvermüller *et al.* (2003) emplearon magnetoencefalografía (MEG) para explorar el patrón temporal de activación de diversas regiones cerebrales, mientras los participantes escuchaban los mismos verbos de acción empleados en el ya mencionado experimento de Hauk y Pulvermüller (2004). Se observó activación en las áreas somatotópicas específicas del cerebro alrededor de 200 ms después del inicio del verbo y apenas 30 ms después de haberse activado el área de Broca. Dichas activaciones, sin embargo, fueron muy breves y se disiparon a los pocos milisegundos, coincidiendo con el patrón temporal de resonancia motora observado en los estudios conductuales

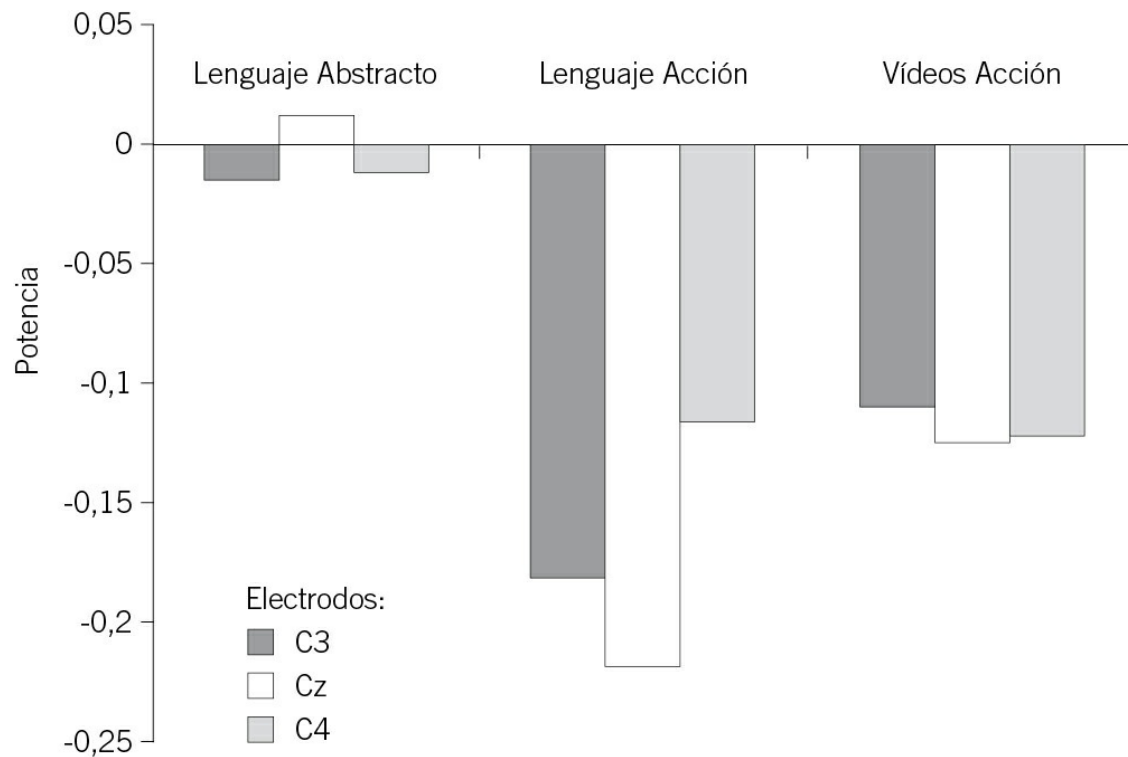
descritos anteriormente (De Vega, *et al.*, 2011).

Otra técnica empleada recientemente para explorar el curso temporal de la activación motora consiste en analizar los cambios inducidos en los ritmos cerebrales registrados en electroencefalografía (EEG), asociados al lenguaje de acción. Se sabe que los ritmos en la banda mu del EEG son un buen marcador de los procesos motores en el cerebro. Los ritmos mu tienen una frecuencia de 8-14 Hz, similar a los ritmos de banda alfa, aunque a diferencia de estos tienen una distribución central y no occipital. Además son funcionalmente diferentes, ya que los ritmos mu tienen máxima sincronización en reposo y se desincronizan al ejecutar una acción. También se desincronizan cuando el individuo observa una acción de otro, por lo cual podrían estar relacionados con la actividad de las neuronas espejo. En un experimento reciente (Moreno, León y De Vega, 2013) se registraba el EEG mientras los participantes leían bloques de oraciones de acción manual (p. ej., «ahora afilo el lápiz»), de oraciones abstractas (p. ej., «ahora confío en la amistad»), o bien observaban videoclips de acciones manuales. Se emplearon periodos de descanso entre los bloques para obtener la línea base. Se observó una reducción significativa de potencia en la banda mu, localizada en los electrodos centrales (C3, Cz y C4), durante la lectura de las oraciones de acción y también en la observación de vídeos. En cambio la actividad mu se mantuvo inalterada durante la lectura de oraciones abstractas, tal como se ilustra en la figura 11.2.

La modulación de ritmos mu es una clara evidencia de activación motora cerebral durante la comprensión del lenguaje de acción. Cuando se explora la banda mu empleando análisis tiempo-frecuencia de la señal de EEG se obtiene, además, una medida temporal precisa de dicha activación. Esto es exactamente lo que hicieron Elk, Van Schie, Zwaan y Bekkering (2010), en un estudio en el que emplearon oraciones con verbos de acción con un agente animal o humano («el pato está *nadando* en el estanque», vs. «la mujer está *nadando* en el agua»). Encontraron mayor desincronización en las bandas mu y beta a partir de los 200 ms tras la presentación del verbo. Paradójicamente, la desincronización fue mayor cuando el agente en la oración era animal que cuando era humano. La explicación de los autores a este extraño fenómeno es que la resonancia motora en el cerebro está asociada a los procesos léxico-

semánticos de las palabras y no a imágenes motoras. El argumento es que los agentes humanos están asociados a un número inmenso de predicados de modo que una acción particular como «nadar» no es muy predecible; por el contrario, el número de predicados asociados a un agente animal como el pato es escaso y entre ellos la acción «nadar» es muy predecible. Consecuentemente, la resonancia motora de «nadar» está más preactivada al leer «pato» que al leer «mujer».

Figura 11.2 Reducción de potencia en ritmos mu (frecuencia 8-13 Hz) asociada al lenguaje de acción y al lenguaje abstracto, en los electrodos C3, Cz y C4. Los valores positivos (expresados como razón logarítmica de la frecuencia) indican incremento de potencia, mientras que los valores negativos indican reducción de potencia (adaptada de Moreno, De Vega y León, *Brain and Cognition*, 2013)



4.3 Estudios de TMS

Los datos de neuroimagen y de las otras técnicas revisadas hasta el momento ofrecen una evidencia indiscutible sobre la resonancia de la corteza motora, asociada al lenguaje de acción. Sin embargo, son datos correlacionales que no permiten una explicación causal inequívoca. Por ejemplo, el hecho de que los verbos de acción provoquen activaciones motoras no implica necesariamente que estas sean una faceta funcional del significado lingüístico. Es posible que la resonancia motora sea un epifenómeno, es decir, un proceso asociativo que se disipa rápidamente sin una contribución funcional al significado de las oraciones (Mahon y Caramazza, 2008; Kintsch, 2008). La idea de que el significado no es identificable con la resonancia motora se puede apreciar con un argumento intuitivo. Una persona que no haya esquiado nunca no

dispondrá de dicha destreza motora en su repertorio cerebral y sin embargo comprenderá el verbo «esquiar» sin dificultad; luego el significado no necesita resonancia motora. Una posible respuesta a este argumento es que esa persona, aunque no tenga la destreza motora, probablemente ha estado expuesta a indicios perceptivos de la acción de esquiar, que a través del sistema de neuronas espejo proporcionarían al individuo un esquema motor básico de dicha acción. Sin embargo, es posible también que la ausencia de acciones en el repertorio conductual del individuo determine, después de todo, una comprensión reducida del lenguaje de acción. Algunos estudios recientes con pacientes de Parkinson, cuya movilidad está alterada por daños neurológicos, sugieren que estos tienen dificultades selectivas en la comprensión de verbos de acción (p. ej., Boulenger *et al.*, 2008; Herrera *et al.*, 2012).

La funcionalidad de la resonancia motora se puede explorar también en individuos con el cerebro sano, mediante la estimulación magnética transcraneal (TMS). Se trata de una técnica no invasiva que permite excitar o inhibir momentáneamente la actividad en regiones corticales específicas. Si se aplica un pulso de TMS en un área específica de la corteza somatotópica se obtiene un potencial motor evocado (MEP) en los músculos correspondientes, lo cual indica la actividad de un circuito corticoespinal. En un estudio desarrollado por Buccino *et al.* (2005; Exp. 1) enviaron pulsos de TMS a las áreas cerebrales somatotópicas de la mano derecha o al pie derecho, respectivamente, al tiempo que los participantes recibían oraciones con verbos de acción de mano (p. ej., «giró la llave») o de pie (p. ej., «chutó la pelota»). Al registrarse los potenciales en los músculos de la mano y del pie, observaron interferencia en los casos de «ajuste» entre oraciones y efectores, es decir, una disminución del MEP en la mano cuando las oraciones describían movimientos de la mano, y una disminución del MEP en el pie cuando las oraciones eran de movimiento de pies, indicando que los verbos de acción modulan la excitabilidad de circuitos corticoespinales asociados a su significado específico. Más aún, la estimulación de la corteza somatotópica puede facilitar selectivamente la comprensión de verbos de acción, tal como demostraron Pulvermüller *et al.* (2005). Los participantes recibían verbos de acción de manos y de pies en una tarea de go / no go,

debiendo responder con un movimiento de labios solo cuando se trataba de una palabra significativa. Los resultados mostraron una respuesta de reconocimiento más rápida cuando se estimulaba un área somatotópica coherente con el significado manual o pedestre del verbo. El experimento de Pulvermüller es especialmente importante, porque se aleja del carácter correlacional de los demás estudios (incluidos los estudios de TMS que utilizan medidas de MEP), y demuestra una facilitación en el procesamiento lingüístico asociada a la excitación de áreas específicas de la corteza motora.

4.4 Conclusiones

En suma, los resultados de la neurociencia son convergentes con los datos conductuales descritos en un apartado anterior, demostrando ambos que la comprensión del lenguaje de acción implica activaciones corticoespinales específicas. Los datos neurocientíficos, no obstante, son más ricos al revelar la distribución y dinámica neuronal de estas activaciones en la corteza motora y premotora, incluyendo zonas de la corteza parietal y prefrontal, que se solapan parcialmente con aquellas activadas durante la ejecución de acciones reales. Unos pocos estudios con pacientes cerebrales y con TMS sugieren, además, que la resonancia motora es un aspecto funcional, no un mero epifenómeno, del significado. Por último, tanto los datos conductuales como de la neurociencia coinciden en mostrar que las activaciones ocurren en línea, en los primeros 200 ms tras la presentación del verbo y que se desvanecen rápidamente.

5. Teorías neurológicas del significado corpóreo

Los investigadores que asumen una perspectiva corpórea del significado han ido más allá de la descripción de los fenómenos empíricos. También han propuesto hipótesis cognitivas (símbolos perceptivos, simuladores, engranaje de disponibilidades o *affordances*) y posibles mecanismos cerebrales para explicar los fenómenos. En este apartado describiremos brevemente estos últimos.

5.1 Resonancia motora

El término «resonancia» es una metáfora que hemos utilizado a lo largo del capítulo para referirnos intuitivamente a los fenómenos corpóreos. La resonancia es un mecanismo neuronal, consistente en la reactivación de la corteza sensoriomotora que ocurriría supuestamente cuando se procesa el significado de las palabras (Fisher y Zwaan, 2008). Por ejemplo, las interacciones entre significado y acción observadas en los estudios conductuales y las activaciones motoras reveladas por los estudios de neuroimagen podrían explicarse por la conectividad funcional entre las áreas estrictamente lingüísticas, responsables del procesamiento de la forma y estructura de las palabras (p. ej., área de Broca y área de Wernicke) y las áreas motoras del cerebro. Debido a esta conectividad, cuando se procesan contenidos de acción en la corteza lingüística resuena la corteza motora. Otros circuitos de resonancia análogos podrían existir entre la representación lingüística de los nombres concretos y las áreas sensoriales responsables de procesar el color, la forma, el sonido o el gusto, explicando así el carácter corpóreo del lenguaje en otras modalidades sensoriales.

5.2 Asambleas celulares hebbianas

Pero ¿por qué razón existen esas conexiones postuladas entre áreas del lenguaje y áreas sensoriomotoras? Un posible mecanismo neurológico responsable del establecimiento de estas conexiones podría ser el propuesto hace décadas por Donald Hebb (1949) para explicar el aprendizaje neuronal. Según Hebb, las neuronas interconectadas que se activan simultáneamente con mucha frecuencia fortalecen sus conexiones, constituyendo así asambleas celulares, mientras que las neuronas que se disparan independientemente debilitan sus vínculos. En otras palabras, la coactivación de neuronas causa el fortalecimiento de sus conexiones. A partir de esta hipótesis hebbiana, Pulvermüller (2008) asegura que la neurociencia actual ha confirmado la existencia de estas asambleas neuronales que, en última instancia, son responsables del significado corpóreo. En efecto, durante el periodo de adquisición del lenguaje los niños escuchan y utilizan verbos de acción

asociados a la ejecución u observación de acciones; consecuentemente, las neuronas relacionadas con el lenguaje y las neuronas motoras se coactivan repetidamente, fortaleciéndose las conexiones entre ellas. En lo sucesivo, cuando una parte del circuito hebbiano se activa por un estímulo sensorial, otras partes del circuito asociadas se activan también o «resuenan». En el caso del lenguaje, las palabras de acción se procesan en la corteza lingüística (Wernicke y Broca) y las áreas somatotópicas fuertemente conectadas resuenan. El carácter temprano y la corta duración de las activaciones motoras observadas en los estudios conductuales y en los de magnetoencefalografía, son coherentes con el curso temporal de activación esperable de un mecanismo neuronal hebbiano.

5.3 Neuronas espejo

El descubrimiento de las neuronas espejo (véase capítulo 2) ha proporcionado un importante apoyo conceptual al enfoque corpóreo (p. ej., Gallese, Keysers y Rizzolatti, 2004). Las neuronas espejo están localizadas en la corteza motora, pero tienen un carácter multimodal, es decir, que se activan cuando el individuo ejecuta acciones, pero también cuando observa las acciones de otro, cuando escucha los sonidos asociados a las acciones, e incluso cuando se imagina que realiza acciones. Las neuronas espejo se localizaron inicialmente en el área F5 de la corteza de los macacos, pero se han hallado neuronas espejo también en los lóbulos temporal y parietal y en la ínsula. Los estudios más recientes han revelado importantes funciones del sistema de neuronas espejo tanto en los animales como en los humanos, incluyendo la comprensión de las intenciones de la conducta ajena, o las emociones empáticas. Más aún, el significado lingüístico podría también relacionarse con las neuronas espejo. Ya mencionamos en una sección anterior que, según los estudios de neuroimagen, el lenguaje de acción activa regiones cerebrales pertenecientes al sistema de neuronas espejo. Por ejemplo, una subregión del área de Broca (*pars triangularis*), homóloga del área F5 del macaco, y el lóbulo parietal inferior izquierdo se activan diferencialmente con el lenguaje de acción (p. ej., Moody y Gennari, 2009; Tettamanti *et al.*, 2008). Estos hechos les llevan a Rizzolatti y Arbib (1998) a especular que el lenguaje

evolució en nuestra especie como una extensión funcional del sistema de neuronas espejo ya existente en nuestros antecesores primates. No solo observar acciones activa las neuronas espejo, sino también observar objetos manipulables. Así, los objetos asibles pueden activar algunas neuronas del área F5 del macaco, a pesar de que el animal no ejecute ni observe ninguna acción. Este hecho viene a confirmar la noción tradicional de *affordance*: no solo percibimos las características visuales de los objetos, sino también sus disponibilidades conductuales: son asibles, comestibles, portables, «sentables», etc. Las neuronas espejo también han sido asociadas a los ritmos μ del EEG ya que, como se mencionó anteriormente, se desincronizan cuando un individuo observa acciones de otro e incluso cuando comprende oraciones de acción.

5.4 Conclusiones

La corporeidad del lenguaje se puede relacionar con ciertos mecanismos cerebrales hipotéticos, algunos de los cuales no son explicaciones alternativas, sino complementarias. Concretamente, los procesos de aprendizaje hebbiano responsables del fortalecimiento de conexiones entre grupos de neuronas podrían explicar los procesos de resonancia motora cuando se procesan verbos de acción. Por su parte, la teoría de las neuronas espejo propone la existencia de neuronas multimodales que resuenan no solo ante la observación de acciones, sino también ante estímulos lingüísticos que describen acciones.

6. Ventajas del enfoque corpóreo

Como mencionamos anteriormente, las teorías simbolistas del significado (al menos en su versión más extrema) no pueden resolver el problema del anclaje del significado en el mundo, mientras que el significado corpóreo está anclado en el mundo (o en la experiencia sensoriomotora) por definición. Discutiremos ahora las ventajas funcionales de una aproximación corpórea con más detalle, centrándonos en el lenguaje de acción: (1) la resonancia

motora facilita la interfaz del lenguaje con los eventos físicos, preparando al organismo para la acción (o la inacción); (2) la resonancia motora facilita la comunicación entre interlocutores, al proporcionarles un fondo de representaciones compartidas; y (3) la resonancia motora emocional proporciona un mecanismo de evaluación biológica de los eventos.

6.1 Interfaz con el mundo físico

Las representaciones corpóreas proporcionan un anclaje directo de las palabras en el mundo o, más precisamente, en la experiencia perceptiva y motora del mundo, superando el problema del anclaje del significado simbólico. De modo general, las representaciones corpóreas son situacionales y preparan al agente para ejecutar acciones situadas. En cambio, si las representaciones fueran estrictamente simbólicas solo proporcionarían información categorial (como las entradas de un diccionario o de una enciclopedia) y, por tanto, solo prepararía a los interlocutores para recuperar símbolos asociados (p. ej., Barsalou, Santos, Simmons y Wilson, 2008).

La idea de que el significado corpóreo es una «preparación para la acción» está próxima a la propuesta de Glenberg y Robertson (2000) según la cual el significado supone una movilización de *affordances*. Así, un nombre como «papel» activaría *affordances* motoras de coger, rasgar, escribir, o doblar, dependiendo del contexto particular en que aparece. Incluso los experimentos con robots parlantes requieren procesos corpóreos. Supongamos que tenemos un robot al que le damos la orden «coge la botella a tu derecha y dámela». Para dar una respuesta apropiada, el robot tendría que conectar las palabras clave con entidades y acciones del entorno: el nombre «botella» cualificado por «a tu derecha» debe proyectarse sobre un objeto visual concreto, y los verbos «coge» y «dame» deben activar los programas «motores» correspondientes que permiten mover el brazo mecánico, cerrar la mano mecánica, etc. Un robot puramente simbólico, sin anclaje sensorio-motor del lenguaje, simplemente no funcionaría.

6.2 Comunicación

Una función primaria del lenguaje es la comunicación, y para que esta tenga éxito se necesita un alineamiento o paridad entre las representaciones del hablante y del oyente (p. ej., Garrod y Pickering, 2004). En otras palabras, nos entendemos en la medida en que somos capaces de construir referentes razonablemente similares para las palabras y las oraciones. Las representaciones corpóreas parecen un modo eficiente de hacerlo, ya que los interlocutores pueden utilizar la maquinaria sensoriomotora que, como miembros de la misma especie, compartimos para elaborar simulaciones corpóreas del significado. Por ejemplo, la resonancia motora y perceptiva debería ser similar para el hablante que dice «dame la botella» y el oyente que entiende la petición. Rizzolatti y Arbib (1998) han propuesto, justamente, que el sistema de neuronas espejo proporciona un posible mecanismo para construir representaciones compartidas por los interlocutores. En efecto, las neuronas espejo tienen la propiedad de la *paridad*, es decir, que resuenan de modo análogo tanto en el agente que ejecuta la acción como en el que la observa, y esta misma paridad sería responsable de que la comunicación entre interlocutores tenga éxito.

6.3 Evaluación

El significado corpóreo permite una rápida evaluación de los riesgos o ventajas biológicas de los eventos. Según Damasio (1994), el cerebro emocional primario (la amígdala en el sistema límbico) ha evolucionado para asegurar la supervivencia del organismo, generando respuestas corpóreas para afrontar los riesgos o amenazas, tales como la proximidad de depredadores o competidores. Cuando en el curso de la evolución aparecen cerebros complejos, capaces de pensar y comunicarse, emergen conexiones entre la corteza frontal y el sistema límbico, permitiendo así la valoración de la información cognitiva y lingüística mediante los mismos marcadores corpóreos (las emociones) empleados para la supervivencia. Por esta razón, el lenguaje puede provocar emociones que proporcionan información inmediata sobre el valor adaptativo del mensaje. Pensemos, por ejemplo, en las intensas emociones que suscitan en nosotros las buenas o las malas noticias, los insultos o los halagos y cómo dichas emociones modulan nuestro

comportamiento. Algunos de los experimentos descritos anteriormente (Havas *et al.*, 2007) muestran claramente que, incluso la lectura de breves historias ficticias, provoca una activación subliminal de los músculos relacionados con la expresión facial de emociones específicas.

6.4 Conclusiones

Las ventajas funcionales de un sistema lingüístico corporeizado en relación con un sistema lingüístico puramente simbólico o descorporeizado son claras. Si asumiéramos un planteamiento no corpóreo, habría que explicar cómo se produce la interfaz entre los símbolos abstractos y amodales y las experiencias sensoriomotoras. Esta interfaz no es necesaria en el caso de las representaciones corpóreas, ya que estas retienen en sí mismas la cualidad sensoriomotora de la experiencia. El carácter corpóreo del significado lingüístico es, además, plausible desde una perspectiva evolucionista. Se sabe que algunos órganos o mecanismos fisiológicos que evolucionaron inicialmente para satisfacer una determinada función adaptativa en las especies antecesoras pueden ser reutilizados para desempeñar funciones nuevas en otra especie. Este proceso de ampliación funcional o reutilización de un órgano se denomina *exaptación*, y es bastante común en el contexto de la evolución de las especies. Por ejemplo, algunos dinosaurios tenían el cuerpo cubierto de plumas cuya función principal era el aislamiento térmico; sin embargo las aves, descendientes de los dinosaurios, reutilizaron las plumas con una función totalmente diferente: el vuelo. Este podría ser el caso de los sistemas neuronales de la percepción, la acción y la emoción, cuya misión primaria es garantizar una interfaz en línea eficiente con el entorno, pero que en los seres humanos parecen haber ampliado sus funciones, hasta transformarse en sistemas de representación avanzados subsidiarios del lenguaje.

7. El problema de la abstracción

Los argumentos anteriores relativos a las ventajas funcionales del significado

corpóreo, y los resultados empíricos de la psicología y la neurociencia cognitivas apoyando este planteamiento no son suficientes para algunos investigadores escépticos (ver debates sobre este tema en Mahon y Caramazza, 2008; y De Vega, Glenberg y Graesser, 2008). Uno de los argumentos críticos merece especial atención: el planteamiento corpóreo halla dificultades para explicar el lenguaje abstracto. La mayoría de los experimentos favorables a la corporeidad se han limitado a emplear como material experimental palabras y oraciones concretas referidas a objetos perceptivos, acciones físicas o reacciones emocionales. Sin duda, estos son contenidos importantes en la cognición y el lenguaje humanos, pero las personas también empleamos el lenguaje para describir conceptos y argumentos que podríamos denominar «abstractos». Los simbolistas se encuentran a sus anchas con la abstracción, ya que todos los símbolos mentales, incluso los que corresponden a palabras perceptivas o motoras, son, en última instancia, abstractos. En cambio, el lenguaje abstracto es un verdadero desafío para las teorías corpóreas, pues las palabras y oraciones abstractas a menudo no parecen ancladas en experiencias sensoriomotoras. El planteamiento corpóreo debería ser capaz de demostrar que también el lenguaje abstracto se fundamenta en la experiencia perceptiva y en la acción, aunque en algunos casos resulte poco plausible. Consideremos brevemente algunos casos de abstracción: la metáfora, los marcadores gramaticales y los nombres abstractos.

7.1 Metáforas

Las metáforas, a pesar de referirse a contenidos abstractos, se apoyan en un lenguaje sensoriomotor. Lo más notable es que las metáforas no son convenciones lingüísticas arbitrarias sino que, en algunos casos, su significado metafórico activa realmente procesos sensoriomotores, como se aprecia en algunas investigaciones actuales. Por ejemplo, los sucesos de valencia positiva o negativa, pueden activar procesos motores en la dimensión vertical del espacio (p. ej., Lakoff y Johnson, 1980; Santana y De Vega, 2011), el tiempo se vincula a la dimensión espacial derecha-izquierda (p. ej., Santiago *et al.*, 2007), la exclusión social se relaciona con el circuito

cerebral del dolor físico (p. ej., Eisenberger *et al.*, 2003), o la indignación moral activa la ínsula, una estructura cerebral relacionada con el asco (p. ej., Moll y de Oliveira- Souza, 2007).

7.2 Marcadores gramaticales

Las metáforas son un caso especial de significado híbrido, ya que se refieren a ideas abstractas, pero su soporte lingüístico incluye palabras perceptivas o motoras. Pero existen marcadores lingüísticos de apariencia mucho más abstracta que las metáforas. Por ejemplo, la negación «no», la disyunción «o», el adversativo «pero» o el condicional «si», son bastante similares a operadores lógicos o proposicionales, y no parecen tener referentes sensoriales. Algunos investigadores consideran, no obstante, que también estos marcadores lingüísticos son compatibles con simulaciones corpóreas. Por ejemplo, Zwaan y Madden (2004) descubrieron que las oraciones negativas, como «el águila no está en el nido», inducen al lector u oyente a representar inicialmente la situación negada (el águila está en el nido), y posteriormente la situación real (el nido sin el águila). Igualmente, las oraciones contrafactuales, como «si mi hermano hubiera sido generoso, me habría prestado la novela», determinan una simulación momentánea de la acción contrafactual (mi hermano me prestó la novela), a pesar de que no es un evento real (De Vega y Urrutia, 2011). Las negaciones y los contrafactuales parecen requerir un manejo temporal de dos representaciones alternativas: la simulación de un escenario «falso» y la simulación de un escenario «real» alternativo. Pero, en ambos casos, las simulaciones podrían ser corpóreas.

7.3 Nombres abstractos

Finalmente, ¿cómo procesamos palabras abstractas como «verdad», «justicia», «intuir» o «fracasar» que aparentemente no se refieren a ninguna entidad física? Este parece el desafío fundamental a las teorías corpóreas. Una respuesta tradicional fue la teoría dual de Paivio (1971), quien postulaba que las palabras concretas son procesadas por dos sistemas (uno corpóreo —

la imaginación— y otro simbólico —el sistema verbal), mientras que las palabras abstractas serían procesadas únicamente por el sistema simbólico. Esta teoría ha recibido considerable apoyo empírico en las últimas décadas: las palabras concretas se recuerdan y se reconocen mejor y producen una signatura electrofisiológica (N400) más intensa que las palabras abstractas (Kounios y Holcomb, 1994).

La teoría dual de Paivio es una propuesta híbrida del significado, pues asume que existen tanto representaciones simbólicas como corpóreas del significado. Sin embargo, algunos investigadores defensores de la corporeidad del significado proponen una hipótesis diferente: tanto las palabras concretas como las abstractas, aunque difieren en el contenido y complejidad del significado, están ancladas en el conocimiento situacional y este es, al menos en parte, de carácter corpóreo (Barsalou *et al.*, 2008). La diferencia crítica es que las palabras concretas activan un conjunto específico de trazos sensoriomotores en la memoria, mientras que las palabras abstractas activan un conjunto heterogéneo de trazos, ya que son compatibles con un amplio rango de situaciones. Por esta razón, cuando ambos tipos de palabras son presentadas en ausencia de contexto (p. ej., como listas de palabras) en una tarea de memoria, las palabras abstractas no permiten recuperar un contexto situacional particular y se procesan superficialmente, resultando un recuerdo y reconocimiento inferior. La desventaja de las palabras abstractas desaparece, sin embargo, cuando se incorporan a un contexto, lingüístico o no, enriquecido. Por ejemplo, el concepto «verdad» en un contexto determinado como «es verdad que está lloviendo», requiere considerar varios parámetros situacionales bastante concretos: (1) el hablante 1 menciona un estado del mundo (llueve), (2) el hablante 2 construye una representación sensorio-motora de este estado del mundo, (3) el hablante 2 verifica la representación en el mundo real, por ejemplo explorando visualmente la calle desde la ventana, (4) a continuación contrasta la frase original con el resultado de su exploración visual, (5) si hay ajuste entre ambas fuentes de información, entonces se aplica el concepto «verdad», y el hablante 2 podría decir: «es verdad que está lloviendo». Todas estas operaciones están situadas, y el significado de «verdad» o «verdadero» es así mucho más concreto.

Incluso las diferencias neurológicas entre palabras concretas y abstractas

se disipan cuando las palabras aparecen en contextos, o cuando se instruye a los participantes para que generen contextos. En estos casos, las palabras abstractas producen una N400 en los potenciales relacionados con eventos, similar a las palabras concretas (Holcomb *et al.*, 1999). De modo análogo, la neuroimagen muestra activación de áreas sensoriomotoras relacionadas con los contenidos lingüísticos, cuando las palabras abstractas aparecen en contextos (Barsalou *et al.*, 2008). Los niveles de procesamiento modulan considerablemente cómo se procesan las palabras abstractas. Si el procesamiento es superficial, como en una tarea de reconocimiento, las palabras concretas proporcionan mejor anclaje situacional, mientras que las palabras abstractas son procesadas casi exclusivamente en el sistema verbal, como sugirió Paivio. Sin embargo, el sistema verbal no tiene por qué asimilarse necesariamente a un sistema de símbolos abstractos. Todas las palabras, sean concretas o abstractas, son señales físicas que son codificadas inmediatamente por el sistema lingüístico en términos de categorías fonológicas, ortográficas o morfosintácticas (p. ej., Barsalou *et al.*, 2008). Según este planteamiento, el sistema verbal o lingüístico codifica no tanto símbolos amodales o abstractos, como la forma de las palabras. La principal diferencia entre palabras concretas y abstractas cuando se presentan aisladamente, es que las primeras activan fácilmente representaciones corpóreas mientras que las segundas no. Pero más que proponer un significado abstracto para las palabras abstractas, quizá podríamos hablar de su escaso significado o de su procesamiento superficial en ausencia de contexto situacional, como ilustra el experimento de Bransford y Johnson (1972) mencionado al comienzo del capítulo.

7.4 Conclusiones

A pesar de los esfuerzos de investigación realizados, el problema de la abstracción no está resuelto en las teorías corpóreas. Incluso se podría hablar de cierto nivel de abstracción en el lenguaje concreto. Por ejemplo, una oración de acción como «Marta cogió la pelota», es mucho más indeterminada que observar o ejecutar una acción real de coger una pelota. La oración no especifica los parámetros sensoriomotores de la acción. Por

ejemplo, no sabemos qué tamaño tiene la pelota o a qué distancia y orientación se encuentra del agente y, por tanto, no se puede activar un programa motor específico para simular dicha acción en detalle. Paradójicamente, cabría hablar de una simulación relativamente abstracta de la acción, en la que solo se especifican algunos parámetros gruesos, como una programación inespecífica de un movimiento del brazo derecho (en los diestros) y de prensión de la mano. Esto no sería demasiado grave, sin embargo, ya que la organización funcional de la acción tiene un carácter jerárquico en el cerebro: hay áreas corticales relacionadas con una planificación de alto orden guiada por intenciones, otras áreas responsables de la ejecución de programas motores que coordinan varios grupos musculares, y otras, en fin, que ejecutan planes programas asociados a cada músculo específico. La simulación motora que subyace a la comprensión del lenguaje podría constreñirse a los planes de alto orden, más que a los programas motores específicos.

8. Consideraciones finales

El sistema motor es responsable de la planificación y ejecución de programas motores para desplazar el cuerpo e interactuar con los objetos. En este capítulo hemos presentado y discutido cómo el sistema motor también desempeña un papel en la comprensión del lenguaje. Cuando los individuos comprenden el lenguaje referido a acciones activan áreas motoras que se solapan parcialmente con aquellas que se activan al ejecutar las propias acciones. Más aún, también hay una actividad periférica de los efectores que parece ser relevante en la comprensión del lenguaje de acción, tal como han mostrado algunos estudios conductuales y de TMS. La evidencia empírica favorable a estas afirmaciones es muy abundante y apoya claramente la propuesta corpórea del significado lingüístico. Sin embargo, aún subsisten desafíos no resueltos. El lenguaje abstracto ofrece, en algunos casos, límites a la noción corpórea del significado. La abstracción no solo concierne a las representaciones léxicas (nombres y verbos abstractos) sino que caracteriza también a la gramática, con sus mecanismos combinatorios y de recursividad.

Es posible que el planteamiento corpóreo tenga que asumir que los aspectos sintácticos del lenguaje son irreductiblemente «simbólicos», aun cuando hay algunas propuestas que intentan también explicar la gramática como procesos corpóreos (Glenberg y Robertson, 2000). Por otra parte, aunque los datos experimentales favorables a la corporeidad son aceptados por la mayoría de los investigadores, las interpretaciones alternativas (no corpóreas) siguen siendo posibles. Así, se ha sugerido que las activaciones motoras que acompañan al lenguaje de acción son meros epifenómenos, mientras que el núcleo del significado, en última instancia seguiría siendo abstracto. Se requerirán nuevos estudios para aclarar estos puntos, pero en conjunto el planteamiento corpóreo es bastante sólido y extremadamente productivo, al generar hipótesis conductuales y neurológicas que han proporcionado resultados fascinantes sobre la cognición humana.

Lecturas recomendadas

- Barsalou, L. (1998). Perceptual symbol systems. *Behavioral and Brain Sciences*, 22, 577-660.
- Gleberg, A. (1997). What memory is for. *Behavioral and Brain Sciences*, 20, 1-55.
- Pulvermüller, F. (1999). Words in the brain's language. *Behavioral and Brain Sciences*, 22, 93-136.
- Vega, M. de, Graesser, A. y Glenberg, A. (2008). Reflecting on the debate. En M. de Vega, A. Glenberg y A. Graesser (eds.), *Symbols and embodiment: Debates on meaning and cognition*. Nueva York: Oxford University Press, pp. 397-440.
- Zwaan, R. (2004). The immersed experiencer: toward an embodied theory of language comprehension. En B. H. Ross (ed.), *The psychology of learning and motivation: advances in research and theory*, vol. 44. San Diego: Elsevier, pp. 35-62.

Referencias bibliográficas

- Barsalou, L., Santos, A., Simmons, W. K. y Wilson, C. D. (2008). Language and simulation in conceptual processing. En M. de Vega, A. Glenberg, y A. Graesser (eds.), *Symbols and embodiment: Debates on meaning and cognition*. Nueva York: Oxford University Press, pp. 245-284.
- Boulenger, V., Mechtouff, L., Thobois, S., Broussolle, E., Jeannerod, M. y Nazir, T. A. (2008). Word processing in Parkinson's disease is impaired for action verbs but not for concrete nouns. *Neuropsychologia*, 46, 743-756.
- Bransford, J. D. y Johnson, M. K. (1972). Contextual prerequisites for understanding: Some investigations of comprehension and recall. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 11,

717-726.

- Buccino, G., Riggio, G., Melli, F., Binkofski, V., Gallese, G. y Rizzolatti, G. (2005). Listening to action-related sentences modulates the activity of the motor system: A combined TMS and behavioral study. *Cognitive Brain Research*, 24, 355-363.
- Damasio, A. R. (1994). *Descartes' error: Emotion, reason and the human brain*. Nueva York: Putnam's Sons.
- Eisenberger, N. I., Lieberman, M. D. y Williams, K. D. (2003). Does rejection hurt? An fMRI study of social exclusion. *Science*, 302, 290-292.
- Fisher, M. H. y Zwaan, R. A. (2008). Embodied language: A review of the role of the motor system in language comprehension. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61, 825-850.
- Gallese, V., Keysers, C. y Rizzolatti, G. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 396-403.
- Garrod, S. y Pickering, M. J. (2004). Why is conversation so easy? *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 8-11.
- Glenberg, A. M. y Kaschak, M. P. (2002). Grounding language in action. *Psychonomic Bulletin & Review*, 9, 558-565.
- y Robertson, D. A. (2000). Symbol grounding and meaning: A comparison of high-dimensional and embodied theories of meaning. *Journal of Memory & Language*, 43, 379-401.
- Harnad, S. (1990). The symbol grounding problem. *Physica D*, 42, 335-346.
- Hauk, O. y Pulvermüller, F. (2004). Neurophysiological distinction of action words in the fronto-central cortex. *Human Brain Mapping*, 21, 191-201.
- Havas, D. A., Glenberg, A. M. y Rinck, M. (2007). Emotion simulation during language comprehension. *Psychonomic Bulletin and Review*, 14, 436-441.
- Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior: A neuropsychological theory*. Nueva York: John Wiley.
- Herrera, E., Rodríguez-Ferreiro, J. y Cuetos, F. (2012). The effect of motion content in action naming by Parkinson's disease patients. *Cortex*, 48, 900-904.
- Holcomb, P., Kounios, J., Anderson, J. y West, W. (1999). Dual-coding, context-availability, and concreteness effects in sentence comprehension: An electrophysiological investigation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 25, 721-742.
- Kintsch, W. (2008). Symbol systems and perceptual representations. Language and simulation in conceptual processing. En M. de Vega, A. Glenberg y A. Graesser (eds.), *Symbols and embodiment: Debates on meaning and cognition*. Nueva York: Oxford University Press, pp. 145-164.
- Kounios, J. y Holcomb, P. (1994). Concreteness effects in semantic processing: ERP evidence supporting dual-coding theory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 20, 804-823.
- Lakoff, G. y Johnson, M. (1980). *Metaphors we live by*. Chicago: Chicago University Press.
- Latinus, M. y Belin P. (2011). Human voice perception. *Current Biology*, 21, 4, 143-145.
- Mahon, B. Z. y Caramazza, A. (2008). A critical look at the embodied cognition hypothesis and a new proposal for grounding conceptual content. *Journal of Physiology-Paris*, 102, 59-70.
- Moll, J. y De Oliveira-Souza, R. (2007). Moral judgments, emotions and the utilitarian brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 11, 319-321.
- Moody, C. L. y Gennari, S. P. (2009). Effects of implied physical effort in sensory-motor and pre-frontal cortex during language comprehension. *NeuroImage*, 49, 782-793.
- Moreno, I., León, I. y De Vega, M. (2013). Action-related language produces mu suppression. *Brain and Cognition*, 82, 236-242.
- Paivio, A. (1971). *Imagery and verbal processes*. Nueva York: Holt, Rinehart, y Winston.
- Pulvermüller, F. (2008). Grounding language in the brain. En M. de Vega, A. M. Glenberg y A. C.

- Graesser (eds.), *Symbols and embodiment: Debates on meaning and cognition*. Nueva York: Oxford University Press, pp. 85-116.
- Pulvermüller, F., Hauk, O., Nikulin, V. e Ilmoniemi, R. J. (2005). Functional links between motor and language systems. *European Journal of Neuroscience*, 21, 793-797.
- , Shtyrov, Y. e Ilmoniemi, R. J. (2003). Spatiotemporal patterns of neural language processing: An MEG study using minimum-norm current estimates. *NeuroImage*, 20, 1020-1025.
- Rizzolatti, G. y Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends in Neuroscience*, 21, 188-194.
- Santana, E. y Vega, M. de (2011). Metaphors are embodied and so are their literal counterparts. *Frontiers in Psychology*, doi:10.3389/fpsyg.2011.00090.
- Santiago, J., Lupiáñez, J., Pérez, E. y Funes, M. J. (2007). Time (also) flies from left to right. *Psychonomic Bulletin & Review*, 14, 512-516.
- Searle, J. R. (1980). Minds, brains and programs. *Behavioral & Brain Sciences*, 3, 417-424.
- Tettamanti, M., Manenti, R., Della Rosa, P., Falini, A., Perani, D., Cappa, S. et al. (2008). Negation in the brain: Modulating action representations. *NeuroImage*, 43, 358-367.
- Tudela, P. (1983). *Psicología Experimental*. Vol. 2. Madrid: UNED.
- Van Elk, M., Van Schie, H. T., Zwaan, R. A. y Bekkering, H. (2010). The functional role of motor activation in language processing: Motor cortical oscillations support lexical-semantic retrieval. *NeuroImage*, 50, 665-677.
- Vega, M. de, Glenberg, A. M., y Graesser, A. C. (2008). *Symbols and embodiment: Debates on meaning and cognition*. Nueva York: Oxford University Press.
- , Moreno, V., y Castillo, D. (2011). The comprehension of action-related sentences may cause interference rather than facilitation on matching actions. *Psychological Research*, doi: 10.1007/s00426-011-0356-1.
- y Urrutia, M. (2011). Counterfactual sentences activate embodied meaning: an action-sentence compatibility effect study. *Journal of Cognitive Psychology*, 23, 962-973.
- Zwaan, R. A. y Madden, C. (2004). Commentary and reply: Updating situation models. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 30, 283-288.

¹ Aunque en este capítulo el concepto de «corporeidad» se aplica únicamente al estudio del significado, el lenguaje es corpóreo en otros aspectos. Por ejemplo, la percepción del habla integra información auditiva, visual y evaluativa, permitiendo la identificación del hablante en caso de conocerlo y, en caso contrario, la activación de sus características físicas como sexo, edad y estatura aproximada, su estado de ánimo y su afectividad, además de otras claves más sutiles (p. ej., Latinus y Belin, 2011).

12. Cognición numérica

Pedro Macizo, Àngels Colomé, Javier García-Orza y
Amparo Herrera

1. La magnitud numérica

1.1 La representación de la magnitud numérica

El aspecto más relevante de un número es la información que proporciona sobre la cantidad o numerosidad, su magnitud. No es extraño, por tanto, que buena parte de la investigación en cognición numérica se haya centrado en comprender cómo nuestro sistema cognitivo procesa este tipo de información. La mayoría de los humanos tenemos la sensación de que los números son precisos y exactos, sin embargo, la investigación indica que no es de forma exacta como los tenemos representados en nuestro cerebro.

En la década de los setenta se iniciaron una serie de estudios conductuales cuyos resultados han sido claves en la caracterización de la representación de la magnitud numérica. Estos estudios mostraron que cuando los individuos realizan una tarea de comparación, en la que tienen que señalar el mayor/menor de dos números, hay dos efectos que aparecen de forma sistemática. El llamado *efecto de la distancia* (p. ej., Moyer y Landauer, 1967) consiste en que cuanto menor es la distancia entre los dos números comparados, mayor es el tiempo de respuesta y el número de errores (p. ej., 2-4 vs. 2-8). El *efecto del tamaño* (p. ej., Antell y Keating, 1983) muestra que manteniendo la misma distancia, el tiempo de respuesta y los errores se incrementan con la magnitud de los números comparados (6-8 vs. 2-4). Otra característica interesante del acceso a la magnitud se observa cuando se pide al sujeto que diga el número de elementos que hay en un conjunto, la tarea de enumeración. Podemos proporcionar respuestas rápidas y eficaces sin necesidad de contar para conjuntos de hasta 3-4 elementos, con un

incremento suave de aproximadamente 50 ms por cada elemento adicional. A esta aprehensión rápida de pequeñas cantidades se le denomina *subitizing* y difiere del comportamiento con conjuntos mayores para los que se precisa un conteo, resultando en un incremento en el tiempo de respuesta de aproximadamente 200 ms por cada elemento añadido (Mandler y Shebo, 1982). Además, cuando se impide el proceso de conteo, el individuo tiene que realizar una estimación que se caracteriza por una mayor variabilidad (Whalen, Gallistel y Gelman, 1999) y una tendencia a la subestimación (Krueger, 1982) a medida que aumenta el tamaño del conjunto.

La similitud entre estos datos y lo que habitualmente se observa en estudios psicofísicos llevó a la propuesta de una representación de la magnitud numérica de tipo analógico y al planteamiento de la metáfora de la línea numérica mental (p. ej., Dehaene, 1992; Gallistel y Gelman, 1992). En la metáfora se sugiere la representación de la magnitud como una línea organizada por proximidad numérica y ordenada de menor a mayor. La representación subjetiva de un número se correspondería con la activación de una parte de esta línea que se extendería a las regiones vecinas. El solapamiento de la activación entre números cercanos explicaría el efecto de la distancia. Además, la diferencia entre representaciones se haría más difusa a medida que aumenta la magnitud numérica, lo que explicaría el efecto del tamaño. Es importante señalar que estos efectos se observan con independencia del tipo de notación y la modalidad de presentación que se utilice. Así, los efectos de la distancia y del tamaño aparecen cuando la numerosidad es presentada en formato simbólico (p. ej., números arábigos o palabras numéricas) y en formato no simbólico (p. ej., conjuntos de puntos) (p. ej., Buckley y Gillman, 1974). Esto llevó a considerar que la representación de la magnitud era amodal. Una vez realizados los procesos iniciales de codificación, la notación simbólica y no simbólica convergería en una representación común (Dehaene, 1992; Gallistel y Gelman, 1992). Más aún, en favor de este tipo de representación común a los diferentes formatos, el uso del paradigma de facilitación en, por ejemplo, la tarea de comparación, muestra una facilitación en el procesamiento del estímulo objetivo (p. ej., 6) que es mayor cuanto menor es la distancia numérica con el estímulo previo (p. ej., 7 vs. 8). Además, el efecto se mantiene incluso cuando la notación de

ambos estímulos es diferente (p. ej., Herrera y Macizo, 2008). Estos datos han sido utilizados como argumento para descartar que la coincidencia de los efectos en las distintas notaciones se deba a diferentes representaciones específicas de cada notación pero con similares propiedades funcionales. Posteriormente retomaremos el tema de la notación numérica al hablar de cómo el lenguaje modula aspectos de la cognición matemática.

Como comentaremos más adelante, los hallazgos observados en adultos también se han documentado en niños preverbales y en diferentes especies animales (para una revisión, Feigenson, Dehaene y Spelke, 2004), por lo que muchos investigadores consideran que nacemos equipados con un sistema numérico preverbal, basado en magnitudes analógicas sobre el que se desarrolla nuestra habilidad matemática (p. ej., Butterworth, 2010; Feigenson *et al.*, 2004).

Se han propuesto varios modelos computacionales que tratan de especificar el funcionamiento de esta representación. En el *modelo de incremento en la variabilidad* (Gallistel y Gelman, 1992) se sugiere que cada número activa una porción o localización en la línea numérica siguiendo una curva Gaussiana, con un pico de activación en la posición correspondiente a la magnitud concreta, extendiéndose de forma decreciente hacia posiciones vecinas. Los números mantendrían una distancia constante a lo largo de la línea, pero la varianza en la curva de activación se incrementaría con la magnitud representada. El *modelo de escalamiento comprimido* (Dehaene 1992) difiere del anterior en que se propone una representación logarítmica de la cantidad, por la que la varianza de la curva de activación se mantendría constante pero la distancia entre representaciones de números disminuiría a medida que aumenta la magnitud. Por tanto, en estos dos modelos, el solapamiento entre distribuciones vecinas aumenta a medida que se incrementa la magnitud numérica, lo que daría lugar a la peor discriminación entre números mayores que define el efecto del tamaño. Una tercera propuesta es el *modelo de sumación o codificación de numerosidad* (Zorzi, Stoianov y Umiltà, 2005), en el que se sugiere que un número activa un segmento de la línea numérica, pero de tal forma que incluye la representación de los números inferiores. Es decir, no existe un punto o región de máxima sintonización en la línea numérica. El modelo explica el

efecto de la distancia porque cuanto más próximos son dos números en su valor, más similar es su representación interna. El efecto del tamaño se produce porque cuanto mayor es la magnitud de los números comparados mayor es el número de unidades en común.

Los tres modelos pueden reproducir los hallazgos observados en la conducta humana, por lo que sería difícil decantarse por una de las propuestas. Sin embargo, estudios recientes utilizando la técnica de registro unicelular en monos mientras buscaban el conjunto con la misma cantidad de elementos que la muestra vista previamente (tarea numérica de emparejamiento a la muestra), han demostrado que las neuronas de la corteza prefrontal y parietal se activan sintonizadas a las cantidades y el análisis de los patrones de activación de estas poblaciones de neuronas parece ajustarse al modelo de escalamiento comprimido (Nieder y Miller, 2004). Puesto que se ha demostrado que algunas especies animales presentan efectos similares a los observados en humanos en tareas numéricas (p. ej., Brannon y Terrace, 1998), parece plausible hipotetizar un cierto paralelismo en la codificación numérica entre monos y humanos. No obstante, algunos autores consideran necesario incluir una codificación intermedia en términos similares a lo propuesto en el modelo de sumación cuando la numerosidad se presenta en formato no simbólico (p. ej., Dehaene y Changeaux, 1993). Esta codificación actuaría como entrada o *input* para los detectores de numerosidad en los que la codificación seguiría lo propuesto en el modelo de escalamiento comprimido.

Por último, dentro de los modelos computacionales hay que destacar una propuesta reciente de Verguts, Fias y Stevens (2005) en la que se va un paso más allá, al demostrar cómo un sistema de representación aproximada de la numerosidad como el que propone el modelo de escalamiento comprimido puede aprender a representar de forma exacta la numerosidad a partir de la presentación de símbolos numéricos. En términos generales, la activación de la representación ante símbolos numéricos se caracterizaría por curvas con una variabilidad muy reducida. El desarrollo de esta representación exacta dependería de la frecuencia de uso de los símbolos numéricos, y en adultos iría bastante más allá de números de una sola cifra.

1.2 El componente espacial de la representación de magnitud

A finales del siglo XIX, Galton (1881) escribió un ensayo en el que comentaba las experiencias que una serie de individuos decían tener cuando pensaban sobre los números. Estas personas decían que, de forma automática, sin intención, veían los números localizados en un espacio mental estructurado. Las formas numéricas variaban de un individuo a otro. Para algunos consistían en líneas simples y para otros eran formas complejas. Posteriormente, otros autores han descrito casos similares (p. ej., Seron, Pesenti, Noël, Deloche, y Cornet, 1992). Estas experiencias particulares sugerían una conexión entre números y espacio que investigaciones posteriores han confirmado. El interés resurgió tras el hallazgo casual, en una tarea de comparación numérica, de que las respuestas a números menores eran más rápidas con la mano izquierda que con la derecha, mientras que para los números mayores ocurría lo contrario. Esta asociación menor/izquierda y mayor/derecha es conocida como efecto SNARC (*Spatial-Numerical Association of Response Codes*; Dehaene, Dupoux, y Mehler, 1990). Los autores sugirieron que la representación de la magnitud está asociada con información espacial, añadiendo una organización espacial de izquierda a derecha a la línea numérica mental.

El efecto SNARC no solo se observa en situaciones en las que la magnitud numérica es relevante; de hecho, en la mayoría de los estudios, se ha utilizado una tarea de juicios de paridad (p. ej., Dehaene, Bossini y Giraux, 1993). Más aún, el efecto aparece incluso cuando la información numérica es totalmente irrelevante, como en tareas de detección de fonemas o en juicios de orientación espacial (p. ej., Lammertyn, Fias y Lauwereyns, 2002; aunque véase Fias, 2001). La asociación se observa con independencia del tipo de efector, apareciendo con respuestas sacádicas (Fischer, Warlop, Hill y Fias, 2004), con movimiento de los pies (Schwarz y Müller, 2006) o señalando con una sola mano (Fischer, 2003).

Varios estudios han mostrado que el efecto es bastante flexible y dependiente de contexto. La asociación depende de la magnitud relativa dentro del rango de números utilizados en la tarea. Por ejemplo, el número 5 estará asociado al lado derecho si el rango de números utilizados va de 1 a 5,

pero estará asociado al lado izquierdo si el rango va de 5 a 9 (p. ej., Dehaene *et al.*, 1993). El efecto se invierte cuando se induce al individuo a pensar en un reloj analógico, donde los números menores están situados a la derecha (Bächtold, Baumüller y Brugger, 1998). Más aún, se ha demostrado que el efecto se elimina cuando la tarea numérica (tarea de comparación o juicios de paridad) se realiza en condiciones de carga de memoria de trabajo (Herrera, Macizo y Semenza, 2008). Así, más que una característica inherente de la representación, podría tratarse de un aspecto que se construye durante la realización de tareas numéricas.

Se ha sugerido que la asociación entre números y espacio podría tener un origen cultural relacionado, en concreto, con la dirección de la lectura y la escritura. La posibilidad se planteó ante el hallazgo de un efecto SNARC reducido e incluso inverso (menor/derecha y mayor/izquierda) en poblaciones con dirección de la lectura de derecha a izquierda (Dehaene *et al.*, 1993). Sin embargo, esta explicación resulta problemática cuando se consideran los resultados con población japonesa, cuya dirección de lectura es de arriba abajo, pero que muestra una asociación menor/abajo y mayor/arriba, contraria a lo que se predeciría por sus hábitos de lectura (Itto y Hatta, 2004). Recientemente, se ha planteado como posible origen la forma en que usamos los dedos al inicio del aprendizaje del conteo. Contar con las manos es una actividad inherentemente espacial por la que pasan los individuos durante el desarrollo en todas las culturas (Butterworth, 2010). Este argumento explicativo de la asociación entre números y espacio a partir de la actividad manual en el conteo ha sido denominado hipótesis de la *cognición manumérica* (Wood y Fischer, 2008) y podría incluirse dentro del campo teórico más amplio de la cognición corpórea (*embodied cognition*), perspectiva que asume que todo proceso psicológico y toda representación mental crece y se forja combinando la morfología corporal, los sistemas sensoriales, los sistemas motores y las emociones (Glenberg, 2010).

1.3 Sustrato neuronal

Desde los primeros estudios se ha señalado el lóbulo parietal como una estructura importante en la cognición matemática. Los estudios con pacientes

neuropsicológicos mostraban que las lesiones que afectaban a la región occipitoparietal solían caracterizarse por un déficit en el procesamiento numérico (Benton, 1987). Como se expondrá más adelante, estos estudios han sido importantes para disociar diferentes aspectos implicados en las habilidades matemáticas, pero a la hora de delimitar el sustrato neuronal que subyace a la representación de la magnitud numérica el mayor progreso ha venido del uso de técnicas de neuroimagen funcional.

Los primeros avances en este sentido se produjeron con la reconstrucción cortical de dipolos de los componentes evocados asociados a eventos (*event related potentials*, ERP) promediados del registro electrofisiológico cerebral que se veían afectados por manipulaciones de la cantidad. Estos análisis confirmaron la importancia de regiones parietooccipitales en la comparación numérica (Dehaene, 1996). El uso de técnicas que permiten una mayor resolución espacial como la tomografía por emisión de positrones (*positron emission tomography*, PET) y, posteriormente, las imágenes por resonancia magnética funcional (*functional magnetic resonance imaging*, fMRI) señalaron de forma más específica al surco intraparietal (IPS) de ambos hemisferios como la estructura crucial para la representación de la magnitud numérica. La activación de esta región aumenta a medida que la tarea incrementa la demanda de manipulación mental de las cantidades. Así, la activación es mayor en el cálculo o la comparación que en la simple lectura de números (p. ej., Chochon, Cohen, Van de Moortele y Dehaene, 1999). En tareas de cálculo, la activación difiere según el tipo de operación, siendo mayor en la resta y la suma que en la multiplicación, en la que el resultado suele recuperarse directamente de la memoria (p. ej., Lee, 2000). La activación es también mayor cuando los sujetos realizan cálculos aproximados que cuando computan cálculos. Además, la activación se ve modulada por parámetros como la magnitud absoluta y la distancia numérica en tareas de comparación con independencia del formato de presentación (Piazza, Mechelli, Butterworth y Price, 2002).

Algunos autores han sugerido que la modulación de la activación en el IPS por la distancia numérica podría estar relacionada con la localización de recursos atencionales y con la selección de respuesta (Göbel, Johansen-Berg, Behrens y Ruyschworth, 2004). Sin embargo, la activación del IPS se ha

observado en presencia de estímulos numéricos incluso cuando no se requiere una respuesta. En el paradigma de habituación-recuperación, los participantes observan pasivamente la presentación repetida de un número en notación simbólica o no simbólica, con la eventual presentación de otro número diferente. Los resultados muestran una disminución progresiva de la activación del IPS durante el periodo de habituación, así como una recuperación de la activación con el cambio de numerosidad (p. ej., Cantlon, Brannon, Carter y Pelphrey, 2006). Además, la recuperación de la activación es mayor cuanto mayor es la distancia numérica entre el estímulo de habituación y el nuevo (Piazza, Izard, Pinel, Le Bihan y Dehaene, 2004). Por tanto, la participación del IPS parece independiente de elementos relacionados con la respuesta.

Como hemos dicho, se asume que el IPS de ambos hemisferios es crucial en la representación de la magnitud, sin embargo, existe cierta asimetría que podría estar relacionada con la adquisición de símbolos numéricos y la mayor exactitud en la representación que estos implican. Por ejemplo, en estudios con registro de actividad eléctrica cortical, se ha documentado que las diferencias producidas por el efecto de la distancia son mayores en el hemisferio derecho que en el izquierdo (p. ej., Dehaene, 1996). Estudios con RMf, comparando los patrones de activación en adultos y niños parecen indicar que la activación del IPS izquierdo durante el procesamiento de la magnitud numérica se incrementa con la edad (Cantlon *et al.*, 2006). Además, los dos hemisferios parecen estar involucrados de forma diferente en el cálculo aproximado y exacto, de manera que el cálculo aproximado correlaciona con una mayor activación en el IPS derecho, mientras que el cálculo exacto correlaciona con una mayor activación del IPS izquierdo (Piazza, Mechelli, Price y Butterworth, 2006).

Estas asimetrías han llevado a la sugerencia de que en el curso del desarrollo la representación numérica en el IPS izquierdo se vuelve progresivamente más precisa, permitiendo la construcción y desarrollo del procesamiento exacto de los números (Piazza, Pinel, Le Bihan y Dehaene, 2007). Esta propuesta es acorde con la observación de que lesiones masivas en el hemisferio izquierdo se pueden acompañar de problemas para el cálculo preservando, sin embargo, ciertas habilidades como la distinción entre menor

y mayor, y el cálculo aproximado (Dehaene y Cohen, 1997). También es acorde con la evidencia de diferencias anatómicas en el IPS izquierdo entre individuos con y sin déficit en tareas de cálculo (Isaacs, Edmons, Lucas y Gadian, 2001).

2. El modelo de triple código y la neuropsicología del procesamiento numérico

2.1 El modelo de triple código

En las páginas anteriores hemos descrito cómo las personas tienen representada la magnitud numérica. Sin embargo, en la cognición numérica se involucran otros contenidos y procesos (p. ej., la información de paridad, los hechos aritméticos, etc.) que son recogidos en marcos generales de la cognición numérica como el modelo de triple código (Dehaene, 1992). La representación de la magnitud numérica o línea mental (descrita arriba) asociada con el IPS sería uno de los códigos del modelo. Un segundo código sería el verbal-auditivo asociado al procesamiento de palabras numéricas y a los hechos aritméticos, esto es, operaciones simples memorizadas verbalmente como las tablas de multiplicar, que no tenemos que calcular cada vez. Este código implicaría regiones perisilvianas, ganglios basales y núcleos talámicos del hemisferio izquierdo. Finalmente, el código visual estaría involucrado en el procesamiento de números arábigos y se emplearía, además, en el procesamiento de la paridad numérica y en tareas de cálculo multidígito. Este último sistema estaría asociado a regiones inferiores occipitotemporales pertenecientes a la vía ventral visual.

Aunque la evidencia empírica a favor de este modelo es muy amplia y se ha obtenido con una gran variedad de metodologías (conductual, neuroimagen, electrofisiológica, etc.), nos centraremos aquí en estudios de carácter neuropsicológico.

2.2 Disociaciones entre la representación de cantidad y otras representaciones semánticas

Según el modelo de Dehaene (1992), la representación de la semántica asociada a los números (la magnitud numérica) sería diferente a la de otras categorías semánticas no numéricas (p. ej., animales, vegetales, etc.). El estudio de sujetos con lesiones neurológicas parece confirmar este extremo, e incluso la idea de que la representación de cantidad sería independiente de algunos significados asociados a los números que no implican necesariamente magnitud (orden, información enciclopédica, etcétera).

Cipolotti, Butterworth y Denes (1991) han descrito, posiblemente, el caso más extremo de alteración específica de la semántica numérica. Su paciente, C. G., había sufrido daños en áreas parietales del hemisferio izquierdo que produjeron un síndrome de Gertsman (acalculia, agnosia digital, agrafia y desorientación espacial). En el área numérica era incapaz de realizar cualquier tarea de comprensión numérica que implicara números mayores de 4 como, por ejemplo, decidir si 5 era menor que 6. Por el contrario, la paciente no tenía problemas para entender otras palabras o dibujos, ni para entender otras magnitudes como el tamaño. Otros casos de pacientes con daños neurológicos limitados a zonas parietales han mostrado un patrón similar (Dehaene y Cohen, 1997; Delazer y Butterworth, 1997).

El estudio de pacientes con demencia semántica, una alteración degenerativa de los lóbulos temporales, ha proporcionado la disociación contraria: sujetos con problemas en la comprensión del mundo con conocimiento numérico preservado, lo que parece confirmar la independencia entre ambos tipos de conocimiento. Diferentes estudios han mostrado que pacientes con demencia semántica tenían un rendimiento normal en tareas de comparación de puntos, comparación de números arábigos, bisección de números (¿qué número se encuentra entre 3 y 7?), posicionamiento de números en una escala analógica y estimación de la numerosidad (p. ej., Lemer, Dehaene, Spelke y Cohen, 2003). Además, cuando se controlaba el tiempo de respuesta en tareas de comparación numérica, se observaba un efecto normal de la distancia, lo que proporciona más apoyo a la preservación del conocimiento numérico en ausencia de otro conocimiento semántico no numérico (p. ej., Zamarian, Karner, Benke, Donnemiller y Delazer, 2006; aunque véase Julien, Thompson, Neary y Snowden, 2010, para evidencia contradictoria).

Como hemos visto, los datos de disociaciones entre la semántica numérica y la general parecen bastante claros, pero además sugieren que la representación de cantidad tendría un carácter muy específico y podría disociarse de otros conocimientos numéricos. Por ejemplo, el paciente M. A. R. (Dehaene y Cohen, 1997) era incapaz de realizar tareas de comparación de números en cualquier formato (arábigo, verbal y con puntos), pero no tenía problemas para realizar tareas numéricas cuando estas se daban en un contexto en el que se podía aplicar conocimiento enciclopédico (p. ej., no tenía problemas para calcular horas, pasando del formato de 24 al de 12 horas; ni para hacer estimaciones en contextos familiares, o para decidir sobre la paridad de los números). De manera similar, Delazer y Butterworth (1997) describen a S. E., un paciente que si bien era incapaz de realizar tareas relacionadas con la cardinalidad de los números (sumar, incluso de 1 en 1), no tenía problemas para recitar la secuencia numérica, lo que apoya la representación específica de la cantidad numérica (cardinalidad) frente a la representación de la secuencia.

En resumen, aunque la evidencia no es definitiva, los datos parecen apoyar la existencia de una representación específica de la cantidad, que sería independiente no solo del conocimiento del mundo, sino también de otros aspectos de la cognición numérica, como la ordinalidad de los números o, como veremos en el siguiente epígrafe, la capacidad para realizar operaciones de cálculo.

2.3 Disociaciones del cálculo

En el modelo de triple código descrito arriba (Dehaene, 1992) se asume que en el cálculo simple (operaciones con cifras de un dígito) están implicados diferentes códigos en función del tipo de operación a realizar (suma, resta, multiplicación o división). Las multiplicaciones, fruto de su aprendizaje eminentemente memorístico en la escuela, estarían almacenadas en un código verbal y se asociarían a áreas del hemisferio izquierdo clásicamente implicadas en el procesamiento lingüístico (p. ej., giro angular, ganglios basales, etc.). Por el contrario, para calcular las restas, al igual que para la comparación o el cálculo aproximado, se manipularía la representación de la

magnitud implicando, por tanto, la activación bilateral del IPS. Las sumas, dependiendo de diferencias individuales, se podrían resolver haciendo uso de un código de representación u otro.

La principal evidencia para proponer esta organización procede del estudio de sujetos con lesiones neurológicas en los que se han encontrado disociaciones entre el rendimiento en tareas de multiplicación y de resta. Dehaene y Cohen (1997) describieron el caso de M. A. R., un hombre zurdo afectado por daños en zonas parietales que mostraba un rendimiento más deficiente en la realización de restas y divisiones (25 y 46% correctas, respectivamente) que en sumas y multiplicaciones (68 y 73% correctas, respectivamente) (p. ej., ver Dagenbach y McCloskey, 1992; Lee, 2000; Lemer *et al.*, 2003; para casos similares). En ese mismo trabajo se describe también a B. O. O., que había sufrido una hemorragia cerebral que afectó a áreas del núcleo lenticular y la cápsula interna del hemisferio izquierdo. B. O. O. presentaba más dificultades con las multiplicaciones (72% correctas) que en sumas o restas (94% correctas en ambos casos) (p. ej., véase Lemer *et al.*, 2003; Van Harskamp, Rudge y Cipolotti, 2002; para casos similares). Dehaene y Cohen concluyeron que M. A. R. sufría una alteración del sistema de cantidad estando preservado el sistema verbal, lo que le permitiría ciertas habilidades de cálculo en ausencia de comprensión numérica, mientras que B. O. O. tendría afectadas las representaciones verbales implicadas en el almacenamiento de las multiplicaciones, en el marco de un sistema de cantidad preservado que le permitiría realizar con escasos errores tanto sumas como restas.

De acuerdo con las predicciones de su modelo, Dehaene y Cohen (1997) exploraron también si asociados al déficit en restas se observaban dificultades en la realización de otras tareas que implican el código de la cantidad y si se producían problemas en la recuperación de otras secuencias verbales asociadas al déficit en la multiplicación. En línea con lo predicho para un déficit en la representación de la cantidad, M. A. R. presentaba grandes dificultades en tareas como la comparación de magnitudes, el cálculo aproximado o la bisección de números. Por el contrario, no tenía problemas para hacer la bisección en contextos no numéricos (¿qué mes va entre enero y mayo?) o para hacer juicios de paridad. A su vez, B. O. O. presentaba

problemas para recitar el abecedario y canciones familiares (aunque fue capaz de decir los días de la semana y recitar los meses del año), pero no para realizar las tareas de cantidad en las que fallaba M. A. R.

La disociación entre estas tareas en paralelo con la hallada entre restas y multiplicaciones da soporte al modelo de triple código, pero además refuta otro de los modelos clásicos de procesamiento numérico, el modelo de McCloskey (1992). De acuerdo con este, existiría una representación de carácter semántico que se emplearía en todo tipo de tarea numérica, explicándose las disociaciones entre operaciones por la existencia de diferentes módulos para cada operación aritmética a los que se accedería una vez activada la representación semántica numérica. Este modelo no puede afrontar, sin embargo, la existencia simultánea de fallos en la semántica numérica junto con la preservación de las multiplicaciones que se observa en M. A. R.

Existen también algunos datos difíciles de explicar desde el modelo de triple código. Como hemos señalado, el modelo predice una clara asociación entre tareas que implican la cantidad numérica y la resta, sin embargo, Van Harskamp *et al.* (2002) describen el caso de S. S., con daños extensos en los lóbulos temporal y parietal izquierdo tras problemas vasculares. La paciente mostró un rendimiento totalmente normal en tareas de comparación, bisección y estimación numérica junto a un déficit en la realización de restas (54% correctas) y habilidades para la multiplicación preservadas (90% correctas). Otra predicción del modelo de triple código que parece problemática es la que hace referencia a que no debería darse el caso de un paciente con preservación de la multiplicación y la resta que muestre problemas en la suma, puesto que estas se resolverán bien por la recuperación automática del resultado, como en el caso de las multiplicaciones simples, o bien por manipulación de la cantidad como en el caso de las restas. Sin embargo, Van Harskamp *et al.* describieron al paciente F. S., que mostraba un déficit específico en las sumas simples (41% de aciertos), en el marco de buenas habilidades para la resta y la multiplicación (respectivamente 95 y 96% correctas). Dehaene, Piazza, Pinel y Cohen (2003) han contraargumentado que la mayoría de los errores de F. S. en la suma estaban relacionados con las multiplicaciones (p. ej., $3 + 5 = 15$), por lo que

realmente no se puede hablar de la existencia de un déficit para la suma, sino de la incapacidad de F. S. para inhibir las respuestas automáticas de la multiplicación. El problema de esta afirmación es que deja sin explicar por qué esos mismos errores relacionados con la multiplicación que aparecen en las sumas no se dan también en la realización de las restas.

En resumen, el panorama descrito, aunque parece favorecer la visión del modelo de triple código, y por tanto la existencia de dos sistemas representacionales implicados en las operaciones simples, uno verbal y otro de cantidad, muestra algunos datos difíciles de encajar.

3. Lenguaje y cognición numérica

3.1 El lenguaje modela la cognición numérica

La idea de que el lenguaje modula la cognición numérica no es nueva. Como hemos comentado antes, hace 20 años, en uno de los modelos más aceptados sobre procesamiento numérico, el modelo de triple código (Dehaene, 1992), se sugirió la existencia de un sistema asociado al lenguaje para el procesamiento de números verbales que, además, estaría involucrado en tareas numéricas específicas como el conteo o la recuperación de hechos aritméticos. Por otro lado, como también citamos anteriormente, se asume que la representación de la magnitud es amodal y se relaciona con la activación cerebral del IPS. Sin embargo, cuando las personas realizan tareas que implican el procesamiento de la magnitud con números verbales, además de la activación del IPS, se produce una activación adicional del giro angular del hemisferio izquierdo asociada al uso de un código numérico de naturaleza lingüística (Dehaene *et al.*, 2003). Además, Cohen Kadosh, Muggleton, Silvanto y Walsh (2010) han observado mediante estudios de estimulación magnética transcraneal (*transcranial magnetic stimulation*, TMS) que la estimulación del IPS en el hemisferio derecho e izquierdo produce una facilitación en el procesamiento de información numérica que parece ser específica al formato de presentación (números arábigos o números verbales). Según los autores, estos resultados podrían indicar la existencia de grupos de

neuronas especializadas en la codificación de la magnitud según el formato (lingüístico o no) de la información numérica.

Aunque estas investigaciones apuntan a que la representación de la magnitud podría estar mediatizada por el lenguaje (tema aún en debate, véase Cohen Kadosh y Walsh, 2009, para una discusión), lo cierto es que la influencia del lenguaje en la cognición numérica es más que evidente y es comúnmente aceptada en el acceso a la magnitud.

3.2 Influencia del lenguaje en el acceso a la magnitud numérica

Para acceder a la magnitud de los números partimos de una entrada sensorial que en el caso del formato simbólico, puede ser lingüística (números verbales) o no (p. ej., números arábigos). Se ha postulado de manera explícita una clara diferenciación en la manera de acceder a la magnitud según la tarea a realizar y el formato de la información de entrada. Así, en *el modelo de doble ruta* (p. ej., Reynvoet y Brysbaert, 2004), se proponen dos vías de procesamiento, una semántica (acceso a la magnitud) y otra asemántica. Según el modelo, ambas vías están siempre disponibles. Sin embargo, el punto clave de esta propuesta es que el peso de una u otra vía depende, entre otros factores, del formato lingüístico de la información numérica que se procesa. Así, la ruta semántica es más utilizada durante el procesamiento de números arábigos frente a los verbales, mientras que lo opuesto sucede en el caso de la ruta asemántica. Por ejemplo, en una tarea de comparación numérica (que requiere el acceso a la magnitud), se ha observado mediante RMf, una mayor activación del IPS en el caso de números arábigos respecto a los verbales, y una mayor activación de áreas cerebrales asociadas a la lectura de palabras en el caso de números verbales (Pinel *et al.*, 2001).

De manera adicional a las diferencias en la importancia de las rutas de acceso a la magnitud (semántica y asemántica) según el formato numérico (no lingüístico y lingüístico, respectivamente), se han propuesto otras diferencias entre formatos durante la codificación. Por un lado, la información numérica de naturaleza verbal se procesaría más lentamente y de manera menos automática que la misma información presentada en otros formatos numéricos (p. ej., números arábigos). Por ejemplo, Fias, Brysbaert,

Geypens y d'Ydewalle (1996) encontraron que cuando los participantes tenían que decidir si el nombre de un número arábigo contenía el sonido /e/, en sus respuestas se observaba el efecto SNARC, considerado como manifestación del acceso a la representación de magnitud (ver apartados anteriores). Sin embargo, el efecto no se observó cuando la tarea de monitorización de fonemas se realizó con palabras numéricas (Fias, 2001). La diferencia entre las dos notaciones también parece ocurrir en tareas donde los individuos tienen que decidir cuál de dos números es físicamente mayor (o menor). Un efecto de interferencia del tamaño numérico se ha observado cuando la información se presenta como números arábigos, pero no cuando se presenta como palabras numéricas (p. ej., Itto y Hatta, 2003). Finalmente, hay también evidencia sobre diferencias en la velocidad de procesamiento entre números arábigos y palabras numéricas en función del tipo de tarea. En tareas semánticas (p. ej., comparación numérica o juicios de paridad) las respuestas suelen ser más rápidas ante números arábigos, pero en el caso de tareas de denominación, las respuestas son más rápidas para palabras numéricas (p. ej., Herrera y Macizo, 2012).

Por otro lado, el análisis de ERP ha permitido una disociación temporal más fina entre las etapas de acceso y procesamiento de la magnitud (p. ej., Deahene, 1996; Pinel *et al.*, 2001). En estos estudios se ha demostrado que las diferencias debidas al formato (palabras numéricas frente a números arábigos) se producen en ventanas temporales tempranas asociadas a la identificación de los estímulos. Por ejemplo, el componente N1 (pico de voltaje negativo que se observa pasados 100 ms del procesamiento de los estímulos) se produce antes y más lateralizado en el hemisferio izquierdo en el caso de los números verbales frente a números arábigos, lo que es interpretado como un análisis visual más temprano en el caso de las palabras numéricas. Además, con números verbales, se obtiene un efecto de la longitud de las palabras numéricas de manera que las cortas se asocian a una amplitud más negativa que las largas en regiones bilaterales parietotemporales entre los 100 y 200 ms postestímulo. Sin embargo, estos efectos tempranos debidos al formato son independientes de otros, más tardíos, asociados al procesamiento de la magnitud. Por ejemplo, la manipulación de la distancia numérica modula la amplitud de la positividad

posterior pasados 200 ms de la presentación del estímulo (P2p), de forma que las distancias numéricas cortas se asocian a una mayor amplitud del P2p que las largas. Además, estas diferencias se observan con independencia del formato numérico. Así pues, los estudios de ERP indican que las diferencias entre números verbales y arábigos se producen durante la codificación y acceso a la magnitud (entre 100 y 200 ms postestímulo), mientras que los efectos asociados a la magnitud numérica (entre los 200 y 300 ms postestímulo) no parecen depender del formato. La ausencia de efectos del formato en el procesamiento de la magnitud obtenida en estudios de ERP contradice el estudio de Cohen Kadosh *et al.* (2010; citado arriba) en el que, utilizando la TMS, se observaron sutiles diferencias debidas al formato numérico en la región del IPS durante el procesamiento de la magnitud. Es posible que las diferencias entre estudios se deban al uso de metodologías diferentes, con resolución espacial más fina en el caso de la TMS frente a los ERP. En cualquier caso, el debate sobre este punto continúa abierto.

La evidencia de cómo el lenguaje modula el acceso a la magnitud se ha obtenido principalmente en investigaciones con números de una sola cifra. Ahora bien, otra cuestión a plantearnos es el posible efecto del lenguaje durante la codificación de números de más de un dígito. En este sentido, hay dos grandes enfoques que explican el procesamiento de números multidígito (p. ej., números de dos dígitos, 2D). Desde una postura holística, se considera que los números 2D se procesan de forma unitaria de manera que se accedería a su magnitud absoluta como un todo. Por el contrario, desde una perspectiva descomposicional se asume que las personas analizan separadamente la decena y la unidad de estos números (Nuerk, Weger y Willmes, 2001). Una fuente de evidencia a favor de la descomposición viene del efecto de compatibilidad decena-unidad: A las personas les resulta más fácil decidir que 68 es mayor que 51 que decidir que 56 es mayor que 39 (Nuerk *et al.*, 2001; Macizo y Herrera, 2011). El efecto implica que, además de la distancia absoluta entre dos números (17 en ambas comparaciones) las personas son sensibles al resultado de comparar la decena y la unidad por separado de forma que cuando ambas son de igual signo (ensayos compatibles, 68-51, donde $6 > 5$ y $8 > 1$), el procesamiento es más fácil que cuando no lo son (ensayos incompatibles, 56-39, donde $5 > 3$ pero $6 < 9$).

Además, estudios con RMf demuestran que este efecto de compatibilidad modula la región anterior de la IPS del hemisferio derecho, por lo que el efecto tendría implicaciones en el procesamiento de la magnitud (Wood, Nuerk y Willmes, 2006).

El punto importante para el tema que nos ocupa es que el efecto de compatibilidad decena-unidad, inicialmente observado con números arábigos, depende de la lengua cuando los números se presentan en formato verbal. En lenguas sin la propiedad de inversión, en que los números 2D verbales siguen el mismo orden decena-unidad que los arábigos (español, inglés, italiano, etc.; p. ej., 47 = «cuarenta y siete»), se observa nuevamente el efecto de compatibilidad decena-unidad mientras que el efecto desaparece en lenguas con la propiedad de inversión en que el orden de escritura de los números verbales es unidad-decena (alemán, 47 = «siebenundvierzig» —siete y cuarenta—). Estos resultados indican que, aunque las personas analizan por separado los dígitos de los números 2D verbales, el mayor peso recaerá en la unidad o en la decena según las características de la lengua (con o sin inversión, respectivamente; Macizo, Herrera, Paolieri y Román, 2010). Más allá, se ha observado que las personas bilingües se ven afectadas por el formato lingüístico de los números en cada una de las lenguas que conocen. De esta manera, un bilingüe con una primera lengua (L1) alemán y una segunda lengua (L2) italiano, procesará un mismo número 2D verbal de manera diferente según la lengua de presentación (más relevancia de la unidad en L1 pero más relevancia de la decena en L2). Además, el efecto del orden de la decena y la unidad según la lengua, se ha observado en estudios de corte evolutivo. Así, los niños italianos tienen menos problemas que los alemanes al acceder a la magnitud con palabras numéricas debido a la correspondencia que se da en italiano pero no en alemán, entre el formato lingüístico de los números verbales y su posición en la línea mental numérica (Pixner, Moeller, Hermanova, Nuerk y Kaufmann, 2010, para una revisión).

3.3 Influencia del lenguaje en el cálculo

En los párrafos anteriores hemos señalado que el lenguaje influye en la representación y acceso a la magnitud. Sin embargo, la influencia del

lenguaje se extiende a otras áreas de la cognición numérica como es el caso de las operaciones aritméticas simples (con cifras de un solo dígito) y complejas (con operandos de más de un dígito que requieren estrategias procedimentales para su resolución). Así, se han demostrado diferencias entre culturas al realizar operaciones mentales simples como sumas o restas que parecen estar mediadas por el uso de un código lingüístico. Por ejemplo, se ha observado que los hablantes de lenguas indoeuropeas (p. ej., inglés), al realizar adiciones, utilizan más un código fonológico para retener el subtotal de la suma de la unidad durante la suma de la decena (por ejemplo, 2 en la suma de $63 + 19$) que personas de lengua asiática (p. ej., chino). Además, a nivel neural se ha observado más actividad en la región perisilviana asociada a la memoria de trabajo fonológica en hablantes de inglés vs. chino durante este tipo de sumas (Tang, Zhang, Chen, Feng, Ji, Shen *et al.*, 2006). Estas y otras diferencias entre lenguas podrían deberse a la cultura en que se aprenden las operaciones aritméticas y, más concretamente, a la práctica en el repaso verbal de las operaciones frente al uso del ábaco.

Adicionalmente, la relación entre el cálculo y el código lingüístico también se observa en estudios donde la recuperación de hechos aritméticos (p. ej., multiplicaciones simples) resulta perjudicada cuando se bloquea el componente fonológico de la memoria del trabajo (p. ej., mediante una tarea concurrente de supresión articulatoria, Lee y Kang, 2002). Por otro lado, también se ha encontrado que la estructura de las palabras numéricas (p. ej., lenguas con base 10 como el italiano o español, donde 35 es «treinta y cinco», frente a lenguas que usan la base 20 como el vasco donde 35 es «veinte y quince»), determina la manera en que las personas realizan las sumas. Por ejemplo, los hablantes vascos realizan más rápidamente sumas cuyos operandos siguen la estructura de su lengua en base 20 ($20 + 15$) (Colomé, Laka y Sebastián-Gallés, 2010). Ambos resultados apoyarían la hipótesis de un almacenaje de los hechos aritméticos en código verbal (Dehaene, 1992).

Más allá, en el caso del cómputo, se ha propuesto que las personas que hablan más de una lengua tendrían representados los hechos aritméticos en L1 y L2 de manera separada aunque interconectada (p. ej., Campbell y Epp, 2004). En general, los estudios realizados en el campo del cómputo con

personas bilingües sugieren que, con independencia de la fluidez en una o varias lenguas, estos hablantes realizan el cálculo más eficientemente en la lengua en que los han aprendido, normalmente su L1. Por ejemplo, un bilingüe chino-inglés (L1-L2, respectivamente) realizará mejor la tarea de cálculo si la información se presenta y se produce en chino frente al inglés. Además, la relación asociativa entre hechos aritméticos será mayor en la L1 del bilingüe que en la L2. Por ejemplo, en una tarea de verificación de sumas ($4 + 3 = 12$; respuesta incorrecta), el número 12 crea confusión al ser el resultado de la multiplicación de los operandos (es decir, se ha producido la coactivación de hechos aritméticos asociados a la multiplicación durante la resolución de la suma). Pues bien, esta confusión es mayor cuando los números verbales son presentados en L1 frente a L2 indicando, por tanto, que la relación entre los hechos aritméticos depende de la lengua y es más fuerte en la L1 de los hablantes bilingües (Rusconi, Galfano y Job, 2007, para una revisión).

En resumen, en este apartado hemos revisado las relaciones entre el lenguaje y la cognición numérica. Hemos observado que la representación y acceso a la representación de la magnitud presenta diferencias debidas al formato. Además, la forma de procesar números verbales de dos cifras es modulada por la lengua del hablante. Finalmente, las operaciones matemáticas y la manera en que utilizamos los hechos aritméticos también están moduladas por la lengua que manejan las personas. En consecuencia, podemos concluir que el lenguaje influye en distintos aspectos de la cognición numérica.

4. Cognición numérica y desarrollo

4.1 La representación preverbal de la cantidad

Se ha demostrado que los bebés poseen habilidades sorprendentes relacionadas con la percepción de las cantidades, lo que, como vimos, refuerza la idea de que dispondríamos de un sistema innato de procesamiento numérico que además compartiríamos con otras especies. Quizá la evidencia

a edad más temprana de dicho sistema proviene de una investigación realizada por Izard, Sann, Spelke y Streri (2009) con bebés de tan solo 49 horas de vida. Izard y sus colaboradores familiarizaron a los recién nacidos con una secuencia que contenía un número fijo de sílabas (por ejemplo 4) y que se presentó repetidamente. Tras un par de minutos de exposición, las sílabas continuaron sonando a la vez que se les mostraban imágenes formadas por el mismo (4) o diferente (12) número de figuras geométricas. Los bebés miraron durante más tiempo la imagen que contenía el mismo número de elementos que la secuencia de sílabas, lo que se interpretó como una preferencia por la cantidad a la que habían sido habituados. Izard y colaboradores concluyeron que los bebés que acaban de nacer poseen ya una representación abstracta o amodal de la cantidad que se activaría ante estímulos tanto visuales como auditivos. Sin embargo, dicha representación es aproximada y solo permite discriminar entre cantidades suficientemente distantes: en este caso, los bebés percibieron también diferencias entre 6 y 18 objetos, pero fracasaron cuando se comparaban las cantidades de 4 y 8 objetos. Estudios recientes han demostrado que la precisión con que las cantidades se representan aumenta con la edad, sobre todo durante los primeros diez años de vida (véase, por ejemplo, Piazza, Facoetti, Trussardi, Berteletti, Conte *et al.*, 2010), pero incluso los adultos no podemos discriminar cantidades que difieran en una ratio inferior a 7:8.

En el primer apartado hablamos también de una representación precisa de la magnitud que se limitaría a cantidades menores de cinco. ¿Disponen los bebés de dicha representación? Parecería que así es. En un estudio realizado por Feigenson y colaboradores (Feigenson, Carey, y Hauser, 2002) bebés de 10 a 12 meses observaron cómo el experimentador escondía diversas cantidades de galletas en dos cubos. Posteriormente se les permitió gatear hacia los cubos, suponiendo que los niños escogerían orientarse hacia el que contuviera mayor cantidad de galletas. Los resultados mostraron que los niños prefirieron el cubo que contenía dos al que contenía una galleta, así como el de tres *versus* dos galletas. Sin embargo, cuando uno de los cubos contenía un número de galletas que excedía su capacidad de registro de cantidades exactas respondieron al azar, incluso si las cantidades a discriminar eran tan distantes como tres y seis. El mismo grupo de

investigadoras llevó a cabo un segundo estudio (Feigenson y Carey, 2003) en el que bebés de entre 12 y 14 meses veían cómo se escondían uno, dos o tres objetos en una caja. Cuando posteriormente se les permitía meter la mano para cogerlos, buscaban exactamente estas cantidades. Por el contrario, cuando la caja escondía cuatro objetos, los niños recuperaban un par de ellos y dejaban de buscar, como si al superar el límite de su capacidad, su atención hubiera dejado de registrar los objetos presentes. Se confirma pues que, a diferencia de lo que sucede con magnitudes mayores, los bebés son capaces de representar pequeñas colecciones de objetos de forma exacta, discriminando un número N , de $N+1$ o $N-1$. De nuevo, esta representación cambia con el tiempo, lo que se traduce, no en una mayor precisión, sino en un incremento de los objetos que pueden registrarse, que pasa de uno sobre los seis meses, a tres o cuatro poco después del año de nacer (Piazza, 2010); esta será la capacidad máxima también en la edad adulta. ¿Cómo conseguimos superar este límite y determinar la cardinalidad precisa de conjuntos superiores? ¿Cómo logramos obtener un resultado exacto al realizar un cálculo aritmético, independientemente de la magnitud de las cantidades que estemos manipulando? La mayoría de los autores está de acuerdo en considerar que la adquisición de símbolos que representan las cantidades de forma categórica —esto es, los números— es lo que nos permite llevar a cabo este salto cualitativo.

4.2 De las representaciones preverbales al conteo

La relación entre las palabras —los números— y su significado —la cantidad— resulta curiosa. Los niños aprenden la secuencia de números mucho antes de saber que hacen referencia a cantidades exactas. Inicialmente la secuencia de números constituye una cadena indivisible que los niños recitan como una letanía («unodostrescuatrocincos...») sin distinguir ni siquiera los límites de las palabras. Posteriormente empiezan a identificar los números que la conforman, pero solo pueden emplear la cadena empezando por el principio, es decir, por el uno. Más tarde los números irán adquiriendo una identidad, de manera que será posible empezar a contar desde diversos puntos de la secuencia, y finalmente el niño adquirirá la destreza suficiente para poder

contar hacia adelante y hacia atrás, lo que facilitará el uso de la secuencia en el cálculo (Fuson, 1988).

Sin embargo, es evidente que contar no implica solamente recitar la cadena de números como si de una oración o poema se tratase. Para llevar a cabo un conteo correcto es necesario, por un lado, que el niño establezca una correspondencia uno-a-uno entre los elementos que se cuentan y las palabras en la secuencia. Por otro lado, el niño debe comprender que la posición de un número dentro de la secuencia se relaciona directamente con su significado, de modo que la cardinalidad de un conjunto corresponderá al número de elementos que van desde el inicio de la lista hasta el último número empleado. A finales de los años setenta, Gelman y Gallistel (1978) propusieron que los niños dispondrían de un conjunto de principios innatos que definirían qué es una secuencia aceptable de conteo y guiarían su proceso de aprendizaje. Los principios fundamentales serían precisamente la correspondencia uno-a-uno entre los números y los elementos a contar, la cardinalidad, es decir, el hecho de que el último número empleado indique la numerosidad de todo el conjunto contado, el orden estable con que deben emplearse las etiquetas numéricas para que mantengan su significado, y el hecho que los números pueden usarse para determinar la cantidad de cualquier cosa. A estos principios se añadiría un quinto, menos crucial, sobre la irrelevancia del orden en que se cuentan los elementos.

Desde su propuesta inicial, numerosos estudios han confirmado la importancia de estos principios para un correcto conteo. La mayoría (p. ej., Kamawar, LeFevre, Bisanz, Fast, Skawrchuk *et al.*, 2010) mostraron escenas en las que un muñeco contaba objetos respetando o violando alguno de los principios, y se pedía al niño que juzgara si el muñeco estaba contando correctamente. Sin embargo, los resultados han puesto en duda el carácter innato de los principios: incluso más de un año después de ser capaces de contar adecuadamente dos o tres elementos, los niños muestran problemas para distinguir los requisitos necesarios para un correcto conteo de otros rasgos superfluos aunque presentes habitualmente (por ejemplo, contar de izquierda a derecha). Esto ha llevado a considerar que los principios se inferirían conectando los símbolos con la representación innata de la cantidad, a través de la propia práctica y de la observación del conteo

realizado por otros.

4.3 La representación de la cantidad subyacente al uso de los símbolos numéricos

Otro aspecto particular de la adquisición del significado de los números es que es un proceso lento (Wynn, 1992). Los niños aprenden que los números hacen referencia a cantidades alrededor de los dos años, y aplican los principios del conteo de forma correcta —aunque rígida (véase arriba)— sobre los cuatro. En medio, adquieren los significados exactos de los números del uno al cuatro de manera secuencial. Alrededor de los dos años son solo capaces de discriminar uno de cualquier número mayor: si deben dar al experimentador un juguete del montón que tienen delante lo harán correctamente, pero si se les pide un número mayor, cogerán una cantidad aleatoria de objetos. Al cabo de seis meses aproximadamente, descubren el significado del número dos y lo utilizan de modo consistente, pero siguen equivocándose cuando se les pide que escojan, entre dos tarjetas con tres y cuatro figuritas, aquella que contiene tres elementos; de nuevo harán falta unos seis meses más para adquirir el significado exacto de tres, y otros seis para dominar el cuatro. A partir de dicha cantidad, sin embargo, se produce un cambio radical y los niños descubren de golpe el significado exacto de todos los números que conocen.

Este peculiar patrón de adquisición ha llevado a proponer diversas hipótesis sobre qué tipo de representación semántica de la cantidad asociaríamos a los símbolos (para una revisión véase Le Corre y Carey, 2007, o Piazza, 2010). Según algunos autores (p. ej., Le Corre y Carey, 2007), el salto que se produce entre la adquisición de los números menores de cuatro y los mayores coincide sospechosamente con los límites de capacidad de la representación exacta de pequeñas colecciones, responsable del *subitizing*. Por este motivo, consideran que dicha representación es la que subyace a la adquisición de los símbolos numéricos. Más concretamente, argumentan que para cada cantidad entre uno y tres-cuatro, los niños poseen un modelo mental en su memoria a largo plazo y un procedimiento por el que el número X puede ser aplicado a cualquier conjunto que encuentren que pueda ponerse

en una correspondencia uno-a-uno con dicho modelo. Por ejemplo, para el número dos, dicho modelo tendría la forma {a, b}: si los niños ven dos perros {perro1, perro2}, asociarían cada uno de ellos con un elemento del modelo, después de lo cual podrían emplear la palabra «dos» para referirse a la cantidad de perros presentes. Así, los niños dispondrían de modelos para las diversas cantidades, que mantendrían una relación: al aumentar la cantidad de uno, aumentarían de la misma forma los elementos de dicho modelo. Tras aprender de este modo el significado de los primeros números, los niños relacionarían la forma verbal de estos números con las que han aprendido de memoria y en un orden determinado en la secuencia de contar, con lo cual a partir de un proceso de inducción entenderían que para cualquier elemento de dicha lista, si un número se refiere a la cantidad N, el siguiente hará referencia a N+1.

Otros autores (p. ej., Feigenson *et al.*, 2004) han considerado que adquirimos los principios del conteo relacionando los números con las dos representaciones de la cantidad: la representación exacta nos aportaría el concepto de «objetos numerables» y la idea de «añadir un elemento», mientras que la representación aproximada haría que tuviéramos la inclinación a procesar la cardinalidad del conjunto como un todo.

Finalmente², un tercer grupo de investigadores (p. ej., Piazza 2010; Wynn, 1992) considera que los símbolos numéricos se apoyan solamente en la representación aproximada de la cantidad.

En la actualidad no existen evidencias conclusivas a favor de una de estas tres hipótesis. Por un lado, algunos estudios parecen confirmar la importancia de la representación exacta de los elementos de pequeños conjuntos. En un trabajo reciente Le Corre y Carey (2007) descubrieron que pasaban seis meses entre que los niños adquirían los principios del conteo y eran capaces de estimar la cardinalidad de conjuntos con más de cuatro objetos. Por lo tanto, según estas autoras, la representación aproximada de cantidades mayores no tendría ningún papel en la adquisición de dichos principios.

Otro estudio llevado a cabo por Huang, Spelke y Snedeker (2010) consistió en entrenar a niños que ya dominaban los números dos y tres en el número siguiente de la lista, es decir, respectivamente, tres y cuatro. Los resultados de ambos grupos mostraron un patrón muy distinto. Los niños que

debían adquirir el número tres no fueron capaces de generalizar su uso a objetos distintos de aquellos que se les habían mostrado durante el entrenamiento. Por el contrario, los niños entrenados en el número cuatro sí lo aplicaron correctamente a otros referentes. Sin embargo, mostraron tener una representación imprecisa de este número: fueron capaces de elegir la tarjeta que contenía cuatro elementos cuando se emparejaba con una con diez o dieciséis, pero cuando se presentaba con otra que mostraba cinco o seis objetos, fracasaron. Huang y colaboradores consideraron que los resultados de ambos grupos estaban mostrando la influencia de dos representaciones de la cantidad distintas. En el caso del número tres, los niños estarían emparejando los objetos con un *modelo mental de tres elementos* que contendría información sobre la categoría básica de los objetos con que se había formado, por lo que los niños podrían haber inferido que no se podía usar para otros referentes. En cuanto al número cuatro, los niños lo habrían asociado con una representación aproximada de la cantidad y de ahí su imprecisión.

Recientemente, Piazza (2010) ha presentado algunos datos sobre la representación aproximada que podrían explicar el salto hallado entre la adquisición de los números hasta tres-cuatro y aquellos mayores, sin necesidad de postular el uso de una representación diferente para las cantidades pequeñas. Por una parte, hay datos que indican que la representación aproximada de los números no se limita a las cantidades grandes, sino que abarcaría también a las menores de cuatro (p. ej., Izard, Dehaene-Lambertz y Dehaene, 2008). A la vez, sabemos que las representaciones de cantidades pequeñas son más precisas que las mayores, lo que explicaría el conocido efecto del tamaño. Por otra parte, ya dijimos anteriormente que la representación, aunque aproximada, va haciéndose más precisa con el tiempo. Combinando ambos factores, Piazza propone que los niños solo podrán entender correctamente el número «tres» cuando sean capaces de distinguir de forma precisa la cantidad a la que hace referencia respecto a las cantidades de dos y cuatro. A favor de su hipótesis, numerosos estudios (p. ej., Wynn, 1992) sitúan la adquisición del número tres alrededor de los tres años, fecha que coincide con el momento en que los niños son capaces de discriminar entre cantidades que difieren en una ratio de 3:4, y por

lo tanto, entre tres y cuatro.

Resumiendo, la adquisición del conteo requiere relacionar los símbolos numéricos con sus correspondientes cantidades, pero puesto que disponemos de dos representaciones innatas de la cantidad, no está claro todavía qué papel desempeña cada una de ellas. Los futuros estudios tendrán que tener en cuenta además datos recientes que muestran que la relación entre símbolos y cantidad es bidireccional: el hecho de poseer una representación simbólica parece influir a su vez en la precisión de la representación aproximada, en la que se ha visto, por ejemplo, que conseguimos una mayor exactitud que tribus del Amazonas con escaso vocabulario numérico (Dehaene, Piazza, Izard y Pica, citado en Dehaene, 2011).

5. Conclusiones

En este capítulo hemos ofrecido una revisión general sobre la cognición numérica. Hemos partido del concepto de magnitud al ser, posiblemente, el contenido más importante asociado a los números. Hemos descrito efectos clásicos (efecto de la distancia, del tamaño) y propiedades espaciales asociadas a la magnitud que han llevado a proponer distintos modelos cognitivos sobre la manera en que las personas representamos la información de cantidad. Con independencia de las diferencias entre los modelos, parece haber consenso al asumir la participación del surco intraparietal en la representación de la magnitud numérica. En un segundo apartado hemos encajado el concepto de magnitud numérica dentro de un modelo integrado (el modelo de triple código) que da cuenta de otros aspectos de la cognición numérica. En ese apartado nos hemos centrado en estudios de corte neuropsicológico que parecen verificar la idea de una semántica numérica dissociable de una semántica general (conocimiento del mundo). Además, hemos descrito disociaciones de cálculo que confirman la idea de códigos especializados para unas operaciones (p. ej., las multiplicaciones y la recuperación de hechos aritméticos almacenados verbalmente) u otras (p. ej., las sumas o restas que podrían implicar el sistema de la magnitud). A continuación hemos descrito cómo el lenguaje parece modular la cognición

numérica. Nos hemos centrado en las diferencias durante el acceso a la magnitud según el formato lingüístico (o no) de cifras de uno y dos dígitos para describir, finalmente, diferencias culturales en la manera de realizar el cálculo que parecen estar mediatizadas por el lenguaje y la manera de adquisición de la información numérica. En un último apartado nos hemos centrado en el aspecto evolutivo de la cognición numérica para demostrar que los niños parecen poseer habilidades innatas para procesar magnitudes aproximadas pero que con la adquisición del conteo (representación simbólica) se produce un salto cualitativo que nos permite el cálculo preciso y la determinación exacta de las cantidades.

Lecturas recomendadas

- Cohen Kadosh, R. y Walsh V. (2009). Numerical representation in the parietal lobes: Abstract or not abstract? *Behavioral and Brain Sciences*, 32, 313-328.
- Dehaene, S., Piazza, M., Pinel, P. y Cohen, L. (2003). Three parietal circuits for number processing. *Cognitive Neuropsychology*, 20, 487-506.
- Le Corre, M. y Carey, S. (2007). One, two, three, four, nothing more: an investigation of the conceptual sources of the verbal counting principles. *Cognition*, 105, 395-438.
- Piazza, M. (2010). Neurocognitive start-up tools for symbolic number representations. *Trends in Cognitive Sciences*, 14, 542-551.
- Verguts, T., Fias, W., y Stevens, M. (2005). A model of exact small-number representation. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12, 66-80.

Referencias bibliográficas

- Antell, S. E. y Keating, L. E. (1983). Perception of numerical invariance in neonates. *Child Development*, 54, 695-701.
- Bächtold, D., Baumüller, M. y Brugger, P. (1998). Stimulus-response compatibility in representational space. *Neuropsychologia*, 36, 731-735.
- Benton, A. L. (1987). Mathematical disability and the Gerstmann syndrome. En G. Deloche y X. Seron (eds.), *Mathematical disabilities: A cognitive neuropsychological perspective*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum, pp. 111-120.
- Brannon, E. M. y Terrace, H. S. (1998). Ordering of numerosities 1 to 9 by monkeys. *Science*, 282, 746-749.
- Buckley, P. B. y Gillman, C. B. (1974). Comparisons of digits and dot patterns. *Journal of Experimental Psychology*, 103, 1131-1136.
- Butterworth, B. (2010). Foundational numerical capacities and the origins of dyscalculia. *Trends in*

- Cognitive Sciences*, 14, 534-541.
- Campbell, J. I. D. y Epp, L. J. (2004). An encoding complex approach to numerical cognition in Chinese-English bilinguals. *Canadian Journal of Experimental Psychology*, 58, 229-244.
- Cantlon, J. F., Brannon, E. M., Carter, E. J. y Pelphrey, K. A. (2006). Functional imaging of numerical processing in adults and 4-y-old children. *PLoS Biology*, 4, 844-854.
- Chochon, F., Cohen, L., Van de Moortele, P. F. y Dehaene, S. (1999). Differential contributions of the left and right inferior parietal lobules to number processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 11, 617-630.
- Cipolotti, L., Butterworth, B. y Denes, G. (1991). A specific deficit for numbers in a case of dense acalculia. *Brain*, 114, 2619-2637.
- Cohen Kadosh, R., Muggleton, N., Silvano, J. y Walsh, V. (2010). Double dissociation of format-dependent and number specific neurons in human parietal cortex. *Cerebral Cortex*, 20, 2166-2171.
- y Walsh V. (2009). Numerical representation in the parietal lobes: Abstract or not abstract? *Behavioral and Brain Sciences*, 32, 313-328.
- Colomé, A., Laka, I. y Sebastián-Gallés, N. (2010). Language effects in addition. How you say it counts. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 63, 965-983.
- Dagenbach, D. y McCloskey, M. (1992). The organization of arithmetic facts in memory: Evidence from a brain-damaged patient. *Brain and Cognition*, 20, 345-366.
- Dehaene, S. (1992). Varieties of numerical abilities. *Cognition*, 44, 1-42.
- (1996). The organization of brain activations in number comparison: Event-related potential and additive-factors method. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 47-68.
- (2011). *The number sense: how the mind creates mathematics*, ed. revisada y aumentada. Nueva York: Oxford University Press.
- , Bossini, S. y Giraux, P. (1993). The mental representation of parity and number magnitude. *Journal of Experimental Psychology: General*, 122, 371-396.
- y Changeaux, J. P. (1993). Developmental of elementary numerical abilities: A neuronal model. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 5, 390-407.
- y Cohen, L. (1997). Cerebral pathways for calculation: Double dissociation between rote verbal and quantitative knowledge of arithmetic. *Cortex*, 33, 219-250.
- , Dupoux, E. y Mehler, J. (1990). Is numerical comparison digital? Analogical and symbolic effects in two-digit number comparison. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception & Performance*, 16, 626-641.
- , Piazza, M., Pinel, P. y Cohen, L. (2003). Three parietal circuits for number processing. *Cognitive Neuropsychology*, 20, 487-506.
- Delazer, M. y Butterworth, B. (1997). A dissociation of number meanings. *Cognitive Neuropsychology*, 14, 613-636.
- Feigenson, L. y Carey, S. (2003). Tracking individuals via object-files: evidence from infants» manual search. *Developmental Science*, 6:5, 568-584.
- , — y Hauser, M. (2002). The representations underlying infants' choice of more: object files versus analog magnitudes. *Psychological Science*, 13, 150-156.
- , Dehaene, S., y Spelke, E. (2004). Core systems of number. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 307-314.
- Fias, W. (2001). Two routes for the processing of verbal numbers: Evidence from the SNARC effect. *Psychological Research*, 65, 250-259.
- , Brysbaert, M., Geypens, F., y d'Ydewalle, G. (1996). The importance of magnitude information in numerical processing: Evidence from the SNARC effect. *Mathematical Cognition*, 2, 95-110.
- Fischer, M. H. (2003). Spatial representations in number processing- evidence from a pointing task. *Visual Cognition*, 10, 493-508.

- , Warlop, N., Hill, R. L. y Fias, W. (2004). Oculomotor bias induced by number perception. *Experimental Psychology*, 51, 1-7.
- Fuson, K. C. (1988). *Children's counting and concepts of number*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Gallistel, C. R. y Gelman, R. (1992). Preverbal and verbal counting and computation. *Cognition*, 44, 43-74.
- Galton, F. (1881). Visualized Numerals. *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 10, 85-102.
- Gelman, R. y Gallistel, C. R. (1978). *The child's understanding of number*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Glenberg, A. M. (2010). Embodiment as a unifying perspective for psychology. *Cognitive Science*, 1, 586-596.
- Göbel, S. M., Johansen-Berg, H., Behrens, T. y Ruyschworth, M. F. (2004). Response-selection-related parietal activation during number comparison. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 16, 1536-1551.
- Herrera, A. y Macizo, P. (2008). Cross-notational semantic priming between symbolic and nonsymbolic numerosity. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 61, 1538-1552.
- y — (2012). Semantic processing in the production of numerals across notations. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 38, 40-51.
- y — y Semenza, C. (2008). The role of working memory in the association between number magnitude and space. *Acta Psychologica*, 128, 225-237.
- Huang, Y. T., Spelke, E. S. y Snedeker, J. (2010). When is *four* far more than *three*?: children's generalization of newly acquired number words. *Psychological Science*, 21, 600-606.
- Isaacs, E. B., Edmons, C. J., Lucas, A. y Gadian, D. G. (2001). Calculation difficulties in children of very low birthweight. A neural correlate. *Brain*, 124, 1701-1707.
- Itto, Y. y Hatta, T. (2003). Semantic processing of Arabic, Kanji, and Kana numbers: Evidence from interference in physical and numerical size judgments. *Memory & Cognition*, 31, 360-368.
- y — (2004). Spatial structure of quantitative representation of numbers: Evidence from SNARC effect. *Memory & Cognition*, 32, 662-673.
- Izard, V., Dehaene-Lambertz, G. y Dehaene, S. (2008). Distinct cerebral pathways for object identity and number in human infants. *PLoS Biology*, 6, 275-285.
- , Sann, C., Spelke, E. S. y Streri, A. (2009). Newborn infants perceive abstract numbers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 10382-10385.
- Julien, C. L., Thomson, J. C., Neary, D. y Snowden, J. S. (2010). Understanding quantity in semantic dementia. *Cognitive Neuropsychology*, 27, 3-29.
- Kamawar, D., LeFevre, J. A., Bisanz, J., Fast, L., Skawrchuk, S. L., Smith-Chant, B. y Penner-Wilger, M. (2010). Knowledge of counting principles: How relevant is order irrelevance? *Journal of Experimental Child Psychology*, 105, 138-145.
- Krueger, L. E. (1982). Single judgments of numerosity. *Perception & Psychophysics*, 31, 175-182.
- Lammertyn, J., Fias, W. y Lauwereyns, J. (2002). Semantic influences on feature-based attention due to overlap of neural circuits. *Cortex*, 38, 878-882.
- Le Corre, M. y Carey, S. (2007). One, two, three, four, nothing more: an investigation of the conceptual sources of the verbal counting principles. *Cognition*, 105, 395-438.
- Lee, K. M. (2000). Cortical areas differentially involved in multiplication and subtraction: A functional magnetic resonance imaging study and correlation with a case of selective acalculia. *Annals of Neurology*, 48, 657-661.
- y Kang, S. Y. (2002). Arithmetic operation and working memory: Differential suppression in dual tasks. *Cognition*, 83, B63-B68.
- Lemer, C., Dehaene, S., Spelke, E. y Cohen, L. (2003). Approximate quantities and exact number words: Dissociable systems. *Neuropsychologia*, 41, 1942-1958.

- Macizo, P. y Herrera, A. (2011). Cognitive control in number processing: Evidence from the unit-decade compatibility effect. *Acta Psychologica*, 136, 112-118.
- , —, Paolieri, D. y Román, P. (2010). Two-Digit Number Processing in Bilinguals: Exploring the Unit-Decade Compatibility Effect. *Applied Psycholinguistics*, 31, 651-669.
- Mandler, G. y Shebo, B. J. (1982). Subitizing: An analysis of its component processes. *Journal of Experimental Psychology: General*, 11, 1-22.
- McCloskey, M. (1992). Cognitive mechanisms in numerical processing: Evidence from acquired dyscalculia. *Cognition*, 44, 107-157.
- Moyer, R. S. y Landauer, T. K. (1967). Time required for judgments of numerical inequality. *Nature*, 215, 1519-1520.
- Nieder, A. y Miller, E. K. (2004). A parieto-frontal network for visual numerical information in the monkey. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 101, 7457-7462.
- Nuerk, H. C., Weger, U. y Willmes, K. (2001). Decade breaks in the mental number line? Putting the tens and units back in different bins. *Cognition*, 82, B25-B33.
- Piazza, M. (2010). Neurocognitive start-up tools for symbolic number representations. *Trends in Cognitive Sciences*, 14, 542-551.
- , Facoetti, A., Trussardi, A. N., Berteletti, I., Conte, S., Lucangeli, D., Dehaene, S. y Zorzi, M. (2010). Developmental trajectory of number acuity reveals a severe impairment in developmental dyscalculia. *Cognition*, 116, 33-41.
- , Izar, V., Pinel, P., Le Bihan, D. y Dehaene, S. (2004). Tuning curves for approximate numerosity in the human intraparietal sulcus. *Neuron*, 44, 547-555.
- , Mechelli, A., Butterworth, B. y Price, C. J. (2002). Are subitizing and counting implemented as separated or functionally overlapping processes? *NeuroImage*, 15, 435-446.
- , —, Price, C. J. y Butterworth, B. (2006). Exact and approximate judgments of visual and auditory numerosity: an fMRI study. *Brain Research*, 1106, 177-188.
- , Pinel, P., Le Bihan, D. y Dehaene, S. (2007). A magnitude code common to numerosities and number symbols in human intraparietal cortex. *Neuron*, 53, 293-305.
- Pixner, S., Moeller, K., Hermanova, V., Nuerk, H. C. y Kaufmann, L. (2011). Whorf reloaded: Language effects on nonverbal number processing in first grade: A trilingual study. *Journal of Experimental Child Psychology*, 108, 371-382.
- Reynvoet, B. y Brysbaert, M. (2004). Cross-notation number *priming* investigated at different stimulus onset asynchronies in parity and naming tasks. *Experimental Psychology*, 51, 81-90.
- Rusconi, E., Galfano, G. y Job, R. (2007). Bilingualism and cognitive arithmetic. En I. Kecskes y L. Albertazzi (eds.). *Cognitive aspects of bilingualism*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, pp. 153-174.
- Schwarz, W. y Müller, D. (2006). Spatial associations in number-related tasks: A comparison of manual and pedal responses. *Experimental Psychology*, 53, 4-15.
- Seron, X., Pesenti, M., Noël, M. P., Deloche, G. y Cornet, J. A. (1992). Images of numbers, or «When 98 upper left and 6 sky blue». *Cognition*, 44, 159-196.
- Tang, Y., Zhang, W. T., Chen, K. W., Feng, S. G., Ji, Y., Shen, J. X. *et al.* (2006). Arithmetic processing in the brain shaped by cultures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 10775-10780.
- Van Harskamp, N. J., Rudge, P. y Cipolotti, L. (2002). Are multiplication facts implemented by the left supramarginal and angular gyri? *Neuropsychologia*, 40, 1786-1793.
- Verguts, T., Fias, W. y Stevens, M. (2005). A model of exact small-number representation. *Psychonomic Bulletin & Review*, 12, 66-80.
- Whalen, J., Gallistel, C. R. y Gelman, R. (1999). Nonverbal counting in humans: The psychophysics of number representation. *Psychological Science*, 10, 130-137.

- Wood, G. y Fischer, M. H. (2008). Numbers, space, and action - From finger counting to the mental number line and beyond. *Cortex*, 44, 353-358.
- , Nuerk, H. C. y Willmes, K. (2006). Neural representation of two-digit numbers: A parametric fMRI study. *NeuroImage*, 29, 358-367.
- Wynn, K. (1992). Children's acquisition of the number words and the counting system. *Cognitive Psychology*, 24, 220-251.
- Zamarian, L., Karner, E., Benke, T., Donnemiller, E. y Delazer, M. (2006). Knowing 7-8, but not the meaning of «elephant»: Evidence for the dissociation between numerical and non-numerical semantic knowledge. *Neuropsychologia*, 44, 1708-1723.
- Zorzi, M., Stoianov, I. y Umiltà, C. (2005). Computational modeling of numerical cognition. En J. I. D. Campbell (ed.), *Handbook of Mathematical Cognition*. Nueva York: Psychology Press, pp. 67-83.
-

[2](#) Existe una cuarta alternativa propuesta en los últimos años por Butterworth (2010). Este autor considera que poseemos una representación innata exacta de cualquier cantidad, grande o pequeña, además de la capacidad de percibir los conjuntos, no como una serie de individuos, sino como un objeto en sí que puede tener sus propiedades como, por ejemplo, una numerosidad concreta. Por el momento su idea se apoya sobre todo en datos obtenidos a partir de simulaciones en una red neuronal (Zorzi, Stoianov y Umiltà, 2005) y no tiene evidencias sobre la adquisición en edad infantil, por lo que hemos decidido no incluirlo aquí.

13. Funciones ejecutivas

Pilar Andrés, M.^a Jesús Funes y Francisco Barceló

1. Introducción

Nacido de los esfuerzos iniciales de comprender las funciones prefrontales, el concepto de «funciones ejecutivas» empezó a utilizarse con más fuerza a partir de la influencia del modelo de memoria de trabajo de Baddeley y Hitch (1974) y la descripción de un «síndrome disejecutivo» (del ejecutivo central) observado en pacientes neuropsicológicos (Baddeley, 1986; Baddeley y Wilson, 1988). En una acepción general, el concepto de «sistema ejecutivo» incluye un conjunto de procesos (de inhibición, de planificación, de flexibilidad, de control...) cuya función principal es la de facilitar la adaptación del sujeto a nuevas situaciones. En la transición conceptual que se observó desde el estudio de las funciones «frontales» a las funciones «ejecutivas», se invirtió mucho esfuerzo en una caracterización más específica de lo que se entendía por funciones ejecutivas. Aunque siga siendo una iniciativa difícil por la naturaleza elusiva del concepto, varios autores han propuesto ciertos criterios habitualmente utilizados para postular la intervención de procesos ejecutivos. No es el objetivo de este capítulo describir en detalle estas caracterizaciones, pero sí mencionar que criterios como novedad, conciencia, inhibición y flexibilidad aparecen como común denominador (Norman y Shallice, 1980; Rabbitt, 1997).

El objetivo de este capítulo es presentar una visión dinámica y actualizada de tres aspectos del estudio de las funciones ejecutivas. En primer lugar describiremos la evolución conceptual en el estudio del sustrato neuronal de estas funciones, desde una localización frontal hacia un sustrato cerebral más distribuido. En segundo lugar, describiremos los estudios recientes sobre los fenómenos de adaptación al conflicto, y cómo estos ponen de relieve la

necesidad de disociar diferentes procesos o mecanismos de regulación cognitiva. Finalmente, describiremos una visión teórica integradora como es la reciente aparición de los modelos probabilísticos del control cognitivo.

2. El sustrato neuronal de las funciones ejecutivas

Durante muchos años se ha considerado el lóbulo frontal como el sustrato neurológico de las funciones ejecutivas, casi estableciendo un vínculo exclusivo entre funciones «frontales» y «ejecutivas». Sin embargo, tal identificación no está exenta de dificultades. El objetivo de esta sección será presentar brevemente tales dificultades e introducir la evidencia que justifica cierto cambio en la concepción del sustrato neuronal del funcionamiento ejecutivo. Parte de esta evolución viene dada por observaciones empíricas difíciles de explicar por una concepción que equipara funciones frontales y ejecutivas. En primer lugar, la literatura neuropsicológica tradicional se ha basado en el estudio de pacientes con lesiones que se extendían más allá del lóbulo frontal (p. ej., Burgess y Shallice, 1996; Luria, 1978) dando lugar a falsas conclusiones en lo que a la relación entre funciones ejecutivas y localización se refiere. En segundo lugar, existe un sinfín de patologías difusas o lesiones cerebrales no frontales que pueden dar lugar a déficits ejecutivos. Por otro lado, los pacientes con lesiones que afectan exclusivamente a los lóbulos frontales suelen presentar pocas o ninguna dificultad con los test ejecutivos (Ahola *et al.*, 1996; Andrés y Van der Linden, 2001, 2002). Finalmente, con la llegada de los métodos de neuroimagen, se han podido poner de manifiesto redes neuronales difusas que sostienen el funcionamiento ejecutivo, lo que ha permitido desviar el foco de atención del lóbulo frontal en sí mismo hacia una concepción más global, en la que se proclama el control ejecutivo como el resultado de las interacciones entre las diversas redes neuronales y las diferentes zonas corticales y subcorticales del cerebro (véase Andrés, 2003 para una revisión).

En este apartado, presentaremos los datos que invitan a tal reconsideración. Para ello, nos centraremos en los mecanismos de inhibición,

una función tradicionalmente atribuida al sistema ejecutivo o frontal y concebida como un mecanismo fundamental de supresión de representaciones o procesos activados previamente (Harnishfeger, 1995).

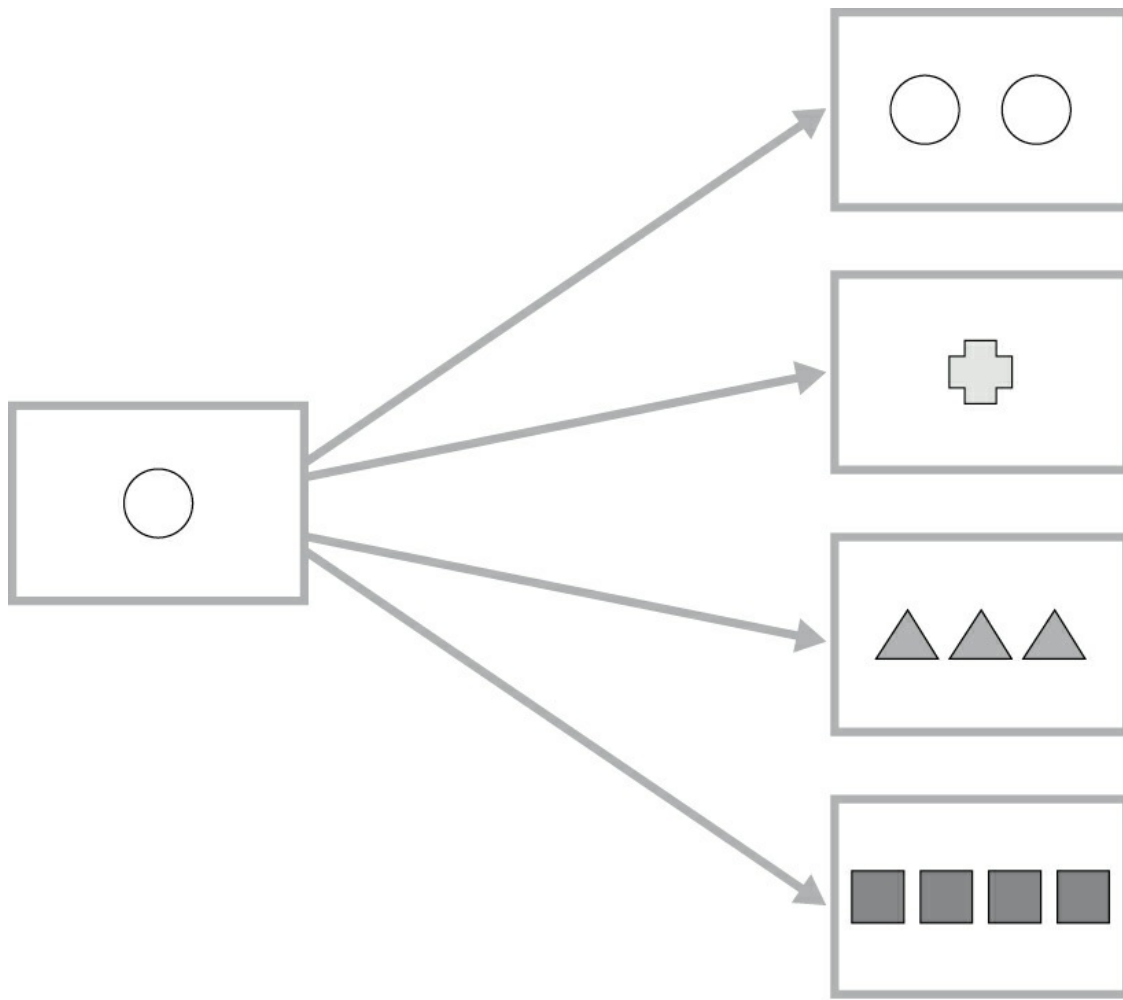
La hipótesis del vínculo frontal-ejecutivo tiene su origen en numerosos estudios realizados con monos y perros lobotomizados (véase, por ejemplo, Pribram, 1973) que mostraban una sensibilidad excesiva a las interferencias. También se ha descrito con frecuencia un aumento de la sensibilidad a la interferencia en pacientes frontales (Luria, 1978; véase Stuss, 1991, para una revisión). Dentro ya de la tradición más experimental de la neuropsicología, se han utilizado tradicionalmente dos test para medir las capacidades de inhibición: el test de clasificación de cartas de Wisconsin (WCST) y el test de Stroop. La evidencia empírica con estos dos test será evaluada a continuación.

En el WCST (Grant y Berg, 1948), se presentan al sujeto cuatro cartas-estímulo que se diferencian por el color, la forma y el número de figuras dibujadas (ver figura 13.1). El sujeto recibe igualmente un conjunto de cartas-respuesta similares a las cartas-estímulo y que deberá colocar una a una ante las cartas-estímulo en función del criterio de clasificación que el sujeto tendrá que descubrir a partir de las respuestas que dé el experimentador. La primera regla seleccionada por el sujeto se considera de oficio como correcta (por ejemplo, la forma). Después de haber seguido esta regla durante un cierto número de ensayos (10 o 6 según la versión de la prueba), el examinador avisa de que la regla en curso cambia, y a partir del siguiente ensayo el sujeto deberá clasificar las cartas en función de un criterio diferente (por ejemplo, el color). El hecho de responder según la regla anteriormente correcta se considera un error de perseveración, y la presencia de numerosos errores de este tipo es considerada el resultado de una dificultad de inhibición.

Esta prueba fue primeramente utilizada para examinar el razonamiento abstracto en los pacientes epilépticos operados para extirpar las zonas cerebrales responsables de la epilepsia. Los resultados mostraron unos niveles de rendimiento inferior en los pacientes frontales en relación con los pacientes afectados de lesiones en otras zonas cerebrales. Desde este estudio, el WCST pasó a ser considerado una herramienta clave para el diagnóstico de una disfunción frontal. No obstante, aunque las lesiones frontales puedan

comportar efectivamente un déficit en esta prueba, las lesiones situadas fuera de los lóbulos frontales pueden llevar al mismo resultado (ver Mountain y Snow-William, 1993 para una revisión). Por ejemplo, existen déficits en el WCST en pacientes afectados de crisis de epilepsia parciales complejas de origen temporal (Giovagnoli, 2001).

Figura 13.1 Ejemplo de carta respuesta y cartas estímulo en el WCST



La ausencia de un vínculo específico entre el WCST y una región (frontal) específica viene apoyada también por los estudios de neuroimagen, ya que se han observado modificaciones de la actividad cerebral durante la realización de esta tarea a nivel de vastas redes neuronales. En esta línea, Lie, Specht, Marshall y Fink (2006) han realizado un estudio por resonancia magnética nuclear funcional en el que conseguían un trazado de correspondencias entre procesos cognitivos y zonas cerebrales concretas en el WCST. Se utilizaban tres versiones del WCST de diferente dificultad ($A > B > C$). La tarea A comparada con la línea de base puso de manifiesto una amplia activación cerebral durante la realización del WCST, incluyendo las regiones frontoparietales y el striatum. Los análisis también revelaron que el córtex

ventrolateral derecho estaba relacionado con operaciones de memoria de trabajo simples, mientras que el córtex dorsolateral prefrontal derecho estaba relacionado con operaciones de memoria de trabajo más complejas o de manipulación. El córtex cingulado anterior rostral (ACC) y la unión temporoparietal bilateral representaban una red atencional implicada en la detección de errores. En cambio, la activación del córtex cingulado anterior caudal y el córtex prefrontal dorsolateral estaba asociado con un incremento del control atencional en el contexto de demandas crecientes de memoria de trabajo y de control cognitivo. Las activaciones no frontales estaban relacionadas con procesos de cambio de set (cerebelo) y representaciones en memoria de trabajo (córtex superior parietal, retrosplenium).

El test de Stroop (Stroop, 1935) se considera también una prueba de inhibición clásica en el sentido de que exige la supresión de respuestas dominantes o automáticas. En esta prueba un nombre de color (por ejemplo, ROJO) se escribe en otro color, por ejemplo en verde. Cuando la tarea del sujeto es nombrar el color de la tinta sin leer la palabra, los tiempos de respuesta se alargan y el número de errores se incrementa respecto a la condición en la que hay que leer la palabra ignorando el color de la tinta. Este efecto es conocido como el efecto Stroop.

Con toda probabilidad, debemos la introducción del test de Stroop en la práctica clínica al estudio de Perret (1974). En este estudio con pacientes neuropsicológicos, Perret observó tiempos de respuesta más largos en la condición de interferencia en los pacientes con lesiones frontales izquierdas (tumores) que en los sujetos de control, mientras que los tiempos de respuesta eran normales en los pacientes con lesiones posteriores. Sin embargo, muchos estudios ulteriores han mostrado niveles de rendimiento normales en el test de Stroop en pacientes afectados de lesiones frontales focales (Ahola *et al.*, 1996; Vendrell *et al.*, 1995).

Por otro lado, Stuss *et al.* (2001) confirmaron que el efecto Stroop, medido por un aumento más importante de los tiempos de respuesta en la condición de interferencia, no se ve generalmente afectado por lesiones de los lóbulos frontales, ni por lesiones bilaterales, ni derechas o izquierdas no diferenciadas. Los pacientes afectados de lesiones frontales, en especial en el lado izquierdo, simplemente son más lentos en todas las situaciones.

En el estudio más reciente, Heflin, Laluzm Jang, Ketelle, Miller y Kramer (2011) analizaron la respuesta al test de Stroop en un grupo de 112 pacientes afectados de deterioro cognitivo leve o demencia. Se sometió también a dichos pacientes a un cuestionario neuropsiquiátrico (Neuropsychiatric Inventory o NPI) evaluando el grado de desinhibición conductual y a un examen de imagen cerebral mediante resonancia magnética nuclear (RMN) estructural. En primer lugar, Heflin *et al.* mostraron una ausencia de relación entre la desinhibición conductual y el rendimiento en la tarea Stroop, poniendo de manifiesto que la inhibición cognitiva y conductual pueden ser fenómenos independientes. Por otro lado, el dato más importante para el trabajo que nos ocupa es que el nivel de atrofia frontal de los pacientes no predecía el rendimiento en la tarea Stroop, pero curiosamente sí lo hacía el nivel de atrofia en el lóbulo parietal. Estos resultados sugieren una falta de correlación entre las habilidades cognitivas necesarias para realizar el test de Stroop y el lóbulo frontal.

En los estudios por neuroimagen también se han observado múltiples activaciones de regiones corticales (no únicamente frontales) durante la realización del test de Stroop (condición incongruente): el giro cingular anterior y las regiones orbitofrontales derechas, las regiones frontales inferiores izquierdas y las regiones temporales y parietales (p. ej., Mayer *et al.*, 2011).

El estudio del envejecimiento cognitivo ofrece otra fuente valiosa de información para entender las bases neuronales del funcionamiento ejecutivo. Por un lado, existe una multitud de datos mostrando que el funcionamiento ejecutivo pierde eficacia con la edad (Andrés y Van der Linden, 2000; West, 1996). Por otro lado, la hipótesis frontal del envejecimiento (West, 1996) sugiere que una gran parte de los cambios cognitivos asociados a la edad están relacionados con una atrofia precoz de las regiones frontales. Sin embargo, varios autores han insistido en la necesidad de tener en cuenta los cambios estructurales en otras zonas cerebrales para entender los cambios cognitivos asociados a la edad (Greenwood, 2000). En este contexto, los recientes estudios de conectividad llevados a cabo en personas mayores mientras realizaban tareas cognitivas dan apoyo a esta perspectiva. Uno de los paradigmas preferidos en la investigación reciente del funcionamiento

ejecutivo durante los últimos años es el de «cambio de tarea». En este paradigma se presenta a los sujetos estímulos que pueden ser clasificados según diferentes reglas y la regla utilizada en un ensayo particular cambia con relativa frecuencia. Existen varias versiones de la tarea en la que se manipulan los parámetros de cambio (cada ensayo, de forma predecible o no, etc.) y/o el número y tipo de tareas alternativas. Estos estudios demuestran la existencia de un coste de cambio en términos de tiempo de respuesta y rendimiento, incluso cuando los sujetos tienen tiempo suficiente para preparar la respuesta (Monsell, 2003). Se ha sugerido que una parte importante de esos costes de cambio de tarea son debidos a la dificultad de inhibir la regla de clasificación que se acaba de utilizar en el ensayo precedente (la cual es inapropiada para el ensayo en curso). Estudios neuropsicológicos y por neuroimagen también han mostrado la existencia de una red frontoparietal como sustrato neuronal de los procesos implicados en el cambio de tarea. Gratton *et al.* (2009) han mostrado que parte del incremento de estos costes de cambio de tarea observado en las personas mayores comparadas con las jóvenes está relacionado con una disminución del tamaño del cuerpo calloso, y de hecho el tamaño del cuerpo calloso explica los costes de cambio de tarea mejor que la edad, sugiriendo que el declive del funcionamiento ejecutivo en el envejecimiento está relacionado con la conectividad estructural más que con el lóbulo frontal en sí.

En este contexto es importante mencionar que el córtex prefrontal se encuentra más profusamente interconectado que cualquier otra región cortical, y su funcionamiento en red —poco estudiado y menos comprendido hasta la fecha— podría explicar algunas paradojas de la valoración neuropsicológica del síndrome disejecutivo en pacientes con lesiones prefrontales. En efecto, mientras una lesión en el córtex motor suele paralizar o restar movilidad al lado contralateral a la lesión, una lesión unilateral en el córtex prefrontal a menudo cursa sin déficits perceptivos, de memoria o atención (por ello el córtex prefrontal fue considerado «silente»). La paradójica ausencia de déficit puede observarse sobre todo cuando el material visual se presenta en el hemicampo visual «bueno» —ipsilateral a la lesión—, aunque esos mismos pacientes muestran anomalías en su capacidad de atención y memoria si los estímulos se administran en su hemicampo visual

«malo» —gestionado por el hemisferio lesionado—. Por tanto, algunas de las paradojas de las lesiones prefrontales ante la valoración neuropsicológica podrían encontrarse precisamente en la red de conexiones flexibles, dinámicas y distribuidas entre el córtex prefrontal y el resto del cerebro, incluido el córtex homólogo contralateral, lo cual permite mecanismos dinámicos de recuperación y compensación funcional tras una lesión prefrontal. En efecto, en un estudio reciente, Voytek *et al.* (2010) demostraron que el córtex prefrontal intacto compensa el lesionado de una forma tan rápida y dinámica que solo puede apreciarse mediante registros electrofisiológicos en tareas de atención y memoria de trabajo. Estos autores mostraron que las respuestas tempranas del córtex visual ante estímulos en el campo de visión contralateral a la lesión correlacionaban con actividad EEG frontal compensatoria. A pesar de una actividad neural atenuada en la corteza visual del hemisferio dañado, los pacientes eran capaces de responder con precisión normal incluso ante estímulos en su campo visual afectado. Este resultado sugiere que la información visual que llega al hemisferio dañado cruza rápidamente vía intercallosa al hemisferio sano para sustentar el control ejecutivo de la atención y la memoria de trabajo. Por lo tanto, el córtex prefrontal intacto parece asumir el control de la tarea en una escala temporal de décimas de segundo, permitiendo al paciente realizar la tarea ejecutiva con relativa normalidad.

A continuación, pasaremos a describir los avances en el estudio experimental de un proceso cognitivo que requiere un fuerte apoyo del control atencional o ejecutivo: la resolución de conflictos.

3. Procesos de adaptación al conflicto

Tal y como describíamos al inicio del capítulo, una de las funciones del control atencional más estudiadas en el laboratorio es la capacidad de sobreponernos a situaciones que suponen un conflicto entre dos fuentes de información, una relevante para nuestros objetivos y otra distractora. La investigación se ha servido de tareas de interferencia muy sencillas tales como la tarea Stroop ya descrita anteriormente donde se combinan dos

dimensiones, una relevante y otra irrelevante. Con este tipo de tarea es fácil obtener una medida directa de control atencional, comparando las situaciones en las que las dos dimensiones requieren la misma respuesta (condición congruente) con las situaciones en las que se activan respuestas opuestas y necesitamos sobreponernos a la información distractora. Es en este último caso cuando medimos la puesta en marcha de control atencional.

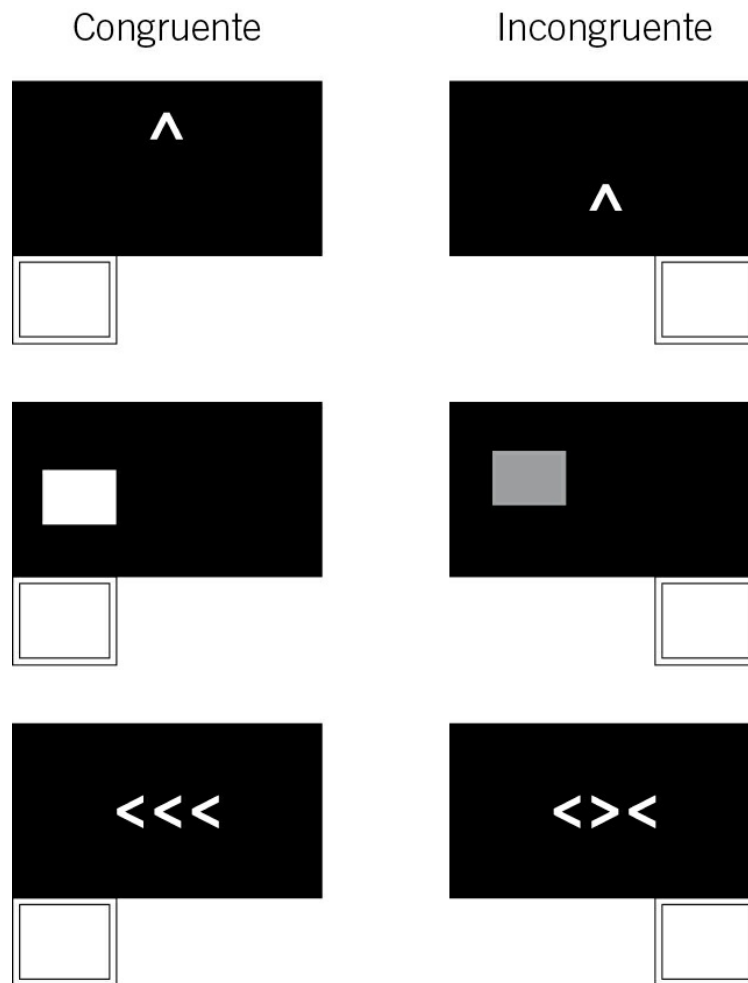
Una variante del paradigma Stroop de color es el Stroop espacial (ver figura 13.2), donde la dirección de una flecha (dimensión relevante) puede apuntar hacia el mismo u opuesto lugar donde aparece (dimensión distractora), provocando así un conflicto entre dos dimensiones del estímulo (su dirección y su localización). Otro tipo de paradigma de conflicto muy utilizado es el presentado en la tarea de Flancos (ver figura 13.2), donde la fuente del conflicto proviene de otros estímulos distractores que flanquean a un estímulo central al que hay que responder, ya que estos pueden evocar la misma respuesta requerida por el estímulo central un objetivo (ensayo compatible) o la respuesta opuesta (ensayo incompatible). En la figura 13.2 también se representa el efecto Simon, que se produce en situaciones donde los participantes tienen que resolver un tipo de conflicto entre una dimensión estimular (p. ej., el lugar de aparición del estímulo) y una dimensión de respuesta (p. ej., el lugar de la respuesta).

Este tipo de paradigmas permiten medir otro aspecto quizá más importante del control cognitivo, como es la capacidad para adaptarnos a las demandas de la tarea. Se trata de ajustes de control cognitivo, que revelan el carácter flexible del sistema. Los trabajos de Gratton y colaboradores (Gratton, Coles y Donchin, 1992) fueron pioneros en poner de manifiesto la existencia de una de estas formas de regulación, pues encontraron una reducción en los efectos de interferencia cuando el ensayo precedente era incongruente en comparación a cuando era congruente. Dicho efecto de *adaptación al conflicto*, conocido desde entonces como «efecto Gratton», ha sido ampliamente interpretado como una forma de control o adaptación de tipo reactivo del sistema cognitivo a los cambios dinámicos en la tarea, de modo que ante la detección de un ensayo incongruente (de alto conflicto), los participantes reaccionan aplicando estrategias de control para resolver dicho conflicto. La implementación de dichos procesos de control se vería reflejada

en el ensayo siguiente, de modo que si este es también incongruente se suele responder de forma más rápida y precisa.

Sin embargo, en la literatura sobre regulación atencional también se describen otros fenómenos de adaptación al conflicto que se describen en términos de adopción de estrategias generales o «set de tarea» para afrontar una tarea que se mantendría de modo sostenido en el tiempo, y serían capaces de afectar al modo de procesamiento de todos los ensayos de modo general. Un fenómeno prototípico para el estudio de este modo de regulación del control atencional proactivo y sostenido ha sido el «efecto de proporción de congruencia». Concretamente, este efecto se observa al comparar una condición donde el porcentaje de ensayos incongruentes es elevado con otra donde dicho porcentaje es reducido y se muestra que el efecto de interferencia Stroop es mayor cuanto menor es el número de ensayos incongruentes (p. ej., Carter *et al.*, 2000). Dicha modulación ha sido interpretada por numerosos investigadores como debida a la acción de un tipo de control atencional proactivo o sostenido en el tiempo, que consiste en la adopción de una estrategia o «set de tarea» por parte de los participantes para implementar más o menos recursos o potenciar/inhibir el procesamiento de la dimensión distractora a lo largo de la tarea en función del porcentaje bajo o alto de ensayos incongruentes, respectivamente (p. ej., Cohen, Dunbar y McClelland, 1990).

Figura 13.2 Distintos tipos de tareas de conflicto. El primero es un ejemplo de tarea Stroop de tipo espacial, el segundo representa una situación tipo Simon y el tercero representa una tarea de flancos. A la izquierda podemos observar la condición congruente y a la derecha la condición incongruente para cada tipo de tarea



Estos fenómenos de adaptación al conflicto han sido la evidencia sobre la que se sustenta una de las hipótesis sobre control atencional más aceptadas en la actualidad, *la teoría de Monitorización del Conflicto* (Botvinick *et al.*, 2001; Kerns *et al.*, 2004). Basada en evidencia obtenida con técnicas de neuroimagen, esta propuesta sostiene que en el proceso de control cognitivo se distinguen dos fases asociadas a dos áreas cerebrales diferenciadas. Por un lado, la función de la corteza del cíngulo anterior es detectar el conflicto, mientras que la corteza dorsolateral prefrontal implementaría los procesos necesarios para la resolución del conflicto a través del reclutamiento de otras

áreas cerebrales posteriores. Para explicar los fenómenos de adaptación de tipo reactivo, como por ejemplo el efecto Gratton, los autores proponen que ante un ensayo incongruente que ha seguido a otro incongruente el sistema no tendría mucho problema en resolverlo, ya que los mecanismos de control atencional ya estarían previamente activados. Esto resultaría en una mejor ejecución en comparación a un ensayo incongruente precedido por otro congruente, donde la maquinaria de control atencional no estaría previamente activada.

La teoría de Monitorización de conflicto (Botvinick *et al.*, 2001; Kerns *et al.*, 2004) se presenta como una explicación del control cognitivo general y unitaria, capaz de dar cuenta de un gran número de fenómenos. Por un lado, numerosos estudios de neuroimagen han encontrado la activación del cíngulo anterior y la corteza dorsolateral prefrontal como correlatos del efecto de adaptación de conflicto usando muy diferentes tareas de conflicto estimular, como por ejemplo en tareas tipo Simon, flancos, o Stroop espacial. Por otro lado, los mismos correlatos cerebrales se han encontrado en otros efectos de tipo reactivo como ocurre tras la comisión de un error. Finalmente, incluso la adaptación de tipo proactivo o sostenido ha sido explicada por estos autores mediante el mismo mecanismo de control reactivo. Concretamente, proponen que el efecto de proporción de congruencia no refleja un modo de control distinto, sino que se puede explicar como una acumulación de control reactivo. Así, cualquier situación en la que se produce un alto porcentaje de ensayos incongruentes dará lugar a numerosas secuencias de ensayos consecutivos del tipo I-I (incongruente seguido de incongruente).

De igual modo, un bloque compuesto por un alto porcentaje de ensayos congruentes dará lugar a un gran número de secuencias de ensayos en las que un ensayo congruente va seguido de otro congruente (C-C).

Sin embargo, existe evidencia reciente en contra del carácter general de la teoría de monitorización del conflicto como explicación común a todos los tipos de adaptación. Un primer dato relevante en este sentido viene de la mano de un grupo de estudios donde se ha utilizado un paradigma de combinación de tipos de conflicto. Estos estudios han encontrado de modo sistemático, que el control atencional de tipo transitorio o reactivo responsable del efecto Gratton es muy sensible y totalmente específico del

tipo del conflicto a resolver, ya que dicho efecto desaparece cuando la naturaleza del conflicto del ensayo siguiente se alterna (por ejemplo, al pasar de un ensayo con conflicto tipo Stroop a un ensayo con conflicto tipo Simon), incluso aunque el contexto y la tarea se mantengan constantes (ver Egner, Delano y Hirsch, 2008, para una revisión). Este patrón de especificidad del tipo de conflicto en el efecto Gratton es difícil de acomodar desde una visión unitaria del mecanismo de monitorización de conflicto, ya que, de ser así, la detección y resolución de un tipo de conflicto dado debería ser suficiente para resolver una situación de conflicto en el siguiente ensayo, independientemente de su naturaleza.

Una segunda fuente de evidencia en contra de un sistema unitario de monitorización del conflicto viene de estudios donde se han encontrado disociaciones conductuales entre el control de tipo reactivo y proactivo. Partiendo de que el control reactivo se comporta de modo específico al tipo de conflicto, Funes, Lupiáñez y Humphreys (2010) utilizaron un paradigma en el que se combinaron dos tipos de conflicto (tipo Simon y tipo Stroop espacial) dentro de la misma tarea (siempre respondían a la dirección arriba/abajo a la que apuntaba una flecha). Además, se manipulaba el porcentaje de congruencia, pero en este caso dicho porcentaje solo afectaba a uno de los dos tipos de conflicto (tipo Simon) mientras que el otro tipo se mantenía al 50%. Lo crucial aquí era observar si, al igual que el efecto Gratton, el efecto de proporción de congruencia sería específico del tipo de conflicto donde dicha manipulación se incluyó o si por el contrario los participantes adoptarían un set general de tarea aplicable a todos los estímulos (y por tanto a los pertenecientes a los dos tipos de conflicto) de modo que el efecto de proporción de congruencia fuese general para todos los estímulos, independientemente del tipo de conflicto que suscitase. Los resultados apoyaron la idea de un set general de tarea. Además se volvió a replicar el efecto de especificidad del efecto Gratton, lo cual apunta a que estas dos formas de control dependen de mecanismos distintos (Funes *et al.*, 2010).

En otro estudio reciente, Torres, Funes, Milliken y Lupiáñez (en revisión) han obtenido evidencia de independencia quizá más directa, al encontrar un efecto de proporción de congruencia incluso en los ensayos de alternancia del

tipo de conflicto, es decir, en los ensayos en los que el efecto Gratton estaba ausente. La presencia de un efecto en la ausencia del otro supone una fuerte evidencia de la disociación de los procesos implicados en el control proactivo y reactivo.

Por último, a nivel neuropsicológico también se han encontrado diferencias en la ejecución de pacientes con daño prefrontal en su habilidad de producir adaptación al conflicto de tipo reactivo y proactivo, lo que supone el tercer tipo de evidencia en contra del carácter unitario del mecanismo de monitorización del conflicto. Por ejemplo, utilizando una tarea Simon, DiPellegrino, Ciaramelli y Làdavas (2007) encontraron que pacientes con lesión en el cíngulo anterior eran incapaces de adaptarse al conflicto de tipo reactivo normal, puesto que no presentaban efecto Gratton y tampoco eran capaces de regular su comportamiento tras la comisión de un error (no presentaban el efecto típico de enlentecimiento tras la comisión de un error). En la misma línea, Funes, Lupiáñez y Humphreys (2011) encontraron que un grupo de pacientes con lesiones en el lóbulo prefrontal eran incapaces de producir efecto Gratton, al menos cuando la transición entre dos ensayos incongruentes suponía una alternancia tanto estimular como de respuesta. Por otro lado, cuando la transición incluía repetición estimular y/o de respuesta, los pacientes sí presentaban un efecto Gratton incluso mayor que los grupos control, probablemente debido a una adaptación de tipo *bottom-up*, es decir, basada en efectos de *priming* por la repetición estimular y de respuesta.

En contraposición a este déficit en el control de tipo reactivo en pacientes con lesión frontal, Fellow y Farah (2005), encontraron que pacientes con lesiones en el cíngulo anterior presentaban una ejecución normal a la hora de producir adaptación al conflicto de tipo proactivo, es decir, presentaban un efecto de proporción de congruencia normal, similar al de los participantes del grupo control. En conjunto, este tipo de evidencia de carácter neuropsicológico apunta a que las áreas del lóbulo prefrontal señaladas por la Teoría de Monitorización del conflicto parecen necesarias para el control de tipo reactivo pero no para el control de tipo proactivo o sostenido. Sin embargo, dado que se trata de estudios diferentes con pacientes distintos, es necesaria más investigación incluyendo medidas intrasujeto de ambos tipos de control.

Con los estudios descritos en este apartado, podemos sugerir que el sistema de monitorización del conflicto propuesto por el grupo de Botvinick y colaboradores no sería tan general. La evidencia de que el efecto Gratton es específico del tipo de conflicto podría indicar que existen distintas áreas o circuitos encargados de detectar y/o de resolver distintos tipos de conflicto. Por otro lado, la evidencia de disociaciones comportamentales y neuropsicológicas entre los efectos Gratton y de Proporción de congruencia indican que el control de tipo reactivo y proactivo parecen depender de circuitos distintos. En su conjunto, estas investigaciones sobre los efectos de adaptación al conflicto apoyan de nuevo el carácter distribuido de los procesos de control cognitivo.

4. Nuevos modelos de control ejecutivo desde la Neurociencia cognitiva

En los primeros apartados se han descrito las funciones ejecutivas como aquellas que nos permiten afrontar situaciones novedosas o conflictivas, y principalmente —aunque no exclusivamente— asociadas con el córtex prefrontal. Varios son los modelos teóricos que han tratado de explicar y predecir el funcionamiento ejecutivo y su relación con el cerebro (ver Tirapu, García, Luna, Roig y Pelegrín, 2008, para una revisión). Sin embargo, todavía escasean los modelos teóricos que logren integrar la enorme cantidad de resultados obtenidos mediante distintos paradigmas conductuales, diversas técnicas de registro cerebral, y distintas poblaciones sanas y clínicas. En esta sección se abordarán tres aspectos ya apuntados en las secciones anteriores, y cuyo desarrollo conceptual ha sido posible gracias a recientes avances técnicos de la neuroimagen funcional: (1) la influencia del «set de tarea» y de las relaciones probabilísticas entre los estímulos y las respuestas de una tarea sobre las demandas de control cognitivo; (2) el actual cambio paradigmático desde la localización anatómica de las funciones ejecutivas, a su caracterización como funciones emergentes de redes neuronales difusas y distribuidas; y (3) la aplicación de nuevos modelos teóricos de la Neurociencia cognitiva para solventar ciertas paradojas suscitadas por la

valoración neuropsicológica del síndrome disejecutivo en pacientes con lesiones prefrontales.

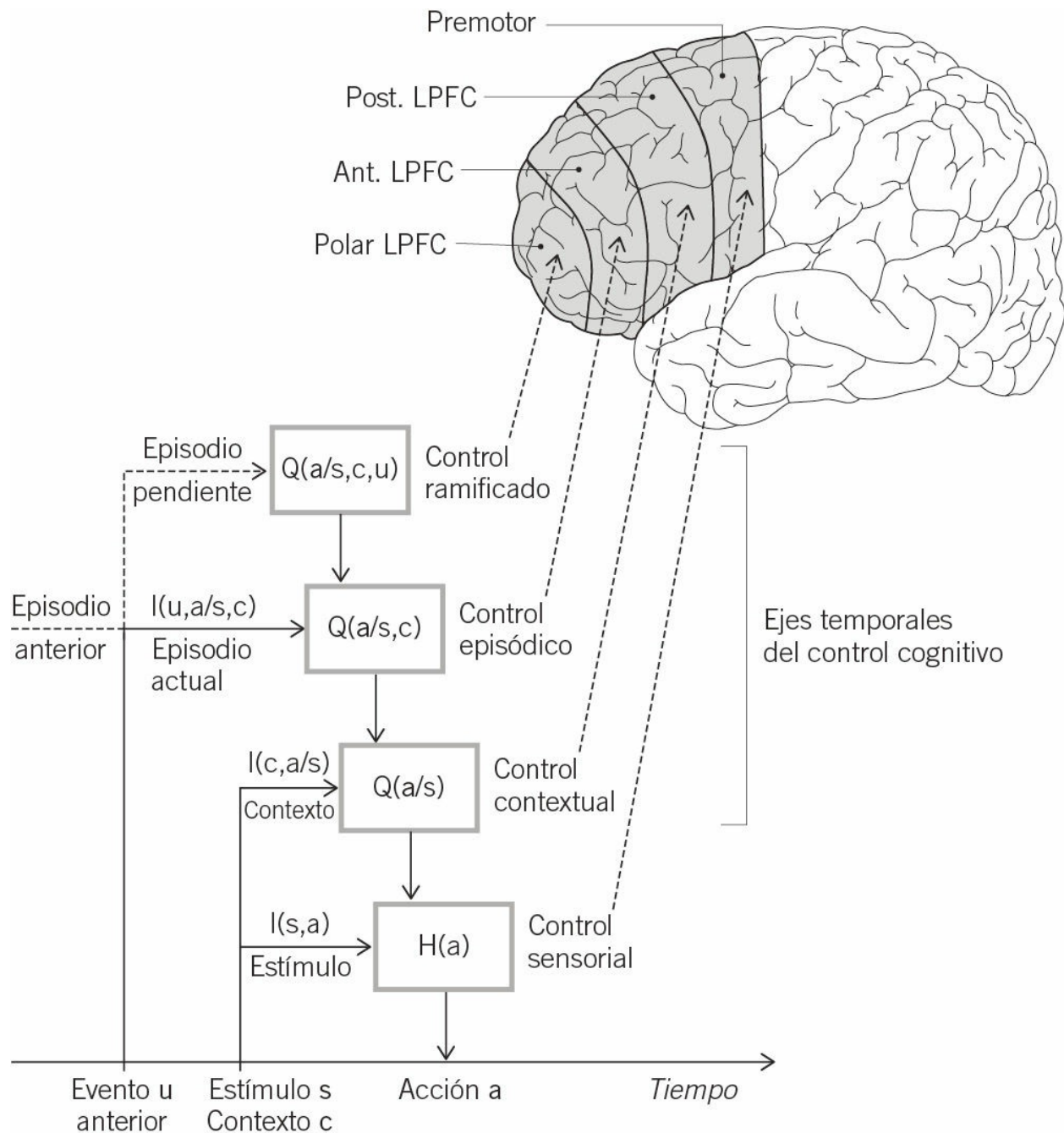
4.1 Modelo probabilístico de control ejecutivo de Koechlin y colaboradores

Las situaciones novedosas y conflictivas que demandan control ejecutivo equivalen a situaciones de toma de decisiones bajo incertidumbre, donde se debe elegir una entre varias pautas de acción en base a información escasa o imprecisa sobre las consecuencias de dichas acciones. El paralelismo entre el control cognitivo y la toma de decisiones bajo incertidumbre es tal que: (1) existe un gran solapamiento entre los conceptos de incertidumbre y control cognitivo; (2) existe notable solapamiento entre las redes neuronales activadas durante el control cognitivo y la resolución de la incertidumbre; y (3) la percepción y estimación de la incertidumbre juegan un papel clave en procesos de monitorización y evaluación de las demandas de control cognitivo (Mushtaq, Bland y Schaefer, 2011). Tal paralelismo permitió que originalmente la capacidad de memoria a corto plazo, un elemento central de la función ejecutiva, se estimase en bits de información a partir de las contingencias (o las probabilidades condicionales) entre los estímulos y las respuestas de una tarea cognitiva (Miller, 1956). Nueva evidencia desde la neuroimagen funcional ha renovado el interés por el papel que juega el análisis de la incertidumbre en el control cognitivo, para cuya estimación se aplican formalismos derivados de la teoría de la información y la teoría bayesiana de probabilidades (Koechlin y Summerfield, 2007). Estos modelos del procesamiento de la información permiten calibrar formalmente las demandas de control ejecutivo, comparar estas demandas entre tareas dispares, y cuantificar con mayor precisión los efectos conductuales y cerebrales obtenidos.

En una serie de trabajos seminales, Koechlin y colaboradores han aplicado la teoría de probabilidades para formular un modelo de control ejecutivo basado en la estimación de la incertidumbre asociada a las contingencias entre los estímulos y las respuestas de un contexto espaciotemporal (p. ej., una tarea cognitiva; cf. Koechlin y Summerfield, 2007). La formalización

matemática de esta propuesta se ha abordado tanto desde la teoría de la información de Shannon, como desde modelos bayesianos que permiten estimar la incertidumbre asociada a procesos perceptivos, atencionales, mnésicos y de toma de decisiones. Este modelo emplea conceptos como la entropía de estímulo $H(s)$ y de la respuesta $H(r)$, o la información mutua entre los conjuntos de estímulos y respuestas de una tarea, $I(S; R)$, para describir la arquitectura funcional del control ejecutivo en el córtex prefrontal (figura 13.3 y cuadro 13.1). Un postulado de este modelo, que ha sido validado mediante resonancia magnética funcional (RMf; Koechlin, Ody y Kouneilher, 2003), es que la selección de toda acción intencional está regulada por señales de control organizadas de forma jerárquica a lo largo del eje anteroposterior del córtex prefrontal lateral. Según estos autores, el control ejecutivo más complejo y abstracto se realizaría en lo más alto de la jerarquía, el córtex frontopolar anterior. Las demandas de control ejecutivo equivaldrían a la cantidad de información necesaria para seleccionar la acción (o memoria) más adaptativa en un contexto espacio-temporal dado, en presencia de otras acciones o fuentes de información alternativas aunque menos apropiadas para alcanzar las metas de la acción en curso.

Figura 13.3 Modelo probabilístico de control ejecutivo (adaptado de Koechlin y Summerfield 2007)



Tomando como referente matemático la teoría de la información de Shannon, como ya lo hicieron otros autores anteriormente (cf. Miller, 1956), Koechlin y Summerfield (2007) proponen que la cantidad total de información $H(a)$ necesaria para seleccionar la acción a en presencia de un

estímulo s , se puede estimar como la suma de dos términos (cuadro 13.1 y figura 13.3): (i) la «información mutua» $I(s, a)$ entre el estímulo s y la acción a (es decir, la cantidad de información aportada por el estímulo s para la selección de la acción a); y (ii) la porción restante de información $Q(a|s)$, es decir, la «información condicional» necesaria para seleccionar la acción a pero que es independiente del estímulo s . Valores altos de $I(s, a)$ se obtienen cuando un estímulo s casi siempre determina la acción a . Por ejemplo, el timbre del teléfono casi siempre conlleva la acción de descolgar el receptor. En cambio, la magnitud $Q(a|s)$ responde a procesos de control típicos de las funciones ejecutivas, necesarios cuando la información sensorimotora $I(s, a)$ no basta para explicar la selección de una acción. Por ejemplo, podemos dejar sonar el teléfono sin contestarlo si el contexto no es el adecuado (p. ej., mientras conducimos), para lo cual se deben aplicar procesos de control adicionales (p. ej., inhibir la tendencia predominante a contestar). Por lo tanto, Koechlin y Summerfield (2007) definen la magnitud $I(s, a)$ como un índice de «control sensoriomotor», y se refieren a $Q(a|s)$ como un índice de «control cognitivo». Esta diferencia entre $I(s, a)$ y $Q(a|s)$ es compatible con la mayoría de las teorías sobre función ejecutiva que disocian dos modos de control, uno reactivo, exógeno y controlado por los datos, y otro proactivo, endógeno y controlado por las metas.

Cuadro 13.1 El control ejecutivo desde la teoría de la información (adaptado de Koechlin y Summerfield, 2007)

Según la teoría de la información de Shannon, la cantidad total de información $H(r)$ necesaria para seleccionar una respuesta r entre un conjunto de posibles alternativas cada cual con una probabilidad de ocurrencia $p(r)$ viene dada por:

$$H(r) = -\log_2 p(r) \quad (\text{Ec.1})$$

Así, si $p(r) = 1$ entonces $H(r) = 0$ (esto es, cuando la respuesta r es la única posible ante un estímulo o situación, no se necesita procesar ninguna información adicional para seleccionar dicha respuesta). Por contra, cuando el valor $p(r)$ está próximo a cero la probabilidad de que r sea seleccionada solo por azar es pequeña, y en estos casos será necesario procesar más información para seleccionar r entre todas las alternativas posibles. Por ello las tareas clásicas de control ejecutivo siempre plantean varias opciones de respuesta. En estas tareas el procesamiento de cierto estímulo s suele aportar información adicional para ayudar a seleccionar la respuesta r , pues bien, a esta magnitud se la denomina la información mutua entre el estímulo y la respuesta, $I(s, r)$, y viene dada por la siguiente expresión:

$$I(s, r) = \log_2 [p(s, r) / p(r) p(s)] \quad (\text{Ec. 2})$$

Donde $p(s)$ es la probabilidad de que ocurra s y $p(s, r)$ es la probabilidad conjunta de que ocurra s y sea seleccionada r conjuntamente. En aquellos casos donde s y r ocurren independientemente, entonces $p(s, r) = p(r) p(s)$, y $I(s, r) = 0$, ya que el estímulo s no aporta ninguna información para seleccionar la respuesta r . En cambio, si el estímulo s siempre provoca la selección de la respuesta r (la probabilidad de seleccionar la respuesta r dado s es $p(r/s) = p(s, r) / p(s) = 1$, entonces $I(s, r) = H(r)$, es decir, el estímulo s aporta toda la información necesaria para seleccionar la respuesta r (es decir, la respuesta r se produce de forma automática ante el estímulo s). De este modo, la *información mutua* entre s y r , $I(s, r)$, equivale al control sensoriomotor (reactivo) de la respuesta r . Como la mayoría de tareas de control ejecutivo implican un conjunto de estímulos $S = \{s_1, s_2, s_3 \dots s_j\}$ y un conjunto de respuestas $R = \{r_1, r_2, r_3 \dots r_i\}$, podemos definir la información mutua entre todos los estímulos y respuestas como:

$$I(S; R) = \sum_i \sum_j p(s_j, r_i) \log \frac{p(s_j, r_i)}{p(r_i) p(s_j)} \quad (\text{Ec. 3})$$

Vamos ahora a considerar la siguiente magnitud, a menudo denominada *información condicional*:

$$Q(r/s) = H(r) - I(s, r) \equiv -\log_2 p(r/s) \quad (\text{Ec. 4})$$

Según Koechlin y Summerfield (2007), la cantidad $Q(r/s)$ se corresponde con la noción psicológica de *control cognitivo*, es decir, mide la cantidad de información necesaria para seleccionar la respuesta r más allá del control reactivo sensorimotor $I(s, r)$. La magnitud $Q(r/s) = 0$ cuando r es automática ante el estímulo s , y va aumentando gradualmente a medida que r deviene menos predecible a partir del conocimiento del estímulo s . Así, la cantidad total de información $H(r)$ para seleccionar r es la suma del control sensorimotor $I(s, r)$, y el control cognitivo $Q(r/s)$ (Figura 13.3), lo que en situaciones o tareas que implican relaciones entre dos conjuntos de i estímulos y j respuestas, podría expresarse como:

$$H(r_j) = I(s_i, r_j) + Q(r_j/s_i) \quad (\text{Ec. 5})$$

Una característica importante del control cognitivo $Q(r/s)$ así descrito es que puede descomponerse aditivamente en otros dos términos:

$$Q(r/s) = I(c, r/s) + Q(r/s, c) \quad (\text{Ec. 6})$$

El primero de estos términos, $I(c, r/s)$, mide la información aportada por las señales contextuales c , que son independientes del estímulo s , pero que están implicadas en la selección de la respuesta r . Este primer término se define como *control contextual*, donde c pertenece al contexto perceptivo inmediato donde se presenta el estímulo s . El segundo término es la información restante aportada por sucesos anteriores y que a su vez puede ser descompuesto en otros términos asociados con las memorias episódicas o semánticas previas del sujeto que realiza la tarea (cf. Koechlin y Summerfield, 2007).

Además, este modelo permite estimar el procesamiento de información asociado a las contingencias pasadas, tanto recientes como remotas, almacenadas en las memorias a medio y largo plazo. Estas contingencias permiten definir el control cognitivo $Q(a|s)$ como un sumatorio de procesos de control que convergen en el momento de la conducta actual. Así pues, Koechlin y Summerfield (2007) desglosan el control cognitivo, $Q(a|s)$, en la suma de varios tipos de control organizados jerárquicamente en la corteza prefrontal (p. ej., contextual, episódico y ramificado), y que representan la secuencia temporal de percepciones y acciones recientes y remotas (cuadro 13.1 y figura 13.3; cf. Fuster, 2009). En base a datos de RMf, estos autores proponen que los procesos de control sensoriomotor y cognitivo (contextual, episódico, y ramificado) delineados en su modelo estarían organizados a lo

largo del eje antero-posterior del córtex prefrontal lateral. En estos estudios, la activación RMf observada en el córtex frontopolar (BA 46) estuvo modulada por la cantidad de información episódica, $Q(a|s, c)$, necesaria para seleccionar la acción correcta. La actividad RMf observada en la región posterior del córtex prefrontal dorsolateral (BA 44/45) estuvo modulada por $Q(a|s)$, es decir, por la suma del control contextual y el control episódico. Por último, la actividad en el córtex premotor (BA 6) estuvo modulada por la entropía total de respuesta, $H(a)$, es decir, por la suma total de información sensoriomotora, contextual y episódica de la tarea (Koechlin y cols., 2003). Varios estudios recientes han hallado evidencia a favor de este modelo jerárquico del funcionamiento del córtex prefrontal (p. ej., Badre y D'Esposito, 2009). Este modelo permite describir el control ejecutivo como una función unitaria, incluso si la información es procesada e integrada a través de varias regiones corticales con diferentes especializaciones funcionales cada una.

Este modelo probabilístico ofrece un enorme valor heurístico para examinar un gran número de hipótesis sobre las bases neurológicas del control cognitivo. Por ejemplo, ¿qué aspectos del control cognitivo requieren conectividad —p. ej., transmisión de información— solamente entre subregiones del córtex prefrontal, y qué otros aspectos implican a otras cortezas posteriores, o incluso a núcleos subcorticales? Este modelo también facilita la comparación e integración de resultados obtenidos con distintas tareas de función ejecutiva que emplean conjuntos dispares de estímulos y respuestas. Por ejemplo, la estimación en bits de la carga informativa de los estímulos de diferentes tareas permitiría abordar cuestiones tales como: ¿están implicados los mismos procesos ejecutivos y sustratos cerebrales en la comisión de errores perseverativos y en las pérdidas de set (distracciones) del WCST? ¿Y son estos procesos comparables a la inhibición ante distractores de tareas atencionales simples? ¿O con el conflicto propio de la tarea de flancos? A continuación mostramos cómo estas cuestiones y otras similares se podrían abordar mediante la combinación de este modelo de control ejecutivo y el registro simultáneo de la actividad cerebral.

4.2 Aplicación de los modelos probabilísticos de control

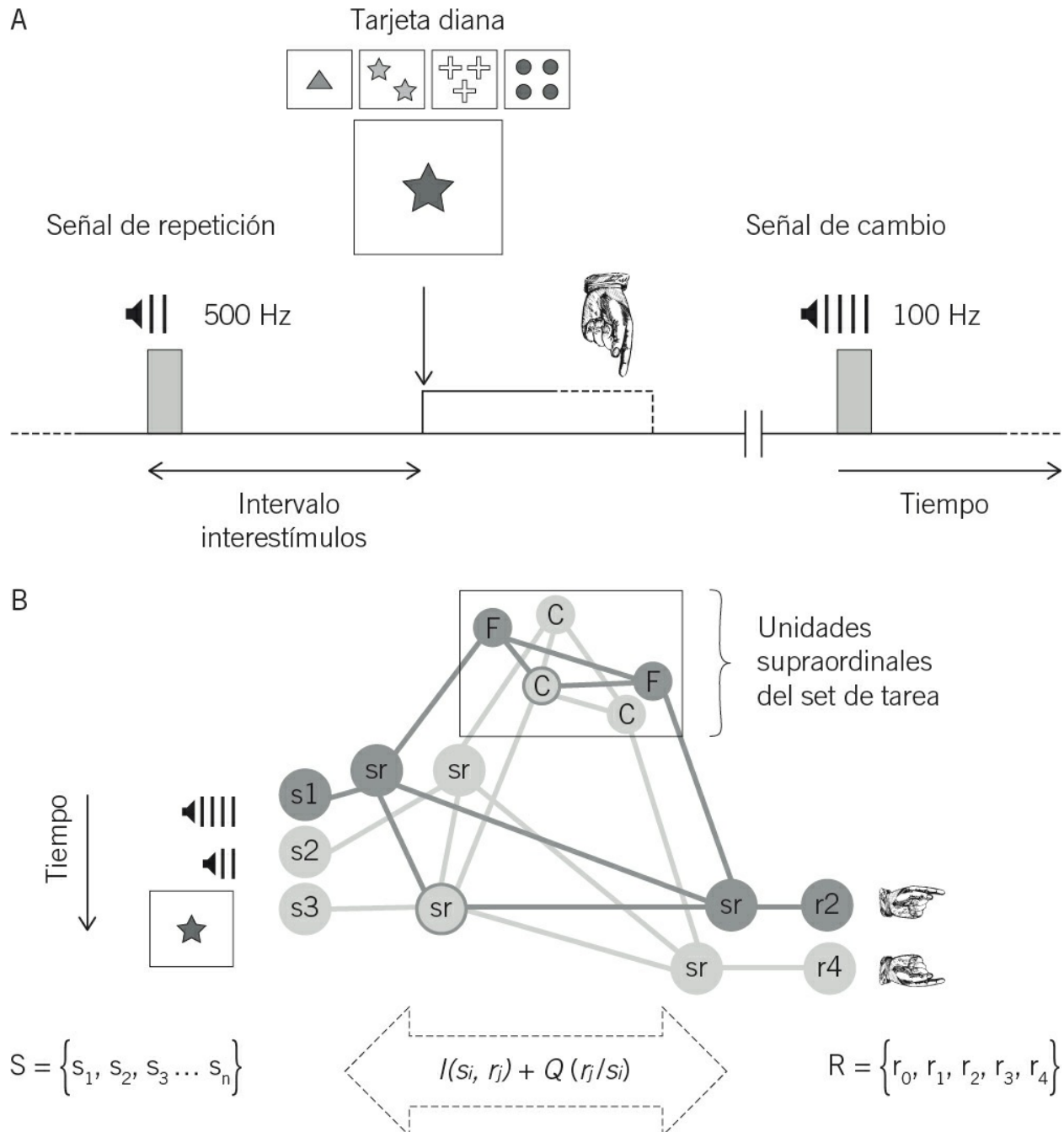
ejecutivo al cambio de tarea y la distracción por novedad

Varias publicaciones recientes han adoptado el modelo propuesto por Koechlin y colaboradores, combinado con el modelo integrador de la función prefrontal enunciado por Miller (2000), para intentar describir y explicar las respuestas conductuales y cerebrales observadas tanto en personas sanas jóvenes y mayores, como en pacientes con lesiones prefrontales durante la ejecución de tres paradigmas de función ejecutiva diferentes: por una parte la distracción por novedad (Barceló y Knight, 2007), y por otra parte los costes de respuesta en el cambio de tarea (Barceló, Periañez y Nyhus, 2008), y en una adaptación simplificada de la tarea de clasificación de cartas de Wisconsin (Nyhus y Barceló, 2009; figura 13.4A). Si bien Koechlin y colaboradores circunscriben su descripción del control ejecutivo al córtex prefrontal, Miller (2000) entiende la función ejecutiva como el intercambio de información entre el córtex prefrontal y las cortezas sensoriales, motoras y de asociación posteriores, e incluso con estructuras subcorticales. Este modelo general podría aportar soluciones a algunas de las paradojas planteadas en las secciones anteriores sobre los efectos de la repetición (expectativa) en la resolución del conflicto, y sobre la validez de las tareas ejecutivas como indicadores de lesión frontal. Asimismo, este esquema permitiría integrar los resultados obtenidos en diferentes tareas de función ejecutiva, como la tarea de Stroop o la de flancos. Más abajo se ilustra la aplicación del modelo a una prueba clásica de función ejecutiva (cf. Nyhus y Barceló, 2009).

La figura 13.4A ilustra esquemáticamente un ensayo de una adaptación del WCST como paradigma de cambio de tarea (*set-shifting*) para el registro simultáneo de potenciales evocados. La figura 13.4B muestra la aplicación a esta adaptación WCST del modelo de la función prefrontal (Miller, 2000), según el cual las representaciones neurales de las características sensoriales y motoras del conjunto de estímulos $\{S\}$ y respuestas $\{R\}$ de una tarea estarían conectadas mediante procesos sensorimotrices, los cuales estarían organizados jerárquicamente en varios niveles del sistema nervioso. En este esquema, la presentación de una señal de repetición de tarea actualizaría tanto su representación sensorial (s_2) como la de las unidades sensorimotoras

asociadas (*sr*), aunque sin alterar las unidades de orden superior que controlan la acción en curso (p. ej., clasificar mediante la regla «color»). Las unidades sensoriomotoras (o asociaciones estímulo-respuesta) que representan la regla «color» determinan que la presentación de la tarjeta objetivo con «una estrella azul», *s3*, active el programa motor que permite pulsar el cuarto botón del panel de respuesta, *r4*. El mantenimiento activo en memoria de la unidad sensoriomotora de orden superior (la regla «color»), mantiene activas otras unidades subordinadas, que conectan entre sí todas las unidades sensoriales y motoras implicadas en la clasificación de las tarjetas por su color. La corteza prefrontal lateral se postula como una estructura responsable de mantener estas unidades supraordinales activas en la memoria de trabajo (Miller, 2000). En este esquema, la presentación de una señal de cambio de tarea (*s1*) provoca la actualización en memoria de trabajo de una unidad de orden superior diferente (en este caso, se activa la categoría «forma» y se inhibe la regla «color»; figura 13.4B). La nueva unidad de tarea de orden superior reconfigura rápidamente las conexiones subordinadas a fin de que la misma tarjeta objetivo «una estrella azul», *s3*, active ahora procesos sensoriomotores y motores que llevan a pulsar el segundo botón del panel de respuesta, *r2*. Al comienzo de cada serie del WCST, la nueva regla recién establecida compite por recursos con la regla anterior, lo cual generaría conflicto en ese nivel superior de la jerarquía, y supondría costes transitorios en las respuestas durante los primeros ensayos de la serie de clasificación.

Figura 13.4 A) Versión del *Wisconsin card sorting task* adaptada para el registro de potenciales evocados. B) Modelo probabilístico de control cognitivo propuesto para el *Madrid card sorting test* (adaptado de Nyhus y Barceló, 2009)



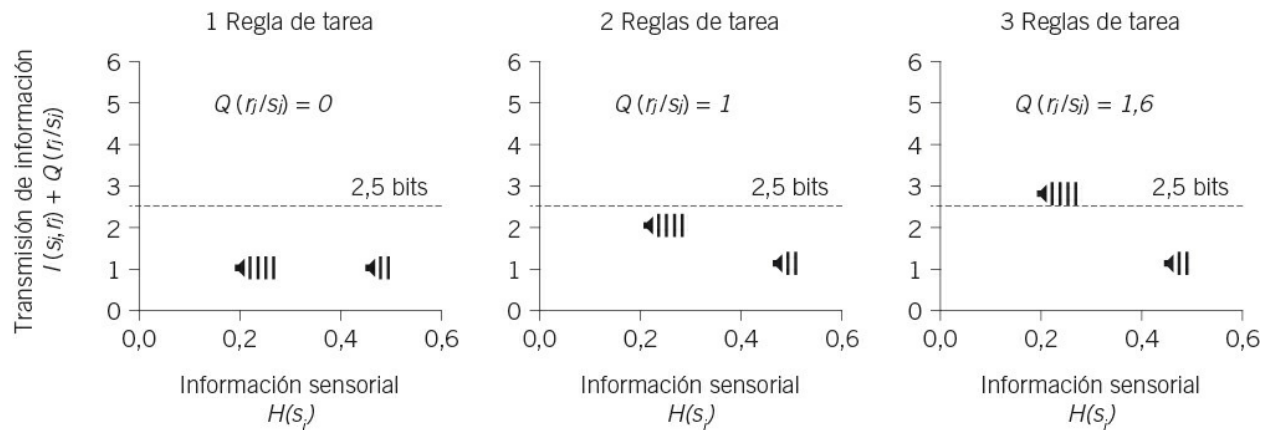
Hasta ahora la descripción de los hipotéticos procesos de control cognitivo en esta versión del WCST ha seguido un modelo general de función prefrontal (Miller, 2000). Sin embargo, su integración con el modelo de Koechlin y Summerfield (2007) aporta nuevas claves para la comprensión de los procesos de control subyacentes. En efecto, la estimación de la transmisión de información entre las unidades sensoriales y motoras de la figura 13.4B sugiere que la cantidad de información $H(r_j)$ necesaria para seleccionar la respuesta correcta r_2 ante la tarjeta con «una estrella azul», s_3 , sería la suma de dos términos (ver cuadro 13.1, Ec. 5): (i) la información para el «control sensoriomotor» $I(s, r)$ aportada por el estímulo s_3 sobre la respuesta r_2 (Ec. 2), que depende del conjunto de todos los estímulos $\{S\}$ y respuestas $\{R\}$ de la tarea, y de la asociación probabilística entre esos estímulos y respuestas (Ec. 3), y (ii) el control cognitivo $Q(r|s)$ (Ec. 6) que debe ser invocado cuando el control sensoriomotor (es decir, los mapas estímulo-respuesta activos), no bastan para producir una conducta adaptativa. En este ejemplo adoptamos el supuesto conservador de que la ejecución en el WCST tan solo requiere un nivel de control contextual para procesar las señales, c , de cambio y repetición de tarea que informan de la necesidad de cambiar la unidad de tarea de orden superior (cuadro 13.1, Ec. 6).

Desde estas premisas teóricas se pueden extraer varias conclusiones sobre la naturaleza de los costes conductuales y las activaciones cerebrales ante las señales contextuales del WCST (figura 13.4 A y B). Una inferencia interesante es que la carga de memoria de trabajo asociada con las señales de cambio y repetición de tarea, y de sus respectivas respuestas cerebrales, no depende de procesos sensoriales o sensoriomotores subordinados, sino de otros de orden superior. En efecto, teniendo en cuenta las diferentes probabilidades de ocurrencia de estas señales en la tarea (cambio, $P = 0,06$; repetición, $P = 0,44$), se puede demostrar numéricamente que ambas señales aportan la misma cantidad de información para el «control sensoriomotor» $I(s, r)$ de su respuesta «no go» asociada (ambas señales demandan una «no respuesta» motora). Esta noción se ilustra en la figura 13.5 (cf. Miller, 1956), donde una señal de cambio con baja probabilidad de ocurrencia aporta la misma información para la selección de su respuesta «no go» que una señal de repetición con una alta probabilidad de ocurrencia. Estas probabilidades

medias se estimaron para un sujeto ideal que comete solo ocho errores mientras clasifica las 64 cartas del WCST siempre por la misma regla «color» (figura 13.5, panel izquierdo). El valor informativo de estas señales para el control sensoriomotor se mantiene constante tanto si la tarea de clasificación implica una sola regla, como si se alterna entre dos reglas (figura 13.5, panel central), o incluso si implica la alternancia entre las tres reglas del WCST convencional (figura 13.5, panel derecho).

Más interesante todavía, las demandas de «control cognitivo» $Q(r|s)$ asociadas con la señal de cambio de tarea aumentan en función del número de unidades de orden superior presentes en memoria de trabajo (figura 13.5, Ec. 4). El mayor contenido informativo de esta señal contextual va parejo al aumento en los costes de respuesta y la mayor amplitud de un componente del potencial cerebral («*novelty P3*») evocado por las señales de cambio cuando se manejan tres reglas, frente a dos, o a una sola regla, respectivamente (Barceló *et al.*, 2006, 2008). Este análisis numérico nos permite formalizar la idea intuitiva de que las demandas de control dependen del contexto de tarea (es decir, de las relaciones entre los estímulos y las respuestas —y no tanto de los estímulos físicos—). También sugiere que la cantidad de información en un estímulo es función del nivel de incertidumbre total en la tarea, es decir, del conjunto total de estímulos, respuestas y de sus relaciones, que deben mantenerse en memoria de trabajo para realizar la tarea. En consecuencia, el esquema de la figura 13.5, panel central, podría ser considerado como una formalización matemática del concepto de «*set*» de tarea.

Figura 13.5 Estimaciones de información mutua entre estímulos-respuesta (adaptada de Nyhus y Barceló, 2009)



4.3 Ventajas de los modelos probabilísticos de control cognitivo

Una ventaja de estos modelos es que permiten comparar la conducta y activaciones cerebrales obtenidas mediante diferentes tareas de función ejecutiva, incluso cuando se emplean protocolos y materiales dispares (p. ej., modalidades sensoriales diferentes; cf., Miller, 1956). Este enfoque proporciona un marco interpretativo común para comparar el tipo de control cognitivo implicado en el procesamiento de las señales de cambio de tarea, las señales de error en el WCST convencional, y los distractores en tareas atencionales simples. Todas estas situaciones implican la rápida reconfiguración transitoria de representaciones de tarea de orden superior, y parecen depender de la integridad del córtex prefrontal lateral (Barceló y Knight, 2007; Miller, 2000). Con todo parece arriesgado intentar una comparación directa de los datos conductuales de protocolos diferentes. Por este motivo se emplea la actividad cerebral como patrón de referencia para comparar las respuestas evocadas ante distractores novedosos con las evocadas por señales contextuales de cambio de tarea (Nyhus y Barceló, 2009). El registro electroencefalográfico (EEG) revela un punto de convergencia entre estas situaciones aparentemente dispares, ya que permite una comparación directa de la topografía de las respuestas neuronales ante estímulos distintos, o ante un mismo estímulo en tareas dispares. A

continuación se exponen algunos de los hallazgos y conclusiones de estos estudios.

En primer lugar, las señales contextuales (de cambio y repetición de tarea) evocan respuestas cerebrales funcionalmente muy diferentes a las evocadas por las tarjetas objetivo a clasificar, lo cual permite segregar distintos procesos de control reactivo y proactivo (Barceló *et al.*, 2008). Por otro lado, la morfología, latencia y topografía frontoparietal del potencial evocado por las señales de cambio de tarea es comparable al potencial «novelty P3» evocado por distractores novedosos (Barceló, Escera, Corral y Periañez, 2006). En ambos casos se activa la misma red cortical frontoposterior implicada en el procesamiento de la novedad contextual: tanto ante la novedad del estímulo como de la tarea.

Otra ventaja de los modelos probabilísticos es que pueden ayudarnos a comprender el papel crítico de la conectividad neural en la función y disfunción ejecutiva. Tanto el procesamiento de la novedad como del conflicto exigen una actualización constante de las asociaciones activas entre las entradas sensoriales, las salidas motoras y las memorias de asociación implicadas en el ciclo percepción-acción. En efecto, las demandas de control ante la novedad y el conflicto no son causadas por las características físicas del estímulo (p. ej., la palabra «verde» escrita en tinta roja), o por el tipo concreto de respuesta motora (p. ej., responder con la mano izquierda ante una flecha a la derecha), sino que son las relaciones probabilísticas entre esos estímulos y respuestas dentro del contexto global de la tarea lo que les convierte en novedosos o conflictivos (ver figura 13.4B). Desde esta perspectiva cabría preguntarse: si la novedad y el conflicto dependen de las relaciones probabilísticas entre los elementos de una tarea, ¿entonces dónde en el cerebro se computan esas probabilidades? Los modelos probabilísticos trascienden la visión modular de la localización anatómica y sugieren que estas computaciones se realizan gracias a una profusa red de conexiones recíprocas entre regiones distantes del córtex prefrontal (Koechlin *et al.*, 2003), entre el córtex prefrontal y las cortezas de asociación posteriores, o también con otras regiones sensoriales y motoras, e incluso núcleos subcorticales (Miller, 2000).

5. Conclusiones

Tras la evidencia acumulada durante las últimas dos décadas y brevemente resumida en este capítulo a la luz de dos tests de inhibición bien concretos (WCST y test de Stroop), parece que la inercia tradicional de equiparar funciones frontales y ejecutivas se está invirtiendo claramente, y asistimos a la creación de una nueva concepción del sustrato del funcionamiento ejecutivo. Si bien ciertas regiones frontales (dorsolateral o ventral) pueden jugar un rol clave en ciertas tareas ejecutivas finas y fiables con un modelo cognitivo bien preciso, la investigación está permitiendo dar forma a una concepción más distribuida del funcionamiento ejecutivo, en el que se habla más de conectividad que de localización.

En la misma línea, las investigaciones provenientes del estudio de los efectos de adaptación al conflicto comienzan a revelar que los procesos responsables de distintos fenómenos como el efecto Gratton o el efecto de proporción de congruencia dependen de mecanismos y circuitos cerebrales distintos. Esto implica que el circuito unitario cíngulo anterior-corteza dorsolateral prefrontal propuesto por una de las teorías más prominentes como es la de Monitorización del conflicto propuesta por Botvinick y colaboradores necesita ser revisada para acomodar efectos como la especificidad del efecto Gratton en función del tipo de conflicto o para explicar las diferencias que se encuentran entre los efectos de adaptación reactivos y proactivos.

Un aspecto importante de este capítulo se ha centrado en el sustrato neural de las funciones ejecutivas, el cual requiere un equilibrio constante entre la integración y la segregación de información en redes corticales muy distribuidas. La capacidad de estas redes para integrar y segregar información neural también se ha abordado desde la teoría de la información (Sporns, 2011). Por tanto, los mismos formalismos empleados para describir la estructura informativa de las tareas cognitivas (cuadro 13.1) también nos ofrecen las herramientas estadísticas necesarias para definir interacciones neuronales a gran escala y para examinar la conectividad cerebral (funcional y efectiva) responsable del control cognitivo. Para acabar, los modelos probabilísticos de función ejecutiva ofrecen un marco integrador común para

comparar las demandas cognitivas de diferentes pruebas y de individuos de diferente edad y condición (Barceló y Knight, 2007). Estos modelos aportan una nueva forma de enfocar el estudio de las funciones ejecutivas con la gran ventaja de ofrecer métodos de cuantificación de procesos específicos que hasta ahora parecían difícilmente cuantificables.

Lecturas recomendadas

Rabbitt, P. (1997). *Methodology of frontal and executive function*. Hove: Psychology Press.

Tirapu-Ustárrroz, J., García-Molina, A., Ríos-Lago, M. y Ardila-Ardila, A. (2012). *Neuropsicología de la corteza prefrontal y las funciones ejecutivas*. Barcelona: Viguera.

Stuss, D. y Knight, R. T. (2013). *Principles of frontal lobe function*. Oxford: Oxford University Press.

Fuster, J. M. (2009). Cortex and memory: emergence of a new paradigm. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 2047-2072.

Referencias bibliográficas

Ahola, K., Vilkkii, J. y Servo, A. (1996). Frontal tests do not detect frontal infarctions after ruptured intracranial aneurysm. *Brain & Cognition*, 31, 1-16.

Andrés, P. (2003). Frontal cortex as the central executive of working memory: Time to revise our view. *Cortex*, 39, 871-895.

— y Van der Linden, M. (2000). Age related differences in Supervisory Attentional System functions. *Journal of Gerontology: Psychological Sciences*, 35, 373-380.

— y — (2001). Supervisory Attentional System in patients with focal frontal lesions. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 23, 225-239.

— y — (2002). Are central executive functions working in patients with focal frontal lesions? *Neuropsychologia*, 40, 835-845.

Baddeley, A. D. (1986). *Working memory*. Oxford: Clarendon Press.

— y Hitch, G. (1974). Working memory. En G. A. Bower (ed.), *The psychology of learning and motivation*, vol. 8. Nueva York: Academic Press, pp. 47-89.

— y Wilson, B. (1988). Frontal amnesia and the dysexecutive syndrome. *Brain and Cognition*, 7, 212-230.

Badre, D. y D'Esposito, M. (2009). Is the rostro-caudal axis of the frontal lobe hierarchical? *Nature Review Neuroscience*, 10, 659-669.

- Barceló, F. y Knight, R. T. (2007). An information-theoretical approach to contextual processing in the human brain: evidence from prefrontal lesions. *Cerebral Cortex*, 17 Suppl 1, i51-60.
- , Escera, C., Corral, M. J. y Periañez, J. A. (2006). Task switching and novelty processing activate a common neural network for cognitive control. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18, 1734-1748.
- , Periañez, J. A. y Nyhus, E. (2008). An information theoretical approach to task-switching: evidence from cognitive brain potentials in humans. *Frontiers in Human Neuroscience*, 1, 1-14.
- Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S. y Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, 108, 624-652.
- Botvinick, M. M., Nystrom, L. E., Fissell, K. L., Carter, C. S. y Cohen, J. D. (1999). Conflict monitoring versus selection-for-action in anterior cingulate cortex. *Nature*, 402, 179-181.
- Burgess, P. W. y Shallice, T. (1996) Bizarre responses, rule detection and frontal lobe lesions. *Cortex*, 32, 241-260.
- Carter, C. S., Braver, T. S., Barch, D. M., Botvinick, M. M., Noll, D. y Cohen, J. D. (1998). Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science*, 280, 747-749.
- Casey, B. J., Thomas, K. M., Welsh, T. F., Badgaiyan, R. D., Eccard, C. H., Jennings, J. R. et al. (2000). Dissociation of response conflict, attentional selection, and expectancy with functional magnetic resonance imaging. *Proceedings of the National Academy of Science*, 97, 8728-8733.
- Cohen, J. D., Dunbar, K. y McClelland, J. L. (1990). On the control of automatic processes: A parallel distributed processing model of the Stroop effect. *Psychological Review*, 97, 332-361.
- De Pisapia, N. y Braver, T. S. (2006). A model of dual control mechanisms through anterior cingulate and prefrontal cortex interactions. *Neurocomputing*, 69, 1322-1326.
- Di Pellegrino, G., Ciaramelli, E. y Làdavas, E. (2007). The regulation of cognitive control following rostral anterior cingulate cortex lesion in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19, 275-286.
- Egner, T., Delano, M. y Hirsch, J. (2008). Multiple conflict-driven control mechanisms in the human brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 12, 374-380.
- Fellows, L. K. y Farah, M. J. (2005). Is anterior cingulate cortex necessary for cognitive control? *Brain*, 128, 788-796.
- Funes, M. J., Lupiáñez, J. y Humphreys, G. (2010). Sustained vs. transient cognitive control: Evidence of a behavioral dissociation. *Cognition*, 114, 338-347.
- , — y — (2011). Top-down and bottom-up deficits in conflict adaptation after frontal lobe damage. *Cognitive Neuropsychology*, 27, 360-375.
- Giovagnoli, A. (2001). Relation of sorting impairment to hippocampal damage in temporal lobe epilepsy. *Neuropsychologia*, 39, 140-150.
- Grant, D. A. y Berg, E. A. (1948). A behavioral analysis of degree of reinforcement and case of shifting to new responses in a Weigl-type card sorting problem. *Journal of Experimental Psychology*, 38, 404-411.
- Gratton, G., Rykhlevskaia, E., Wee, E., Leaver, E. y Fabiani, M. (2009). Does white matter matter? Spatiotemporal dynamics of task switching in aging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 1380-1395.
- , Coles, M. G. H. y Donchin, E. (1992). Optimizing the use of information- Strategic control activation of responses. *Journal of Experimental Psychology-General*, 121, 480-506.
- Greenwood, P. (2000). The frontal aging hypothesis evaluated. *Journal of the International Neuropsychological Society*, 6, 705-726.
- Harnishfeger, K. (1995). The development of cognitive inhibition. Theories, definitions, and research evidence. En F. K. Dempster y Ch. J. Brainerd (eds.), *Interference and inhibition in cognition*. Londres: Academic Press, pp. 176-206.
- Heflin, L. H., Laluz, V., Jang, J., Ketelle, R., Miller, B.L. y Kramer, J. H. (2011). Let's inhibit our excitement: the relationships between Stroop, behavioral disinhibition, and the frontal lobes.

- Neuropsychology*, 25, 655-665.
- Kerns, J. G., Cohen, J. D., MacDonald, A. M., Cho, R. Y., Stenger, V. A. y Carter, C. S. (2004). Anterior cingulate conflict monitoring and adjustments in control. *Science*, 303, 1023-1026.
- Koechlin, E. y Summerfield, C. (2007). An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends in Cognitive Sciences*, 11, 229-235.
- , Ody, C. y Kouneiher, F. (2003). The architecture of cognitive control in the human prefrontal cortex. *Science*, 302, 1181-1185.
- Lie, C., Specht, K., Marshall, J. y Fink, C. (2006). Using fMRI to decompose the neural processes underlying the Wisconsin Card Sorting Test. *Neuroimage*, 15, 1038-1049.
- Luria, A. R. (1978). *Les fonctions supérieures de l'homme*. París: Presses Universitaires de France.
- Mayer, A. R., Teshiba, T. M., Franco, A. R., Ling, J., Shane, M. S., Stephen, J. M. y Jung, R. E. (2011). Modeling conflict and error in the medial frontal cortex. *Human Brain Mapping*, 33: 12 (2843-2855).
- Miller, E. K. (2000). The prefrontal cortex and cognitive control. *Nature Reviews in Neuroscience*, 1, 59-65.
- Miller, G. A. (1956). The magical number seven plus or minus two: some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63, 81-97.
- Monsell, S. (2003). Task switching. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 134-140.
- Mountain, M. A. y Snow-William, G. (1993). WCST as a measure of frontal pathology. A review. *Clinical Neuropsychologist*, 7, 108-118.
- Mushtaq, F., Bland, A. R. y Schaefer, A. (2011). Uncertainty and cognitive control. *Frontiers in Psychology*, 2, 249.
- Norman, D. y Shallice, T. (1980). Attention to action: Willed and automatic control of behavior. En R. Davidson, R. G. Schwartz y D. Shapiro (eds.), *Consciousness and self-regulation: Advances in research and theory*. Nueva York: Plenum Press, pp. 1-18.
- Nyhus, E. y Barceló, F. (2009). The Wisconsin Card Sorting Test and the cognitive assessment of prefrontal executive functions: a critical update. *Brain and Cognition*, 71, 437-451.
- Perret, E. (1974). The left frontal lobe of man and the suppression of habitual responses in verbal categorical behaviour. *Neuropsychologia*, 12, 323-30.
- Pribram, K. H. (1973). The primate frontal cortex-executive of the brain. En K. H. Pribram y A. R. Luria (eds.), *Psychophysiology of the frontal lobes* (pp. 293-314). Nueva York: Academic Press.
- Rabbitt, P. (1997). Introduction: methodologies and models in the study of executive function. En P. Rabbitt (ed.) *Methodology of frontal and executive function*. East Sussex: Psychology Press, pp. 1-38.
- Sporns, O. (2011). *Networks of the brain*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology*, 6, 643-661.
- Stuss, D. T. (1991). Interference effects on memory functions in postleukotomy patients: An attentional perspective. En H. S. Levin, H. M. Eisenberg y A. L. Benton (eds.), *Frontal lobe function and dysfunction*. Nueva York: Oxford University Press, pp. 157-172.
- , Floden, D., Alexander, M. P., Levine, B. y Katz, D. (2001). Stroop performance in focal lesion patients: Dissociation of processes and frontal lobe lesion location. *Neuropsychologia*, 39, 771-786.
- Tirapu-Ustárrroz, J., García-Molina, A., Luna-Lario, P., Roig-Rovira, T. y Pelegrín-Valero, C. (2008). Modelos de funciones y control ejecutivo (I). *Revista de Neurología*, 46, 684-692.
- Torres, M., Lupiáñez, J. Milliken, B. y Funes, M. J., (2014). Gradual Proportion Congruent effects in the absence of Sequential Congruent effects. *Acta Psychologica*, 149, 78-86.
- Vendrell, P., Junqué, C., Pujol, J., Jurado, M. A., Molet, J. y Grafman, J. (1995). The role of prefrontal regions in the Stroop task. *Neuropsychologia*, 33, 341-352.

Voytek, B., Davis, M., Yago, E., Barcelo, F., Vogel, E. K. y Knight, R. T. (2010). Dynamic neuroplasticity after human prefrontal cortex damage. *Neuron*, 68, 401-408.

14. Pensamiento y razonamiento

Juan A. García Madruga, Carlos Santamaría y Sergio
Moreno Ríos

1. Introducción

El estudio del pensamiento es tan antiguo como la propia psicología ya que el pensamiento, entendido como cualquier actividad mental que exija una manipulación interna de la información, es la característica central de la psicología humana. La materia prima básica del pensamiento está constituida por objetos mentales, es decir, símbolos que nos permiten construir y manipular representaciones de la realidad, a partir de las cuales podemos resolver un problema, extraer una conclusión en una inferencia lógica, tomar una decisión, reproducir un acontecimiento pasado o prever uno futuro.

La psicología experimental del pensamiento, que comienza ya a finales del siglo XIX con los estudios de la escuela de Wurzburg, tiene un pasado honorable durante la primera mitad del siglo XX, merced principalmente a las diversas y muy importantes aportaciones teóricas de los psicólogos de la *gestalt*, como Köhler, Wertheimer y Duncker. Sin embargo, como analizaremos más adelante para el razonamiento, la psicología del pensamiento no alcanza su mayoría de edad hasta la década de los setenta con la consolidación de la revolución cognitiva.

La relevancia de las investigaciones realizadas por la psicología cognitiva del pensamiento se ha visto reconocida por la comunidad científica al otorgar el Premio Nobel de Economía a dos psicólogos del pensamiento: Herbert Simon y Daniel Kahneman. Herbert Simon recibió en 1978 el Premio Nobel por sus aportaciones en la teoría de la decisión, especialmente por su concepción de que las decisiones de los agentes económicos no tienden a ser óptimas, sino que están sujetas a una *racionalidad limitada* por la que se

eligen aquellas opciones que, sin ser óptimas, satisfacen ciertos requisitos básicos. Ahora bien, las aportaciones de Simon no se reducen al campo del pensamiento económico. Newell y Simon fueron, junto con otros investigadores, fundadores de la Inteligencia Artificial y máximos exponentes del enfoque computacional en psicología. Su aportación más relevante se realizó en el campo de la Solución de Problemas donde, a partir de las ideas de la *gestalt* y de los estudios experimentales de la tradición asociacionista, propusieron que la conducta humana de solución de problemas surge de las computaciones simbólicas de la mente y que, por tanto, puede ser simulada en un ordenador.

Daniel Kahneman recibió el Premio Nobel en 2002, debido también a sus aportaciones en el campo de la teoría de la decisión en entornos económicos, al proponer y mostrar que los juicios de los individuos en las situaciones de incertidumbre se apartan de los principios básicos de la probabilidad. En colaboración con Amos Tversky, en la década de los años setenta, ambos habían mostrado que enfrentados a la evaluación de la probabilidad, la actuación de los individuos muestra la existencia de diversas estrategias o *heurísticos* que les permiten acceder rápidamente a una respuesta que puede ser correcta. Ahora bien, con frecuencia, estos heurísticos producen sesgos que llevan a cometer errores. De esta manera, mediante el heurístico de *representatividad* tendemos a evaluar la probabilidad de la que una persona sea médico, abogado, bibliotecario, agricultor o piloto de líneas aéreas, por la semejanza de la citada persona con el estereotipo de la profesión, ignorando las probabilidades previas de cada una de las profesiones.

Existen varios rasgos comunes en las concepciones que Simon y Kahneman tienen del pensamiento humano, quizá la más importante es que ambos consideran que las decisiones que tomamos son racionales pero no se ajustan a ningún criterio de racionalidad normativa, algo que como veremos en el próximo apartado ha sido también mostrado en el campo del razonamiento lógico. De esta manera, siguiendo la distinción entre racionalidad normativa e intencional o consecuencialista, el pensamiento humano puede ser considerado como racional desde la segunda de estas perspectivas ya que utiliza los medios a su alcance para conseguir sus intenciones o alcanzar unas metas de la forma más rápida y económica

posible, y no porque se atenga a criterios normativos ya sean estos los de la lógica o los del cálculo de probabilidad.

En este capítulo sobre pensamiento y razonamiento no nos vamos a centrar de manera específica ni en la solución de problemas, ni tampoco en el razonamiento probabilístico, sino en el razonamiento deductivo o lógico. Pero antes, necesitamos, aclarar brevemente estos conceptos y sus relaciones. Dentro del pensamiento, como hemos apuntado, podemos incluir muy diversos procesos y campos psicológicos como la solución de problemas, el razonamiento, la toma de decisiones, la formación de conceptos, la comprensión o el aprendizaje de contenidos conceptuales complejos. Siguiendo a Johnson-Laird (1988), cuando el pensamiento se realiza explícitamente con un propósito determinado, estamos ante una situación de solución de problemas, en la que el sujeto construye representaciones y manipula la información con el fin de lograr un objetivo que tiene relevancia para él. Dentro de la solución de problemas, el razonamiento implica un proceso de pensamiento que tiene un punto de partida concreto y preciso. En el razonamiento, los sujetos no conocen generalmente ni la solución, ni el proceso que conduce a ella, pero sí el punto de partida en el que deben iniciar su búsqueda de la conclusión.

El razonamiento deductivo o lógico, al contrario que el razonamiento inductivo y probabilístico, se caracteriza porque sus conclusiones son necesariamente válidas. Las conclusiones están lógicamente incluidas en el significado de las premisas, es decir, no incrementan su información semántica. La validez de las inferencias lógicas atañe únicamente a la estructura o «forma» del razonamiento: la verdad de las conclusiones depende solo de la verdad de las premisas. Los campos de estudio más representativos de la psicología del razonamiento deductivo son el razonamiento de series, que permite conectar entre sí de forma transitiva varios elementos (por ejemplo, B es más pequeño que A, B es más grande que C, ¿cuál es el más grande?), el silogístico basado en los esquemas propuestos por Aristóteles (por ejemplo, Todo A es B, Ningún B es C, luego: Ningún A es C) y el proposicional. Aunque a lo largo del capítulo nos referiremos algunas veces al razonamiento de series y silogístico, así como al razonamiento probabilístico, nuestro análisis más detallado se centrará en el

razonamiento proposicional.

Como otros campos de la cognición, la psicología experimental del razonamiento deductivo se desarrolla y consolida a partir de la década de los setenta del pasado siglo, en este caso merced principalmente a las aportaciones de un grupo de investigadores ingleses liderados por Peter Wason. En 1972 se publica *La Psicología del Razonamiento*, de Wason y Johnson-Laird, que puede considerarse como el punto de partida de la nueva ciencia cognitiva del razonamiento. Existen, no obstante, dos antecedentes relevantes que merece la pena resaltar, ambos en el campo del razonamiento silogístico: los estudios de Wilkins (1928) sobre el *efecto del contenido y las creencias*, y los de Woodworth y Sells (1935) sobre el *efecto atmósfera*. Los resultados de Wilkins mostraron que el contenido concreto y familiar podría mejorar el razonamiento y, además, que una conclusión favorable a las creencias de los individuos, aunque fuera incorrecta, sería más fácilmente aceptada. Por su parte, Woodworth y Sells mostraron que independientemente de la forma lógica, los rasgos superficiales de las premisas —su carácter particular o universal, negativo o afirmativo— creaban una atmósfera global que sesgaba las conclusiones de los individuos. La existencia de diversos sesgos cognitivos en el razonamiento, como los de las creencias y la atmósfera, se convertirá en una de los primeros descubrimientos de la psicología experimental del razonamiento que ha sido confirmado y ampliado posteriormente. De hecho, uno de las conclusiones que la obra de 1972 de Wason y Johnson-Laird es la confirmación de la existencia de estos sesgos, justo en el mismo momento en que, como vimos, Kahneman y Tversky proponían la existencia de los heurísticos y sesgos, o que como veremos Evans proponía el *sesgo de emparejamiento*.

Eran estos los asuntos que ocupaban a los investigadores en el momento en que nuestro amigo Pío Tudela acababa de finalizar sus estudios de Psicología en la Universidad Complutense de Madrid y comenzaba su larga trayectoria académica dedicada a la investigación y la docencia en Psicología experimental y Neurociencia cognitiva. En el próximo apartado nos centraremos en el estudio teórico y experimental del razonamiento proposicional, especialmente el condicional. En los siguientes analizaremos primero el razonamiento desde la perspectiva de su relación con la Memoria

Operativa, para finalizar con una breve presentación desde la perspectiva neurocientífica, de las bases cerebrales del pensamiento y el razonamiento.

2. El razonamiento proposicional. De la lógica mental a los procesos duales

El estudio del razonamiento proposicional, especialmente el condicional, ha experimentado en estos 40 años un importantísimo crecimiento tanto cuantitativo como cualitativo. Además de la acumulación de resultados claros y robustos, la aparición de nuevas tareas y procedimientos experimentales, y el desarrollo de teorías potentes y atractivas, recientemente han surgido nuevos enfoques que ponen en cuestión el propio campo del razonamiento lógico al tratar de reducirlo e integrarlo en el razonamiento probabilístico. De esta manera, algunos autores (véase, p. ej., Evans, 2011) sostienen la existencia de una revolución en el estudio del razonamiento, que habría conducido del *paradigma deductivo* al actual *paradigma probabilístico*. En este apartado presentaremos algunos de los principales resultados y teorías del razonamiento proposicional, tratando al mismo tiempo de explicar por qué, aunque consideramos muy relevantes los nuevos enfoques de tipo probabilístico y pragmático, y especialmente las teorías de procesos duales, estas nuevas aportaciones no implican un cambio paradigmático.

2.1 Tareas y resultados básicos

El razonamiento proposicional se realiza a partir de proposiciones o enunciados verbales que incluyen diversas conectivas lógicas como la conjunción, la disyunción y el condicional. La *conjunción* (y) es una conectiva básica muy sencilla que es verdadera únicamente cuando las dos proposiciones que la componen son verdaderas, por ejemplo, «Silvia es psicóloga y vegetariana». La *disyunción* (o) plantea ya más dificultad tanto en su comprensión como en su utilización correcta. Existen dos tipos de disyunciones, la disyunción *excluyente*, por ejemplo, «Silvia es psicóloga o bióloga» en la que hay dos posibilidades que la hacen verdadera; y la

disyunción *incluyente*, por ejemplo, «Silvia es psicóloga o vegetariana», en la que el enunciado disyuntivo es verdadero cuando lo son aisladamente cualquiera de las dos proposiciones que lo componen, pero también cuando ambas son verdaderas al mismo tiempo («Silvia es psicóloga y vegetariana»). Los valores de verdad de las conectivas proposicionales se suelen representar en «tablas de verdad», como la que aparece en la tabla 14.1.

Los enunciados *condicionales* constituyen el campo más importante del razonamiento proposicional por su importancia en el pensamiento científico, así como por las dificultades que plantea a los individuos su comprensión y su uso. Un enunciado condicional está formado por dos proposiciones, el *antecedente* y el *consecuente*, y en él se afirma que si el antecedente es verdadero, entonces el consecuente debe serlo también, por ejemplo, «Si llueve, entonces Silvia lleva paraguas». Si miramos la tabla de verdad del condicional —denominado en lógica, *implicación material*— veremos que resulta relativamente peculiar ya que es asimétrica: solo en una condición —cuando el antecedente es verdadero y el consecuente es falso (llueve y Silvia no lleva paraguas)— el enunciado condicional es falso. Por el contrario, los enunciados *bicondicionales* —*equivalencia material*— muestran una tabla de verdad claramente simétrica: si ambas proposiciones son verdaderas o ambas falsas la equivalencia es verdadera; y si una de las dos es verdadera y la otra falsa, el enunciado resultante es falso; por ejemplo, «Si y solo si llueve entonces Silvia lleva paraguas» (véase la tabla 14.1 donde se muestra que la diferencia con los condicionales reside en el caso «no-p q»).

Tabla 14.1 Tablas de verdad de las conectivas lógicas más usuales (V= verdadero; F= falso; I= irrelevante)

		Conjunción	Disyunción Incl.	Disyunción Excl.	Equivalencia	Implicación	Defectiva
p	q	V	V	F	V	V	V
p	no-q	F	V	V	F	F	F
no-p	q	F	V	V	F	V	I
no-p	no-q	F	F	F	V	V	I

A partir de los enunciados condicionales se pueden formular varias reglas de inferencia: el «Modus Ponens» (MP: «Si p, entonces q», «p» luego «q»), el «Modus Tollens» (MT: «Si p, entonces q», «no-q» luego «no-p»), la Afirmación de Consecuente (AC: «Si p, entonces q», «q» luego «p») y la Negación de Antecedente (NA: «Si p, entonces q», «no-p» luego «no-q»). Las dos primeras inferencias (MP y MT) son inferencias válidas, mientras que las otras dos son erróneas o falacias. No obstante, AC y NA pueden ser también inferencias válidas, si utilizamos una interpretación en términos de *equivalencia* o *bicondicional* de un enunciado «si entonces»; algo que resulta muy usual en el lenguaje cotidiano. Por ejemplo, con frecuencia podemos decir a nuestro hijo: «Si terminas los deberes te llevo al cine», cuando en realidad estamos queriendo decir «Si y solo si terminas los deberes te llevo al cine». A partir de esta interpretación bicondicional, las inferencias AC y NA son perfectamente válidas y todo el mundo las realiza. Una tercera posibilidad de interpretación del condicional «Si p entonces q», que ha adquirido especial relevancia en los últimos años, es la llamada tabla *defectiva* por la que los casos en los que el antecedente está negado serían considerados como irrelevantes. De esta manera, en una tarea de tabla de verdad, mientras que en «p q» y «p no-q» los participantes responden que estos casos hacen el condicional verdadero y falso, respectivamente, los casos «no-p q» y «no-p no-q» son considerados irrelevantes respecto a la verdad del enunciado.

Además de la tarea de inferencias y la de tablas de verdad, existe una

tarea, sin duda la más estudiada, la tarea de selección de Wason (1966). En esta tarea se presentan a los participantes unas tarjetas impresas por las dos caras. En su presentación clásica cada tarjeta muestra por un lado un número y por el otro una letra: es decir, si por un lado las tarjetas tienen una letra por el otro tienen necesariamente un número, y al revés. Posteriormente, las tarjetas aparecen en la disposición que se refleja en la figura 14.1, de manera que solo resulta visible una de las caras. Los participantes deben decir, sin levantar de hecho las tarjetas, cuál o cuáles sería necesario levantar para comprobar la exactitud de un enunciado condicional como:

«Si en una tarjeta hay una E por una cara, entonces hay un 4 por la otra».

Si miramos de nuevo la tabla de verdad del condicional (tabla 14.1), comprobaremos que hay que levantar únicamente las tarjetas E (p) y 7 (no-q) que son las únicas que pueden hacer falso el enunciado; lo cual, no parece ser sencillo de apreciar. Los resultados muestran que los adolescentes y los adultos, incluso los de alto nivel intelectual, son incapaces de resolverla. En los primeros estudios solo un 10% de los sujetos realizaron correctamente la tarea, la mayor parte tendían a simplemente confirmar la regla eligiendo las tarjetas mencionadas en la frase E (p) y 4 (q). La dificultad fundamental consiste en la selección de la tarjeta 7 (no-q).

Figura 14.1 Material utilizado en la versión abstracta tarea de selección de Wason

Regla condicional: *Si en una tarjeta hay una E por una cara, entonces hay un 4 por la otra.*



Una explicación coherente de los resultados encontrados fue la proporcionada por Evans y Lynch (1973), quienes postulan la existencia de un *sesgo de emparejamiento*, por el que los sujetos seleccionan solo las tarjetas que coinciden con los valores mencionados en la frase. La existencia de este sesgo viene confirmada cuando se utiliza un enunciado con el consecuente del condicional negado: «Si en una tarjeta hay una E por una cara, entonces *no* hay un 4 por la otra». En esta condición, los sujetos continúan seleccionando las tarjetas que se refieren a los valores que se mencionan (E y 4), lo que en este caso constituye la respuesta correcta: al haber introducido una negación en el consecuente, la tarjeta que lleva el número 4 puede falsar el enunciado. El fenómeno del sesgo de emparejamiento tiene una gran importancia en el razonamiento deductivo porque pone de manifiesto la influencia de factores superficiales —esto es, anteriores a la extracción del contenido semántico de los enunciados—, en el razonamiento humano, algo que había sido también encontrado en el razonamiento silogístico con el *efecto atmósfera*.

Sin embargo el aspecto que más interés ha despertado en estos años con la tarea de selección ha sido el de la influencia del contenido. Ya en la década de los setenta, se comprobó que el uso de un contenido realista puede facilitar la resolución de la tarea de selección. Además, esta facilitación puede ser lograda no solo con adultos, sino con adolescentes e incluso con niños. En un trabajo realizado por uno de nosotros (Asensio, Martín Cordero, García Madruga y Recio, 1990), comprobamos la notable mejora que suponía la utilización de un material concreto con adolescentes (16 años). Los participantes recibían la forma abstracta tradicional de la tarea, con letras y números, y una forma con contenido concreto incluía unas tarjetas en las que

aparecían personas de distinta edad por una cara (mayores o menores de 18 años) y tipos de vehículos por la otra (automóviles o bicicletas). En este caso, la frase o regla que los sujetos debían tratar de comprobar hacía referencia a una situación muy conocida: la edad mínima para obtener el permiso de conducir: «Si una persona conduce un automóvil entonces debe tener más de 18 años». Aunque la estructura formal de ambas tareas es exactamente la misma, el porcentaje de aciertos fue del 3% para la tarea abstracta y el 90% para la concreta. Estos resultados podían ser interpretados desde la teoría de los esquemas pragmáticos (Cheng y Holyoak, 1985) que sostiene la existencia de esquemas sensibles a contenidos específicos relacionados con situaciones donde se expresa obligación o permiso. La mejora de la tarea de selección con contenidos relativos a esquemas de obligaciones y permisos, ha sido encontrada por numerosos autores y se ha confirmado que los niños de 10-11 años, o incluso más pequeños, son ya capaces ya de resolver correctamente la tarea (Giroto, 1989).

Asimismo, estos resultados han sido fuente de una muy conocida (y criticada) teoría en el campo del razonamiento deductivo, la teoría del contrato social (Cosmides, 1989) que sostiene que estas reglas o esquemas tienen un origen filogenético y serían, por tanto, innatas. Según esta teoría, los esquemas pragmáticos como las obligaciones y permisos, habrían evolucionado debido a su capacidad de organizar el intercambio social en nuestra especie, e incluirían un mecanismo de detección de los «tramposos», es decir, aquellos que violan las reglas. La teoría del contrato social ha sido refutada al demostrarse que los resultados de las tareas de razonamiento son semejantes con contenidos en los que no hay trueque ni posibilidad de trampa, pero que expresan relaciones de obligación.

2.2 Teorías de reglas y modelos

Como vemos, el estudio del razonamiento deductivo ha permitido comprobar la existencia de numerosos *sesgos* y *errores* en la actuación de los adolescentes, y los adultos, en muy diversas tareas. Parece que es el *error* — más que el *acierto*—, lo que caracteriza en general el rendimiento de los individuos. De esta manera, al contrario de lo que sostenían Inhelder y Piaget

(1955) sobre las operaciones formales características de la adolescencia y la edad adulta, no parece que los individuos sean capaces de resolver los problemas deductivos de manera abstracta, formal, independiente del contenido de la tarea, sino que su actuación se ve afectada por sesgos de diverso tipo entre los que destacan las características superficiales de los problemas, el contenido y el contexto de la tarea y, en relación con ambos, los conocimientos y creencias de los individuos.

Ahora bien, al mismo tiempo se ha comprobado que algunos individuos, en determinadas condiciones, son capaces de resolver las tareas de forma acorde con la lógica, incluso las más difíciles. Es más, la propia existencia de la Lógica como disciplina muestra que la mente humana es capaz de actuar en forma abstracta, formal. Como vemos, las teorías del razonamiento deben ser capaces de explicar a la vez tanto los errores y sesgos como la actuación formal, algo que han tratado de hacer, con éxito desigual, tanto las teorías de reglas como, especialmente, la teoría de los modelos mentales.

Las teorías de la «lógica mental» o de las «reglas mentales», herederas de las concepciones piagetianas, sostienen que lo que posee y aplica el individuo en la resolución de los problemas deductivos es una serie de reglas sintácticas —semejantes a las de la lógica formal— que configuran una especie de «lógica natural» (véase, p. ej., Braine y O'Brien, 1998; Rips, 1994); entre estas reglas están las que permiten resolver problemas conjuntivos y disyuntivos, así como las inferencias condicionales. Ahora bien, las teorías de la lógica mental explican bien la competencia lógica mostrada por algunas personas pero no lo hacen de igual manera al enfrentarse a las dificultades y errores que se cometen.

La teoría de los modelos mentales (Johnson-Laird, 1983; Johnson-Laird y Byrne, 1991, 2002) sostiene que razonamos no a partir de reglas sintácticas, formales, sino mediante representaciones semánticas; esto es, de modelos que construimos a partir de nuestra comprensión de los enunciados verbales. Estos modelos son representaciones analógicas del significado de los enunciados, cuya construcción y manipulación se ven afectadas por las limitaciones de capacidad de la memoria operativa, lo que explicaría el hecho de que los individuos con frecuencia realicen las inferencias a partir de representaciones incompletas o iniciales de los enunciados.

En la tabla 14.2 podemos ver la representación inicial, en la que se incluyen modelos explícitos e implícitos, y la final, cuando han sido ya desplegados todos los modelos, que propone la teoría para las diversas conectivas proposicionales. Volviendo a nuestro anterior ejemplo de disyunción excluyente «Silvia es psicóloga o vegetariana», en la representación inicial los individuos construyen ya las tres posibilidades o modelos. No obstante, guiados por el *principio de verdad*, y con el propósito de no sobrecargar su MO, los dos primeros modelos incluyen solo aquella información que es verdadera; es decir, «Silvia es psicóloga» en el primer modelo, y «Silvia es vegetariana» en el segundo. En la representación final, los modelos están ya completamente desplegados, el primer modelo es ya «Silvia es psicóloga y *no* es vegetariana», y el segundo «Silvia *no* es psicóloga y sí es vegetariana».

Tabla 14.2 Representación inicial y final propuesta por la teoría de los modelos mentales para las diversas conectivas proposicionales (los cuatro puntos en la representación inicial de los condicionales hacen referencia a un modelo implícito que no ha sido desplegado)

Conectiva		Modelos mentales iniciales		Modelos totalmente explícitos	
Conjunción	p y q	p	q	p	q
Disyunción excluyente	p o q, pero no ambos	p		p	no-q
			q	no-p	q
Disyunción incluyente	p o q, o ambos	p		p	no-q
			q	no-p	q
		p	q	p	q
Condicional (implicación)	Si p entonces q	p	q	p	q
				no-p	q
				no-p	no-q
Bicondicional (equivalencia)	Si y solo si p entonces q	p	q	p	q
				no-p	no-q

Como vemos, la teoría de modelos sostiene que la clave en la explicación del razonamiento humano está en los procesos semánticos de construcción y manipulación de modelos. Dada la sobrecarga que crea en la memoria operativa la realización de las operaciones mentales que requieren las inferencias deductivas, en particular el proceso de *despliegue de modelos*, la teoría predice que, cuanto mayor sea el número de modelos necesarios para alcanzar la conclusión, mayor será la dificultad de los problemas. Una predicción básica de la teoría de modelos es que las conjunciones, al requerir un solo modelo, serán más fáciles que las *disyunciones*, ya que estas exigen la construcción de al menos dos modelos en su representación inicial. Cabe destacar que esta predicción no la hacen las teorías de reglas ya que, al postular la existencia de reglas específicas para la conjunción y la disyunción, el número de reglas o pasos en la derivación de la conclusión sería el mismo para ambos tipos de conectivas.

Con respecto a los condicionales, la teoría de modelos también predice la especial dificultad de estos enunciados que se pone de manifiesto en el hecho de que los adolescentes e incluso algunos adultos continúen cometiendo errores en la inferencia MT y, especialmente, en la inferencia NA. Un aspecto clave, como hemos visto, de la teoría es que la realización de las inferencias más difíciles exigen al razonador el despliegue de modelos mentales y la construcción completa de todos los modelos explícitos (Johnson-Laird y Byrne, 2002). Pero además la teoría de los modelos mentales sostiene que la utilización de contenidos y contextos específicos puede llevar a que se produzca una modulación semántica o pragmática del significado de los condicionales. Así, en un condicional como: «Si María bebe alcohol, entonces no bebe vino» el proceso de modulación semántico-pragmática lleva a que sean construidas solo dos posibilidades: «María bebe alcohol y no bebe vino», y «María no bebe alcohol y no bebe vino». La tercera posibilidad teóricamente válida, «María no bebe alcohol y bebe vino», es eliminada por el conocimiento que el razonador tiene de que el vino es una bebida alcohólica.

La teoría de los modelos mentales ha sido hegemónica en el campo del razonamiento deductivo durante las últimas décadas, especialmente hasta la aparición de las recientes teorías probabilísticas a las que nos referiremos más adelante. La razón de esta hegemonía se debe no solo a su capacidad explicativa, sino también a su vocación de ser una concepción unitaria, de amplias miras, sobre la cognición superior. Esta versatilidad de la teoría de modelos puede ser ilustrada en dos campos de singular interés: el razonamiento a partir de condicionales contrafácticos y el efecto de «*priming*» en los modelos mentales.

Los condicionales contrafactuales o contrafácticos tienen la particularidad de que la relación expresada en el enunciado es falsa. Así, por ejemplo, si alguien nos dice: «Si el taxi hubiera llegado a tiempo, entonces Silvia habría cogido el avión», sabemos que ni el taxi llegó a tiempo, ni Silvia cogió el avión. Una segunda particularidad de los contrafácticos es su utilización del modo subjuntivo, lo que nos da ya una pista sobre la interpretación que hace la teoría de modelos de estos enunciados: el modo subjuntivo facilita la consideración de más de una posibilidad. El significado del contrafáctico

anterior lleva a considerar desde el principio dos posibilidades o modelos, el modelo de lo que pasó realmente (el taxi no llegó a tiempo y Silvia no cogió el avión) y el modelo contrario a la realidad de lo que podría haber sucedido (el taxi llegó a tiempo y Silvia cogió el avión). De esta manera la teoría sostiene que, al contrario de los condicionales fácticos (véase la tabla 14.2), la representación inicial de un condicional contrafáctico del tipo: «Si hubiera sido p, entonces habría sido q», sería la siguiente:

(fáctico)	no-p no-q
(contrafáctico)	p
....	

A partir de esta representación, la inferencia MP puede ser directamente extraída del segundo modelo, mientras que la inferencia MT, al contrario que en los condicionales fácticos, puede ser extraída también de la representación inicial, a partir del primer modelo. Esta predicción básica ha sido comprobada en numerosas ocasiones. Asimismo, más recientemente se han comprobado las predicciones específicas de la teoría de modelos relativas a un tipo particular de contrafácticos, los enunciados semifácticos del tipo: «Incluso si hubiera sido p, entonces habría sido q», en los que solo el antecedente es falso. En los semifácticos, por tanto, en la representación inicial el consecuente de los dos modelos explícitos es afirmativo («no-p no-q» y «p q»; véase, p. ej., Moreno-Ríos, García-Madruga y Byrne, 2008).

Las predicciones de la teoría de modelos sobre los condicionales contrafácticos y semifácticos han sido también comprobadas mediante la utilización de una técnica de facilitación o *priming*. La técnica consiste, básicamente, en medir el tiempo de lectura comprensiva de la conjunción formada por las cuatro posibilidades de la tabla de verdad del condicional, algunas de las cuales han sido previamente «primadas» por la lectura comprensiva de enunciados condicionales fácticos, contrafácticos y semifácticos. Así por ejemplo, la lectura previa del enunciado contrafáctico «Si hubiera llovido, entonces los geranios habrían florecido», según la teoría de modelos, conduce a una lectura más rápida de las conjunciones: «no llovió y los geranios no florecieron» y «llovió y los geranios florecieron»; mientras que la lectura previa del enunciado fáctico «Si llovió, entonces los geranios

florecieron» facilita solo una lectura más rápida de la conjunción: «llovió y los geranios florecieron» (Santamaría, Espino y Byrne, 2005).

2.3 El enfoque probabilístico en la deducción: la teoría suposicional

El origen del enfoque probabilístico de la deducción está en los trabajos realizados durante la década de los años noventa por Oaksford y Chater, tratando de explicar la selección de las tarjetas en la tarea de Wason en términos de utilidad esperada en la ganancia de información (1994). No obstante, el enfoque probabilístico no alcanza su mayoría de edad hasta que trata de explicar el razonamiento condicional (Evans, Over y Handley, 2005; Oberauer y Wilhem, 2003). El enfoque probabilístico considera que los condicionales no pueden ser interpretados en términos veritativo-funcionales, es decir, su verdad no depende de los valores de sus proposiciones componentes tal y como son representadas binariamente en la tabla de verdad, sea esta la de la implicación material o la de la equivalencia o bicondicional. Un condicional «Si Antecedente entonces Consecuente» no es entendido como verdadero o falso, sino que es entendido como más o menos creíble o probable, y su probabilidad se define como la probabilidad de que se dé el consecuente, una vez que se da el antecedente: $P(\text{Consecuente} / \text{Antecedente})$.

Esta explicación probabilística del significado del condicional está apoyada en dos conjuntos principales de datos: los provenientes de la tarea de evaluación de tablas de verdad y los hallados con una nueva tarea de evaluación de la probabilidad de los enunciados condicionales. Como vimos al hablar de la tarea de evaluación de tablas de verdad, uno de los resultados que llamó la atención de los investigadores ya a finales de los años sesenta fue el que los casos negativos («no-p q» y «no-p no-q») a menudo eran considerados como irrelevantes; es decir, los individuos parecían comportarse de acuerdo con la tabla defectiva del condicional. Obviamente, estos resultados son contrarios a una interpretación binaria, veritativo-funcional, del condicional. No obstante, existe otra posibilidad y es que los participantes interpreten su tarea de evaluar la tabla de verdad del condicional como si se

les pidiera que evaluaran la tabla de verdad del consecuente, dando por supuesto el antecedente. En ese caso, sus respuestas considerando irrelevantes las posibilidades negativas serían totalmente esperables. Existen evidencias a favor de esta explicación. Así, cuando se utilizan operadores lingüísticos como «sorprendentemente», «es verdad que» o «cuál es la probabilidad de que...», los individuos intentan reducir el ámbito de aplicación o argumento de los operadores de los enunciados a las cláusulas o proposiciones que los componen (Johnson-Laird, 2011, pp. 129-132). Este *principio del argumento-corto* se aplica en el caso de la negación de los condicionales. Existen datos que corroboran que los individuos tienden a interpretar la negación de: «Si come, entonces Silvia bebe», como si solo fuera la negación del consecuente, es decir: «Si come, entonces Silvia no bebe».

La segunda fuente de evidencias en contra de la interpretación extensional o veritativo-funcional del condicional proviene de la tarea de evaluación de la probabilidad de los condicionales. En esta se pide a los participantes que evalúen la probabilidad de que un enunciado condicional, «Si p entonces q», sea verdad en una tarjeta extraída al azar de un conjunto en el que existe una frecuencia determinada de casos posibles «p q», «p no-q» «no-p q» y «no-p no-q». Los resultados encontrados en esta tarea (Oberauer y Wilhem, 2003) mostraron que los participantes no consideraban la probabilidad del condicional como la suma de la probabilidad de los tres casos que lo hacen verdadero («p q», «no-p q» y «no-p no-q»). Por el contrario, sus respuestas reflejaban una interpretación suposicional por la que evaluaban la probabilidad a partir únicamente de los casos «p», es decir, a partir de la suposición de «p». De esta manera, despreciaban los casos «no-p»: consideraban que lo que debían evaluar era la probabilidad del condicional «Si p entonces q», partiendo de la suposición de «p».

Desde la perspectiva de la teoría de modelos, la tarea de evaluación de la probabilidad del condicional es una situación experimental en la que se aplica el principio del argumento-corto. Así, como muestran los protocolos en voz alta de los participantes, estos tienden a transformar la pregunta «¿Cuál es la probabilidad de si p entonces q?» en «Si p entonces, ¿cuál es la probabilidad de q? (Johnson-Laird, 2011). Esto no quiere decir que la teoría de modelos

rechace la incidencia de las suposiciones en el razonamiento. Todos podemos hacer suposiciones y en ocasiones las hacemos cuando razonamos; por ejemplo, supongamos que entramos en recesión y esta dura varios años, ¿qué pasaría entonces? Para la teoría de modelos, el razonamiento a partir de suposiciones puede ser una estrategia que utilizan los individuos en determinados casos, pero no un principio universal como sostiene la teoría suposicional. Por otra parte, algunas formulaciones recientes de las teorías de modelos incorporan componentes de las teorías probabilísticas y, así, postulan que los procesos que producen la representación o modelo inicial serían de tipo probabilístico (Verschueren, Schaeken y D'Ydewalle, 2005). Merece la pena también destacar que dos amplios metaanálisis del razonamiento condicional realizados recientemente confirman que la teoría de los modelos mentales proporciona una mejor explicación de los datos existentes que las teorías probabilísticas (Schroyens y Schaeken, 2003).

Quizá la más importante aportación de los enfoques más recientes y que, sin duda, debe ser integrada en cualquier concepción que tenga ambición de hegemonía en el campo del razonamiento, ha sido el desarrollo de las teorías de procesos duales que veremos a continuación.

2.4 El enfoque de los procesos duales

Hemos resaltado que en numerosas ocasiones la actuación de los individuos se ve afectada por la existencia de diversos sesgos, como los sesgos superficiales y los debidos al contenido y las creencias, que no implican un análisis y manipulación consciente de representaciones mentales. Con el propósito de incorporar la influencia de inferencias inconscientes como el *sesgo de emparejamiento* en la tarea de selección, Wason y Evans (1975) propusieron la primera hipótesis sobre la existencia de «procesos duales» en el razonamiento, en particular en la tarea de selección. De esta manera, además del proceso inconsciente —el sesgo de emparejamiento— que llevaría a la selección errónea de las tarjetas «p» y «q», habría un segundo proceso que trataría de justificar la selección realizada. Posteriormente, García Madruga (1983) propuso una teoría de «doble procesamiento» para explicar, por un lado, los errores que cometen los individuos en el

razonamiento silogístico, entre otros los debidos al *efecto atmósfera* y, por otro, las actuaciones correctas fruto de un análisis exhaustivo de las representaciones de los problemas. Una formulación precisa de ambos tipos de procesos fue la realizada por Evans (1984) con su distinción entre procesos *heurísticos* y *analíticos*, que ha sido desarrollada y perfilada posteriormente, y sigue manteniendo su utilidad. En los últimos 15 años, un creciente número de autores han defendido que la existencia de dos diferentes tipos de procesos o sistemas de razonamiento, con raíces evolucionistas diversas: el Sistema 1 y el Sistema 2 (véase, Evans, 2008; Evans y Over, 1996; Kahneman, 2011; Sloman, 1996; Stanovich, 1999).

El Sistema 1 ha sido caracterizado como inconsciente, asociativo, rápido, y no ligado a los recursos individuales de la MO y la inteligencia fluida. Este sistema que los humanos compartimos en gran medida con otros animales, permite a los individuos acceder rápidamente a respuestas que a menudo son válidas, pero que también les llevan a cometer errores. El Sistema 2 se considera que es consciente, lento, controlado y ligado a los recursos individuales de la MO y la inteligencia fluida. La actuación del Sistema 2 implica la anulación del Sistema 1 y depende de las capacidades intelectuales y disposiciones y estilos mentales de los individuos.

Como el propio Evans (2008) ha resaltado, la distinción entre los dos procesos o sistemas de razonamiento no plantea dificultad alguna a la teoría de los modelos mentales ya que puede ser emparejada con la distinción entre representación inicial y representación final que hace la teoría. Así, la respuesta a un problema deductivo que proponen los heurísticos del Sistema 1 coincidiría con la representación inicial (el modelo «p q» en el caso del condicional), mientras que la actuación analítica del Sistema 2 lo haría con el proceso de *despliegue de modelos* y el logro de representaciones completamente explícitas de los enunciados, la manipulación de modelos y la búsqueda exhaustiva de conclusiones acordes con los significados de las premisas. En esta línea, diversos autores han propuesto las teorías específicas de modelos que incorporan el enfoque de los procesos duales. Como ya mencionamos, estas teorías introducen mecanismos probabilísticos en los procesos heurísticos que producen la representación o modelo inicial.

Como vemos, la perspectiva de los procesos duales es hoy ampliamente

admitida por los investigadores, aunque con matices y planteamientos parcialmente diferentes. Asimismo, diversos autores han planteado que el modelo de dos procesos o sistemas es incompleto. Así, Thompson (2010) ha planteado que es necesario introducir la actuación de procesos metacognitivos que determinen cuándo y de qué forma participan cada uno de los dos sistemas. La autora propone como lazo entre los dos sistemas el *sentimiento de corrección (filling of rightness)* FOR. A partir de la experiencia pasada o del conocimiento del mundo una conclusión está asociada a un grado de FOR. Únicamente cuando el sentimiento de corrección es bajo, se activa el Sistema 2, controlado. De este modo, la salida del Sistema 1 determinaría la probabilidad de intervención del Sistema 2. Aun así, debe de existir algo adicional que regule la relación entre ambos sistemas y que indique cuándo y cómo el Sistema 2 debe actuar. En una línea convergente, Evans (2009) propone un sistema 3 de control metacognitivo, responsable de activar la memoria operativa, así como de resolver los posibles conflictos entre las salidas del Sistema 1 y el 2.

La propuesta más elaborada de una estructura tripartita es la de Stanovich y West (véase, p. ej., Stanovich, West y Toplak, 2011). Estos autores realizan un análisis detallado de la relación entre los dos sistemas y subrayan que para que el Sistema 2 pueda realizar su tarea analítica hay que desactivar el Sistema 1. Esta desactivación o anulación del Sistema 1 exige llevar a cabo, y mantener en el tiempo, una operación de *desacoplamiento (decoupling)* cognitivo que permite construir, mantener y manipular representaciones lo que implica recursos cognitivos relacionados con la memoria operativa y la inteligencia. Pero la desactivación del Sistema 1 requiere un control ejecutivo que no puede ser realizado por el Sistema 2. Así, además de la *mente autónoma* (Sistema 1) y la *mente algorítmica* (Sistema 2), estos autores proponen un tercer tipo de procesamiento a la que llaman *mente reflexiva* y que se encargaría del control general de la conducta del individuo en función de los propósitos generales y metas. El funcionamiento de la mente reflexiva se vería afectado, no ya por los recursos cognitivos de los individuos como en el caso de la mente algorítmica, sino por las disposiciones generales de pensamiento de los individuos, entre las que estarían su tendencia a pensar activamente o no, su resistencia o no a cerrar los problemas, y su mentalidad

más o menos abierta ante las creencias y la posibilidad de cambio en ellas.

En este amplio apartado hemos revisado la evolución de la investigación sobre la deducción en los últimos 40 años. Nuestra revisión, aunque pegada a los datos, nos ha llevado al análisis, a veces detallado, de las concepciones teóricas que han surgido estrechamente relacionadas con el trabajo experimental. Estamos ya en condiciones de volver a plantearnos la pregunta que nos hacíamos a principio de este largo apartado durante los últimos 40 años. ¿Hay realmente un cambio de paradigma? ¿Los enfoques probabilísticos del razonamiento deductivo suponen la sustitución de las tareas lógicas tradicionales y los contenidos abstractos por tareas probabilísticas y el estudio semántico-pragmático de las creencias de los individuos? Nosotros pensamos, al contrario de lo que sostienen los partidarios la teoría suposicional, que la deducción no ha muerto (véase Evans, 2011, p. 433), aunque sin duda las diferencias entre razonamiento deductivo e inductivo o probabilístico tenderán a desaparecer y el estudio de la deducción tendrá que convivir con estas nuevas tareas y enfoques.

3. Pensamiento, razonamiento y MO

En el modelo original y más conocido propuesto por Baddeley y Hitch (1974; Baddeley, 1986), la MO se concibe como un sistema encargado de mantener y manipular la información que se necesita para la realización de tareas cognitivas complejas. Por tanto, desde su origen, la función de la MO en las tareas cognitivas superiores como el pensamiento y el razonamiento ha sido considerada crucial. Durante los últimos treinta años numerosos estudios han comprobado esta relación entre la MO y diversas tareas de pensamiento, razonamiento y solución de problemas (véase, por ejemplo, Baddeley, 2007). Centrándonos únicamente en el campo del razonamiento, tres son las principales perspectivas en el estudio sobre el papel de la MO: en primer lugar, siguiendo el modelo de Baddeley y Hitch, se ha prestado atención a la implicación de los diversos componentes de la memoria operativa durante la realización de las tareas de razonamiento; en segundo lugar, se han analizado las funciones de la memoria operativa en cada uno de los componentes del

proceso de razonamiento. Por último, se ha situado el foco de análisis en las relaciones entre los dos Sistemas de razonamiento, tratando de ubicar el papel que cumple la memoria operativa. Prestaremos atención también, brevemente, al papel de la MO en la explicación del desarrollo del razonamiento deductivo.

3.1 Los componentes de la memoria operativa en el razonamiento

Las diversas teorías existentes sostienen que durante el razonamiento hacemos uso de la memoria operativa y, por tanto, coinciden en otorgar un papel al ejecutivo central, pero difieren en la importancia que otorgan a los otros componentes de memoria operativa. Existe poca duda al respecto de que el razonamiento requiere control ejecutivo dado que suele implicar la realización de tareas complejas, como la evaluación de conclusiones tentativas y la búsqueda de contraejemplos. Es más, se ha propuesto que las principales funciones otorgadas al ejecutivo central por las diversas teorías de la MO: focalización, cambio de tarea, actualización de representaciones y conexión con la memoria a largo plazo, e inhibición de respuestas automáticas se ven directamente implicadas en el proceso deductivo (García-Madruga, Gutiérrez, Carriedo, Luzón y Vila, 2007). Asimismo, utilizando la metodología de tareas duales, se ha visto que el razonamiento empeora cuando se realiza al mismo tiempo una tarea secundaria que sobrecarga el ejecutivo central (por ejemplo, Klauer, Stegmaier y Meisel 1997).

Sin embargo, las principales teorías sobre el razonamiento deductivo difieren en la naturaleza de las representaciones que se manipulan. Para la teoría de los modelos mentales estas representaciones básicas son los modelos mentales, representaciones analógicas, si es posible de tipo icónico. Por ello, para la teoría de los modelos mentales, la agenda visoespacial tendrá una participación activa en el razonamiento. En contraste, para las teorías de la lógica mental, las representaciones básicas manipuladas durante la deducción son proposiciones y por lo tanto se esperaría que fuera el lazo fonológico el más implicado. La prueba empírica entre las teorías estaba servida pero los resultados no fueron concluyentes. Por ejemplo, Toms, Warris y Ward (1993) utilizaron inferencias del tipo «si hay un círculo, es

rojo. Hay un círculo, luego...». Manipularon el contenido y usaron diversas tareas secundarias que se realizaban al mismo tiempo que la tarea de inferencia y que sobrecargaban, bien el componente visoespacial, bien el ejecutivo central, de forma que si durante la deducción se viera implicado ese componente, la ejecución en las tareas empeoraría. Los autores concluyeron que el razonamiento se veía perjudicado por la carga en el ejecutivo central, pero no por la tarea concurrente visoespacial. Por el contrario, Klauer y otros (1997), además de la implicación del ejecutivo central, demostraron que cuando los problemas expresan relaciones espaciales, la tarea concurrente visoespacial interfería con la ejecución deductiva. Los resultados no siempre coincidentes encontrados en estos y otros estudios mostraron que existían múltiples factores en la deducción, entre ellos la existencia de diferencias individuales en el uso de estrategias para la resolución de los problemas deductivos.

En esta misma línea, Vandierendonck, Dierckx y Van der Beken (2006) sostienen que existen dos aspectos que determinan si se hará uso de representaciones visoespaciales durante la deducción. En primer lugar, cuando el contenido es afín a la representación espacial (por ejemplo, «hay un lápiz a la izquierda de una goma») o si puede ser claramente trasladado a esta, como ocurre por ejemplo con la disposición temporal (por ejemplo, «ayer dijo que pasado mañana sería su cumpleaños»). En segundo lugar, si la relación expresada por las premisas es compleja y no puede representarse simplemente de un único modo (hay un lápiz a la izquierda de la goma y el papel está a la izquierda de la goma), las personas tienden a ayudarse de la agenda visoespacial. En general, cuando las premisas hacen referencia a relaciones espaciales y activan representaciones en la memoria a largo plazo, la agenda visoespacial se utiliza como plataforma para construir los modelos mentales.

3.2 La función de la memoria operativa en la deducción

Verschueren, Schaeken y d'Ydewalle (2005) analizaron el proceso de razonamiento en cuanto a los factores que influyen en la capacidad de la memoria operativa e identificaron varios componentes. En primer lugar,

señalaron la capacidad de representar y mantener la información. Al tratar de resolver un problema debemos mantener el contenido del problema así como el significado del mismo, las situaciones descritas en él. Cuanto mayor es el número de alternativas consistentes a representar mayor es la carga de memoria operativa. Durante el proceso, solemos ser conscientes de los contraejemplos, así que además de representar esas situaciones, ubicamos nuestra atención en ellos de modo activo.

Con respecto al proceso de recuperación, se ha propuesto la implicación de la memoria operativa en este proceso porque se ve afectada en tareas duales. Existen varios modelos propuestos de recuperación de memoria a largo plazo: uno en el que el componente de control central actúa monitoreando los errores y controla la supresión de ítems previos. La activación en la memoria a largo plazo ocurriría por propagación automática de la activación de asociados semánticos. En el segundo modelo la búsqueda del conocimiento en memoria a largo plazo es estratégica, controlada, con generación activa de claves para la recuperación. La búsqueda es más eficiente en personas con alta memoria operativa.

Por otra parte, las personas con más alta capacidad de memoria operativa inhiben mejor la información recuperada automáticamente cuando está en conflicto con sus creencias y conocimientos (lo que ocurre por ejemplo con el siguiente argumento que siendo válido es empíricamente falso: «Todos los animales son humanos, una ardilla es un animal, luego una ardilla es humana»).

Por último, y en relación con la integración de premisas, durante la tarea de inferencia, la información que contienen las diversas premisas debe ser relacionada para proponer una o varias conclusiones posibles. La manipulación e integración de información se ha propuesto como tarea básica de la memoria operativa (Miyake y Shah, 1999).

3.3 La memoria operativa y los sistemas de razonamiento

Hemos visto el importante papel que cumple el control ejecutivo en el razonamiento pero no todo el razonamiento es controlado. Como vimos en el apartado anterior los mecanismos asociativos e intuitivos, los heurísticos del

Sistema 1 no requieren el concurso de la memoria operativa y los procesos ejecutivos. No obstante, en general cuando los recursos de memoria operativa disponibles son suficientes, no estamos bajo presión temporal y si la decisión es importante preferimos utilizar el Sistema 2 y pensar de modo analítico. Las conclusiones basadas en contraejemplos y búsqueda exhaustiva son más informativas y precisas que las del Sistema 1 (Vershuren *et al.*, 2005). Pero, como hemos visto en el apartado anterior, es más fácil, cómodo y rápido realizar inferencias automáticas, así que no es de extrañar que en multitud de ocasiones resolvamos tareas de razonamiento utilizando procesos heurísticos sin implicar a la memoria operativa. Algunas personas se muestran más propensas a utilizar el razonamiento analítico y otras el heurístico y estas diferencias individuales parecen estar asociadas a la capacidad de memoria operativa (Gilhooly, Logie, y Wynn, 1999). Los resultados de los últimos años (Verschueren *et al.*, 2005) sugieren que las personas con menor amplitud de memoria operativa basan más sus inferencias en un mecanismo no exhaustivo de razonamiento que las lleva a aceptar como válidas conclusiones solo probables, no necesarias.

Existen datos que están a favor de esta vía doble estratégica de procesamiento. Las diferencias individuales en capacidad de memoria operativa solo se muestran en determinados problemas. Esto ocurre, por ejemplo en problemas en los que las soluciones de ambos sistemas son diferentes; es decir, cuando la operación automática del Sistema 1 no garantiza un resultado correcto. Solo las personas con alta memoria operativa bloquean el sistema heurístico. De Neys (2006) observó que las personas con alta memoria operativa ajustaban el uso del sistema analítico a situaciones complejas y el heurístico a conclusiones inmediatas. Asimismo, se planteó la cuestión de si las personas con baja memoria operativa utilizan de forma sistemática el sistema heurístico o, si por el contrario, tratan también de utilizar el sistema analítico. Mediante el uso de una tarea concurrente, el autor constató que las personas con baja memoria operativa también trataron de utilizar el sistema analítico, como demostró el empeoramiento de la ejecución en la tarea concurrente, pero simplemente fallaban en su intento.

Con respecto a la conexión entre la memoria operativa y la memoria a largo plazo, varios modelos recientes tratan de explicar cómo se produce.

Siguiendo la teoría de los modelos mentales, tanto Oaksford y Chater (2010) como Markovits y Barrouillet (2002) entienden que las inferencias ocurren mediante la construcción de modelos mentales en la memoria operativa, añadiendo modelos y evaluando si la conclusión alcanzada es consistente con todos ellos y así poder determinar si es válida. Pero el proceso de construir modelos se realiza conectando y desconectando elementos de las premisas con elementos que se activan en la memoria a largo plazo. La inferencia «Si es un perro, tiene cuatro patas», «tiene cuatro patas», nos lleva a activar elementos relacionados con las premisas (animales con cuatro patas) que se introducen en la memoria operativa, por ejemplo, «gato con cuatro patas». Esta activación en la memoria a largo plazo ocurre en el Sistema 1, es automática y responsable de los efectos del conocimiento y los efectos pragmáticos en el razonamiento. El caso recuperado en el ejemplo evitaría aceptar la falacia de AC al no ser consistente con la conclusión («tiene cuatro patas, luego es un perro»). En otros casos, la búsqueda de alternativas se produce de modo controlado, con la participación de la memoria operativa, e implica al Sistema 2. Esto ocurre, por ejemplo, cuando la conclusión o alguna de las premisas no es creíble. En general, podemos decir que a menos que haya instrucciones explícitas para pensar lógicamente, las personas suelen utilizar el Sistema 1, automático, para realizar inferencias. Con suficiente motivación uno puede inhibir los resultados automáticos procedentes de los procesos heurísticos. Aun así, existen otras variables que influyen en la probabilidad de utilizar el Sistema 2. Como ya mencionamos, la credibilidad de los argumentos y la presión temporal son algunas de estas variables, otra variable se refiere a las diferencias individuales en capacidades cognitivas (inteligencia y memoria operativa) y las disposiciones generales de pensamiento.

3.4 La memoria operativa y el desarrollo deductivo

Piaget señalaba el tránsito entre el pensamiento concreto al abstracto como uno de los logros evolutivos más importantes de nuestro pensamiento. Los patrones de desarrollo de la capacidad de inferir son diferentes cuando pensamos en elementos abstractos o relaciones artificiales que cuando lo

hacemos sobre contenidos concretos y relaciones familiares. Johnson-Laird (1990) secuenció el desarrollo del razonamiento condicional con contenido artificial, arbitrario o abstracto, a partir de la complejidad de las operaciones implicadas en él. Según este autor, el desarrollo del razonamiento deductivo se produce merced al propio desarrollo de la comprensión de los enunciados lingüísticos y gracias al incremento en la capacidad de procesamiento de la MO. Los preescolares utilizan únicamente la representación inicial de las premisas de un problema (véase la tabla 1). Los escolares menores se implican en acceder a alternativas, pero solo los mayores consiguen acceder a todas las alternativas. Por ejemplo, tanto los adultos como los niños comprenden que un condicional «Si hay una manzana, entonces hay una pera» es consistente con el hecho de que haya una manzana y una pera. Esto les permitirá realizar la inferencia válida MP. Además, ambos entienden que si hay una manzana y no una pera, el condicional es falso. Sin embargo, los más pequeños no entienden que existen otras posibilidades además de la mencionada, denominada conjuntiva, y por ello, no realizarán la inferencia válida MT (no hay una pera, luego no hay una manzana) y aceptarán la falacia AC (hay una pera, luego hay una manzana). Los niños algo mayores, escolares, realizarán una interpretación bicondicional, aceptarán que el condicional es consistente con el caso «no hay una manzana ni una pera», lo que les permitirá realizar la inferencia MT, además de la MP, pero aceptarán también las falacias AC y NA. Solo los adolescentes y especialmente los adultos, con motivación y tiempo suficiente, realizarán la interpretación condicional, accederán a una tercera alternativa «no hay una manzana y sí una pera». Esta situación les permite eliminar las falacias AC y NA. Como vemos, este desarrollo se ha asociado con el incremento en la capacidad de la memoria operativa durante el desarrollo ya que el número de alternativas consideradas se incrementa con la edad (Barrouillet, 2011).

Sin embargo, el comportamiento deductivo es diferente cuando los contenidos son familiares o cuando los niños son expertos en un dominio de conocimiento concreto. Incluso los niños de 5 años interpretan como bicondicional la expresión «si recoges los juguetes, vas al cine». Entienden que si no hacen la tarea se quedarán sin cine. Del mismo modo, cuando disponen del suficiente conocimiento, accederán a él en la memoria

semántica y episódica durante la realización de inferencias. Así, podrán descartar, por ejemplo, la falacia de AC ante el condicional «si un animal es un perro, entonces tiene cuatro patas». Accediendo a su conocimiento de otros casos, descartan que, a partir del condicional se deba afirmar que un animal de cuatro patas tenga que ser un perro.

Como ya analizamos, desde la teoría de los modelos mentales el Sistema 1 corresponde al razonamiento con modelos iniciales. El Sistema 2 actúa cuando se necesita completar el modelo inicial o buscan modelos alternativos; es decir cuando actúa el proceso de despliegue. Este proceso va a estar determinado por la disponibilidad de información que facilite o no el acceso a alternativas y por la capacidad de la memoria operativa. El incremento de su amplitud a lo largo del desarrollo está relacionado con el incremento en la capacidad de razonar. En el razonamiento con condicionales los menores solo mantienen un modelo (el inicial), los escolares pueden considerar un segundo modelo, pero solo los adolescentes tienen la amplitud suficiente para poder manejar los tres modelos. Aun así, aunque los adolescentes pueden resolver las tareas de inferencia condicional y señalan los casos «no-p y no-q» como derivables del condicional, consideran que el condicional es falso cuando se da el mismo caso (en una tarea de tabla de verdad). El desarrollo de la capacidad de representar no es suficiente, parece haber un paso posterior que tiene que ver con la capacidad de controlar y entender el propio razonamiento. Como algunos autores han sostenido (véase, Barrouillet, 2011), es posible que este sistema de control metacognitivo esté relacionado con el cambio crucial en el desarrollo deductivo identificado por Piaget.

4. Neurociencia del pensamiento y el razonamiento

4.1 ¿Es posible una Neurociencia del pensamiento y el razonamiento?

El primer punto en la agenda de cualquier neurocientífico parece haber sido tradicionalmente la localización de las funciones mentales superiores en el

cerebro. El localizacionismo (particularmente sustentado en la investigación clásica sobre lesiones cerebrales) se apoya en gran medida en el presupuesto de modularidad (Fodor, 1983). La modularidad supone que la arquitectura funcional está estructurada en módulos *encapsulados informativamente*; es decir, la información dentro del sistema fluye sin que se produzcan interacciones significativas entre los componentes que se ocupan de las distintas funciones. Lamentablemente, esto no es posible en lo que Fodor llama los *sistemas centrales*. Por definición, los sistemas centrales se encargan de la organización del comportamiento, y de ellos emerge lo que todos reconocemos como las características individuales de la persona (la personalidad, la conciencia, el pensamiento...). Necesariamente estos sistemas centrales han de integrar información proveniente de varias funciones mentales.

En términos de Fodor, los sistemas centrales se definen por dos características que se derivan de la epistemología general (y más concretamente de la estructura del razonamiento científico): son *isotrópicos* (todo lo que sabemos es relevante para determinar lo que debemos creer) y *Quineanos* (el grado en que creemos una proposición es una función de las propiedades globales del sistema en que se sustenta). La consecuencia directa de este planteamiento es lo que el propio Fodor denominó «Primera ley de Fodor de la inexistencia de la ciencia cognitiva». Simplemente, los sistemas mentales que no sean funcionalmente modulares son intratables computacionalmente debido a la explosión combinatoria de las inferencias a que darían lugar (y en consecuencia, la neuropsicología cognitiva cuando asume el principio de modularidad no podría ocuparse de ellos).

Tim Shallice (1988) considera que la neuropsicología cognitiva no necesita asumir la modularidad en el sentido de Fodor, sino que le basta con suponer que en el cerebro existen subsistemas funcionales que se pueden aislar para su estudio. La idea de Shallice se instrumenta adecuadamente en los modelos conexionistas y sirve para el desarrollo práctico de las investigaciones, aunque no pretende resolver el problema de Fodor. Más que derogar la ley de Fodor, como los conexionistas que han desarrollado modelos posteriores, Shallice se muestra insumiso a ella. Siguiendo a Shallice, la neurociencia cognitiva de los procesos centrales se ha dedicado a

buscar datos relevantes por la vía de la insumisión. Tal vez la más clara muestra de insumisión sea el creciente interés por el papel de los lóbulos frontales en los procesos que implican un control consciente de la conducta (véase, p. ej., Fuster, 1980; Miller y Cohen, 2001). Esta estructura anatómica, por tanto, representa un papel relevante en los diversos procesos de control ejecutivo implicados en la memoria operativa o la atención selectiva, y en líneas generales de la conducta propositiva y coordinada. Desde luego, no parece que esta estructura tenga una participación importante en comportamientos automáticos. Para este tipo de acciones, la evolución ha dotado a los seres humanos, como al resto de los animales, de estructuras específicas, o lo que en lenguaje computacional podríamos llamar implementaciones en hardware.

4.2 La corteza prefrontal y el pensamiento

La corteza prefrontal consiste en un conjunto de áreas interconectadas con prácticamente todas las áreas sensoriales y motoras de la corteza, así como con diversas estructuras subcorticales (véase Fuster, 1980). Según Miller y Cohen (2001), la corteza prefrontal es indispensable para el procesamiento de arriba abajo; es decir, el comportamiento guiado por los estados internos del sujeto y por sus intenciones. En tales situaciones es necesaria una representación interna de las metas y de los medios para alcanzarlas. Existen datos neuropsicológicos de diversa índole para apoyar esta idea. Por ejemplo, se ha encontrado que los pacientes con lesiones en los lóbulos frontales presentan especiales dificultades para resolver tareas que implican un conflicto como la tarea de Stroop en la que los individuos tienen que, por ejemplo, denominar la palabra *verde* escrita en un color diferente (rojo), con lo que tienen que inhibir la respuesta automática del color. Otra tarea clásica de procesos ejecutivos ha sido utilizada también con personas que sufren de lesiones prefrontales: la tarea de clasificación de tarjetas con figuras geométricas de Wisconsin (WCST), en la que las tarjetas se pueden ordenar siguiendo diversas reglas, el color, la forma de las figuras, el número. De nuevo, los pacientes con lesiones prefrontales muestran dificultades para continuar la tarea cuando se cambia la regla (Milner, 1963).

Entre los estudios que relacionan el pensamiento y la corteza prefrontal ventromedial están los realizados por Antonio Damasio y sus colaboradores (Bechara, Damasio, Damasio y Anderson, 1994). En general, los pacientes con lesiones ventromediales suelen presentar claros problemas en tareas de toma de decisiones, particularmente en aquellas que implican apuestas. Bechara y sus coautores (1994) construyeron una tarea de decisión en situaciones de riesgo con la intención de que reflejara adecuadamente el tipo de decisiones a que se enfrentan las personas en su vida cotidiana. Los pacientes debían elegir tarjetas de uno de cuatro montones (A, B, C y D). Los montones A y B ofrecían una ganancia segura de 100 puntos (los puntos podían canjearse por dinero), mientras que los montones C y D ofrecían una ganancia segura de 50 puntos. Sin embargo, todos los montones conllevaban ciertas pérdidas y castigos impredecibles. Las pérdidas eran mayores para los montones A y B que para C y D, de tal forma que globalmente el valor esperado para C y D era mayor que el de A y B. Los montones A y B diferían solamente en que uno de ellos incluía castigos mayores pero más infrecuentes que el otro, equilibrados de forma que su valor esperado era el mismo. Por su parte, los montones C y D eran análogos en probabilidad y frecuencia de los castigos y no diferían en valor esperado. Los pacientes de control se sentían atraídos al principio por las grandes ganancias que ofrecían los montones A y B, pero después de experimentar los grandes castigos, aprendían a elegir de los montones C y D que ofrecían mejores perspectivas a largo plazo. En contraste, los pacientes con lesión prefrontal no aprendían a elegir los mejores montones dentro del límite de los 100 ensayos que se establecieron en el estudio. De hecho, tendían a elegir de los montones A y B con mayor frecuencia que de C y D.

Estos resultados podrían explicarse por la hipótesis de que los pacientes con lesiones prefrontales sean hipersensibles a las recompensas o bien insensibles a los castigos. Para evaluar esto, Bechara, Tranel y Damasio (2000) invirtieron el patrón de recompensas en la tarea de los 4 montones, de forma que 2 de ellos tenían altos castigos inmediatos pero mayores recompensas ocasionales, de forma que estos montones implicaban las mejores consecuencias a largo plazo. Los pacientes con lesiones prefrontales ventromediales tendían sin embargo a elegir los montones menos ventajosos

y no aprendían de sus errores a largo plazo. Los resultados parecen indicar que estos pacientes presentan una relativa insensibilidad a las consecuencias futuras de sus acciones y se guían exclusivamente por las más inmediatas. Los autores concluyen que estos pacientes carecen de respuestas emocionales anticipatorias en forma de *arousal* corporal, y por lo tanto no prevén las futuras consecuencias emocionales de su comportamiento. A esto lo llama la hipótesis del marcador somático. El hecho de que los pacientes con una inteligencia normal sean incapaces de tomar decisiones adecuadamente, aunque tengan la capacidad para calcular los valores esperados parece indicar que la emoción representa un importante papel en el proceso de toma de decisiones.

4.3 Estudios sobre las bases cerebrales del razonamiento deductivo

En el campo del razonamiento deductivo la investigación neuropsicológica se ha centrado esencialmente en la tarea de ayudar a discernir entre las principales teorías existentes. Ya en 1976 Caramazza y sus colaboradores (Caramazza, Gordon, Zurif y DeLuca, 1976) desarrollaron una investigación con la intención de distinguir entre las teorías de imágenes y las teorías lingüísticas en la explicación del razonamiento relacional. En su estudio, presentaron problemas de series de dos términos como «Juan es más alto que Luis; ¿cuál es más alto?» a pacientes con daños cerebrales. Los resultados indicaron que los pacientes que tenían dañado el hemisferio izquierdo eran incapaces de resolver estos problemas, mientras que aquellos que tenían dañado el hemisferio derecho podían resolverlos adecuadamente, pero tenían dificultades para resolver los mismos problemas cuando la pregunta se planteaba en el sentido contrario a la premisa: «Juan es más alto que Luis; ¿cuál es más bajo?». Estos resultados parecían indicar que desde luego las áreas de procesamiento lingüístico del hemisferio izquierdo son imprescindibles para procesar y resolver este tipo de problemas, pero además cuando se requiere un trabajo más intenso sobre la representación es necesaria la participación de las áreas visuales del hemisferio derecho. En general, durante los años setenta y ochenta los resultados con pacientes

neuropsicológicos mostraron que algunas estructuras de ambos hemisferios podrían participar tanto en la comprensión lingüística de este tipo de problemas como en su resolución, de forma que resultaba especialmente difícil disociar los procesos. Más recientemente se ha encontrado que, en contraste con pacientes que tenían daño cerebral en la corteza temporal, los pacientes con lesiones frontales (demencia del lóbulo frontal) estaban gravemente incapacitados para llevar a cabo inferencias relacionales de cierta complejidad (Waltz y otros, 1999). Si los problemas variaban en una sola dimensión no había diferencias entre los grupos (incluyendo a los sujetos normales de control), pero si un problema requería la reordenación de las relaciones entre los términos, los pacientes con daño en el lóbulo frontal eran incapaces de resolverlo. Este último resultado concuerda con las investigaciones citadas anteriormente que atribuyen al lóbulo frontal un papel especial en la organización y el control del sistema cognitivo.

Un experimento muy interesante por sus sorprendentes resultados fue el publicado por Golding (1981) utilizando la tarea de selección de Wason. Como vimos, esta tarea ha demostrado resultar particularmente difícil en su versión abstracta. Golding administró esta tarea a personas con lesiones en el hemisferio izquierdo, a personas con lesiones en el hemisferio derecho, y a sujetos de control. Tanto estos últimos como los pacientes con daño cerebral en el hemisferio izquierdo siguieron el patrón habitual de respuestas de forma que ningún sujeto de la condición de control resolvió correctamente la tarea y solo uno de los que presentaban daño cerebral izquierdo lo hizo. Sin embargo, el 50% de los sujetos con daño cerebral en el hemisferio derecho resolvieron la tarea correctamente. Da la impresión de que de algún modo el hemisferio derecho dificulta la resolución de la tarea de selección de Wason. La explicación de Golding es que los sujetos con daños en el hemisferio derecho al tener dificultades en el procesamiento visual, no seleccionaban aquellas tarjetas que habían aparecido mencionadas en el enunciado. Es decir, no se dejaban llevar por el sesgo de emparejamiento.

Adolphs, Tranel, Bechara, Damasio y Damasio (1996) administraron la tarea de selección a pacientes con dos tipos de lesiones frontales: dorsolateral y ventromedial, y a sujetos de control. Además del material abstracto utilizaron una regla con contenido de las que, como vimos, suelen facilitar la

resolución de la tarea. Los tres grupos obtuvieron los habituales pobres resultados en la versión abstracta de la tarea. Sin embargo, tanto los sujetos de control como los pacientes con daño dorsolateral se beneficiaron claramente de la introducción del contenido familiar. Sin embargo, este efecto no se registró en los pacientes con daño ventromedial. Parece ser, como concluyen los autores, que estos pacientes tienen dificultades para recuperar su experiencia pasada y valerse de ella como ayuda para resolver el problema (lo que concuerda con los resultados de toma de decisiones citados más arriba).

En contraste con los escasos estudios realizados con pacientes con daño cerebral, en los últimos años se ha producido un gran crecimiento en la investigación del razonamiento con técnicas de neuroimagen. Por ejemplo, Goel, Gold, Kapur y Houle (1997) utilizaron la técnica de PET para investigar problemas de razonamiento silogístico. Los resultados parecían indicar que los problemas se resolvían utilizando exclusivamente áreas del hemisferio izquierdo relacionadas de manera tradicional con el procesamiento del lenguaje. Globalmente estos resultados parecían indicar que en los procesos de razonamiento no intervienen imágenes o representaciones espaciales, lo que parecía ir en contra de las predicciones de la teoría de los modelos mentales ya que esta considera que el razonamiento se basa en esencia en la manipulación de representaciones analógicas. Sin embargo, Goel y sus colaboradores (Goel, Buchel, Frith y Dollan, 2000) llevaron a cabo un estudio de resonancia magnética funcional con silogismos abstractos y con contenido semántico. En contra de lo encontrado en los estudios anteriores, en este trabajo los autores hallaron evidencia de la participación de sistemas espaciales y lingüísticos en uno y otro tipo de problemas. Aunque curiosamente las áreas espaciales participaron especialmente en la resolución de los problemas abstractos. Por otra parte, cuando la estructura y el contenido del problema dan lugar a un conflicto de forma que la conclusión creíble no es lógicamente válida, se producía una especial activación en la corteza prefrontal derecha. Los resultados de estos autores parecen mostrar que solo los problemas que dieron lugar a un conflicto entre la lógica y las creencias requirieron de los sujetos la utilización de un proceso de búsqueda de contraejemplos que, como veremos más adelante, parece estar relacionado

con la activación de la corteza prefrontal.

En una línea concurrente, algunos trabajos con resonancia magnética funcional han encontrado evidencia favorable a la teoría de modelos mentales. En el primero de ellos (Knauff, Mulack, Kassubeck, Salih y Greenlee, 2002) se encontró que durante la resolución de problemas de razonamiento deductivo se activaban especialmente áreas como la ruta occipitoparietal que ya vimos que estaba implicada en el procesamiento visual, así como en la memoria operativa para las imágenes. Lo más novedoso de este estudio es que en él se evitó que los sujetos leyesen los problemas, que les fueron dictados, de forma que no recibieran ningún estímulo visual durante el experimento. Esta innovación con respecto a estudios anteriores pudo evitar que se cancelasen los efectos que pudieran aparecer en la corteza visual por la activación producida por la propia lectura. El mismo procedimiento fue utilizado (Knauff, Fangmeier, Ruff y Johnson-Laird, 2003) con problemas de razonamiento relacional espaciales y no espaciales. Sus resultados mostraron que todos los problemas requerían la participación del giro temporal medial izquierdo, así como de la corteza parietal superior, lo que parece indicar que se utiliza la vía visual para representar modelos mentales. Curiosamente, los problemas más visuales (con contenidos como: el perro está más sucio que el gato) pusieron en funcionamiento además la corteza visual asociativa, y dificultaron el razonamiento, como si saturaran el almacén visoespacial de la memoria operativa. En un estudio más reciente, Kroger, Nystrom, Cohen y Johnson-Laird (2008) han encontrado una doble disociación entre el procesamiento matemático y el razonamiento deductivo. Estas tareas hacen intervenir áreas distintas, a pesar de que la estructura de los problemas sea la misma. En el razonamiento deductivo los participantes utilizaban la corteza prefrontal derecha relacionada con el procesamiento visual, lo que es difícil de explicar desde el punto de vista de las teorías de reglas formales de inferencia.

En cuanto a la distinción entre los dos Sistemas de razonamiento, diversos trabajos recientes han encontrado evidencia favorable. Por ejemplo, Goel (2005) encontró que la vía temporal izquierda parecía responsable de los procesos heurísticos del Sistema 1 mientras que los procesos analíticos del Sistema 2 implicarían una activación bilateral parietal en tareas deductivas.

Posteriormente, De Neys, Vartanian y Goel (2008) encontraron que esta distinción no era específica del razonamiento deductivo. Estos autores utilizaron problemas clásicos del campo de los heurísticos y sesgos como el problema clásico de los Abogados e Ingenieros. Como vimos al hablar del heurístico de representatividad, el problema consiste en determinar tras una descripción si un determinado personaje sería con mayor probabilidad abogado o ingeniero. Además de la descripción se indica el número o la proporción de ingenieros y abogados que hay en la población de referencia. Este problema admite dos formas de resolución, una basada esencialmente en el Sistema 1, que consiste en dejarse llevar por el estereotipo de la descripción (y, por tanto, la representatividad), y otro que tendría en cuenta la proporción previa de cada profesión. Lo interesante es que, en general, se puede asumir qué estrategia ha seguido un sujeto en función de la respuesta que da al problema. De Neys y Goel (2011) escanearon a sus sujetos mientras respondían al problema y, además de encontrar evidencia convergente con la del razonamiento deductivo, pudieron constatar algo novedoso y potencialmente interesante para la comprensión del pensamiento humano. Las personas activaban específicamente áreas cerebrales relacionadas con la inhibición (corteza prefrontal dorsolateral) cuando daban respuestas que tenían en cuenta las proporciones previas (inhibían la respuesta estereotípica), mientras que un área especializada en la detección de conflictos (cingulado anterior) se activaba incluso cuando el razonamiento se basaba en estereotipos (Sistema 1). Los autores concluyen, de forma tal vez algo optimista, que las personas detectamos nuestros sesgos incluso cuando damos respuestas sesgadas, intuitivas.

En cualquier caso lo más interesante de la investigación actual es que, aunque los resultados son todavía bastante confusos y poco concluyentes (Goel, 2008), los datos de actividad cerebral se incorporan con facilidad en el campo de estudio del razonamiento y están sirviendo para contrastar teorías. Como puede apreciarse, la investigación en neurociencia cognitiva del pensamiento, como la del resto de las llamadas facultades horizontales, más que preocuparse por su propia posibilidad de existencia ha procedido a utilizar los métodos de la Neurociencia cognitiva para comprobar sus propias hipótesis y trabajar con sus propios problemas. Sin duda, esta nueva fuente de

datos comprometerá teorías y hará que se cambien parámetros en la búsqueda de conocimiento nuevo, como cualquier otro método de investigación ha hecho siempre.

Lecturas recomendadas

- Carretero, M. y Asensio, M. (2008). *Psicología del Pensamiento. Teoría y prácticas*. Madrid: Alianza Editorial.
- Espino, O. (2004). *Pensamiento y Razonamiento*. Madrid: Pirámide.
- Garnham, A. y Oakhill, J. (1994). *Manual de psicología del pensamiento*. Barcelona: Paidós.
- Santamaría, C. (1995). *Introducción al razonamiento humano*. Madrid: Alianza Editorial.

Referencias bibliográficas

- Adolphs, R., Tranel, D., Bechara, A., Damasio, H. y Damasio, A. R. (1996). Neuropsychological Approaches to Reasoning and Decision-Making. En A. R. Damasio (ed.), *Neurobiology of Decision-Making*. Berlín: Springer-Verlag.
- Asensio, M., Martín Cordero, J., García-Madruga, J. A. y Recio, J. (1990). Ningún Iroqués era mohicano: La influencia del contenido en las tareas de razonamiento lógico. *Estudios de Psicología*, 43-44, 35-60.
- Baddeley, A. D. (1986). *Working Memory*. Oxford: Oxford University Press.
- (2007). *Working memory, thought and action*. Oxford: Oxford University Press.
- y Hitch, G. (1974). Working memory. En G. A. Bower (ed.) *The psychology of learning and motivation*, vol. 8, (pp. 47-90). Nueva York: Academic press.
- Barrouillet, P. (2011). Dual-process theories of reasoning: The test of development. *Developmental Review*, doi:10.1016/j.dr.2011.07.006.
- Bechara, A., Damasio, A. R., Damasio, H. y Anderson, S. W. (1994). Insensitivity to future consequences following damage to human prefrontal cortex. *Cognition*, 50 (1-3), 7-15.
- , Tranel, D. y Damasio, H. (2000). Characterization of the decision-making deficit of patients with ventromedial prefrontal cortex lesions. *Brain*, 123 (Pt 11), 2189-2202.
- Braine, M. D. S., y D. P. O'Brien (eds.) (1998). *Mental logic*. Mahwah, NJ: Lawrence Erlbaum Associates Inc.
- Caramazza, A., Gordon, J., Zurif, E. B. y DeLuca, D. (1976). Right-hemispheric damage and verbal problem solving behavior. *Brain and Language*, 3 (1), 41-46.
- Cheng, P. N. y Holyoak, K. J. (1985). Pragmatic reasoning schemes. *Cognitive Psychology*, 16, 391-416.
- Cosmides, L. (1989). The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task. *Cognition*, 31, 187-276.
- De Neys, W. (2006). Automatic-heuristic and executive-analytic processing during reasoning: Chronometric and dual-task considerations. *Quarterly journal of experimental psychology*, 59 (6) 1070-1100.

- y Goel, V. (2011). Heuristics and biases in the brain: Dual neural pathways for decision making. En O. Vartanian y D. R. Mandel (eds.), *Neuroscience of Decision Making*. Nueva York: Psychology Press.
- , Vartanian, O. y Goel, V. (2008). Smarter Than We Think: When Our Brain Detects We Are Biased. *Psychological Science*, 19 (5), 483-489.
- Evans, J. St. B. T. (1984). The heuristic-analytic theory of reasoning. Extension and Evaluation. *Psychonomic Bulletin and Review*, 13, 321-329.
- (2008). Dual-processing accounts of reasoning, judgment and social cognition. *Annual Review of Psychology*, 59, 255-278.
- (2009). How many dual-process theories do we need? One, two, or many? En J. St. B. T. Evans y K. Frankish (eds.), *In two minds: Dual processes and beyond*. Oxford: Oxford University Press, pp. 33-54.
- (2011). Perspectives on thinking and reasoning. En K. Manktelow, D. Over y S. Elqayam (eds.) *The Science of Reason. A Festschrift for Jonathan St. B. T. Evans*. Hove, East Sussex, UK: Psychology Press, pp. 423-443.
- y Lynch, J. S. (1973). Matching bias in the selection task. *British Journal of Psychology*, 64, 391-397.
- y Over, D. E. (1996). *Rationality and Reasoning*. Hove: Psychology Press.
- , y — y Handley, S. J. (2005). Supposition, extensionality and conditionals: A critique of Johnson-Laird y Byrne (2002). *Psychological Review*, 112, 1040-1052.
- Fodor, J. A. (1983). *The modularity of mind an essay on faculty psychology*. Cambridge, Mass: MIT Press.
- Fuster, J. M. (1980). *The prefrontal cortex anatomy, physiology, and neuropsychology of the frontal lobe*. Nueva York: Raven Press.
- García Madruga, J. (1983). Un modelo general sobre el razonamiento silogístico: Doble procesamiento y fase de comprobación con verificación. *Revista de Psicología General y Aplicada*, 3, 439-466.
- , Gutiérrez, F, Carriedo, N., Vila, J. O. y Luzón J. M. (2007). Mental models in propositional reasoning and working memory's central executive. *Thinking and Reasoning*, 13 (4), 370-393.
- Gilhooly, K. J., Logie, R. H. y Wynn, V. (1999). Syllogistic reasoning tasks, working memory, and skill. *European Journal of Cognitive Psychology* 11, 473-498.
- Giroto, V. (1989). Children's performance in the selection task: Plausibility and familiarity. *British Journal of Psychology*, 80, 79-95.
- Goel, V. (2005). Can there be a cognitive neuroscience of central cognitive systems? En D. Johnson, y C. Erneling (eds.), *Mind as a scientific object: Between brain and culture*. Oxford: Oxford University Press.
- (2008). Anatomy of deductive reasoning. *Trends in Cognitive Sciences*, 11, 435-441.
- , Buchel, C., Frith, C. y Dolan, R. J. (2000). Dissociation of mechanisms underlying syllogistic reasoning. *Neuroimage*, 12 (5), 504-514.
- , Gold, B., Kapur, S. y Houle, S. (1997). The seats of reason? An imaging study of deductive and inductive reasoning. *Neuroreport*, 8 (5), 1305-1310.
- Golding, E. (1981). The effect of unilateral brain lesion on reasoning. *Cortex*, 17 (1), 31-40.
- Inhelder, B. y Piaget, J. (1955). *De la logique de l'enfant a la logique de l'adolescent*. París: PUF [ed. cast.: *De la lógica del niño a la lógica del adolescente*. Buenos Aires: Paidós, 1972, trad. M. T. Cevasco].
- Johnson-Laird, P.N (1990). The development of reasoning ability. En G. Butterworth y P. Bryant (eds.). *Causes of development*. Hillsdale, NJ: Erlbaum, pp. 85-110.
- (1983). *Mental models: Toward a theory of inference, language and consciousness*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

- (1988). A Taxonomy of Thinking. En P. J. Sternberg, y E. E. Smith. (eds.), *The Psychology of Human Thought*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 429-457.
- (1990). The development of reasoning. En P. Bryant y G. Buttersworth (eds.) *Causes of development*. Hempel Hempstead, Herts.: Harvester-Wheatsheaf, pp. 85-110.
- (2011). The truth about conditionals. En K. Manktelow, D. Over y S. Elqayam (eds.) *The Science of Reason. A Festschrift for Jonathan St. B. T. Evans*. Hove, East Sussex, UK: Psychology Press, pp. 119-143.
- y Byrne, R.M.J. (1991). *Deduction*. Hove, East Sussex: LEA.
- y — (2002) Conditionals: A theory of meaning, pragmatics, and inference. *Psychological Review*, 109, 646-678.
- Kahneman, D. (2011). *Thinking, Fast and Slow*. Nueva York: Farrar, Straus and Giroux.
- y Tversky, A. (1973). On the psychology of prediction. *Psychological Review*, 80, 237-251.
- Klauer, K. C., Stegmaier, R. y Meiser, T. (1997). Working memory involvement in propositional and spatial reasoning. *Thinking and Reasoning* 3, 9-47.
- Knauff, M., Fangmeier T., Ruff C. C. y Johnson-Laird P. N. (2003). Reasoning, models, and images: Behavioral measures and cortical activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 4, 559-573.
- , Mulack, T., Kassubek, J., Salih, H. R. y Greenlee, M. W. (2002). Spatial imagery in deductive reasoning: a functional MRI study. *Cognition and Brain Research*, 13 (2), 203-212.
- Kroger, J. K., Nystrom, L. E., Cohen, J. D. y Johnson-Laird, P. N. (2008). Distinct neural substrates for deductive and mathematical processing. *Brain Research*, 1243, 86-103.
- Markovits, H. y Barrouillet, P. (2002). The development of conditional reasoning: A mental model account. *Developmental Review*, 22 (1), 5-36.
- Miller, E. K. y Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 167-202.
- Milner, B. (1963). Effects of different brain lesions on card sorting. The role of the frontal lobes. *Archives of Neurology*, 9, 90-100.
- Miyake, A. y Shah, P. (eds.) (1999), *Models of Working Memory: Mechanisms of Active Maintenance and Executive Control*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Moreno-Ríos, S., García-Madruga, J. A. y Byrne, R. M. J. (2008). Semi-factual «even if» reasoning. *Acta Psychologica*, 128, 197-209.
- Oaksford, M. y Chater, N. (1994). A rational analysis of the selection task as optimal data selection. *Psychological Review*, 101, 608-631.
- y Chater, N. (2010). Conditional inferences and constraint satisfaction: Reconciling mental models and the probabilistic approach. En M. Oaksford y N. Chater (eds.), *Cognition and conditionals: Probability and logic in human thinking*. Oxford: Oxford University Press, pp. 309-334.
- Oberauer, K. y Wilhelm, O. (2003). The meaning(s) of conditionals: Conditional probabilities, mental models and personal utilities. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 29, 680-693.
- Rips, L. J. (1994). *The psychology of proof: deductive reasoning in human reasoning*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Santamaria, C., Espino, O. y Byrne, R.M.J. (2005). Counterfactual and semifactual conditionals prime alternative possibilities. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 31, 1149-1154.
- Schroyens, W. y Schaeken, W. (2003). A critique of Oaksford, Chater and Larkin's (2000) conditional probability model of conditional reasoning. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 29, 140-149.
- Shallice, T. (1988). *From neuropsychology to mental structure*. Nueva York: Cambridge University Press.

- Sloman, S. A. (1996). The empirical case for two systems of reasoning. *Psychological Bulletin*, 119, 3-22.
- Stanovich, K. E. (1999). *Who is rational? Studies of individual differences in reasoning*. Mahwah, NJ: Erlbaum.
- , West, R. F. y Toplak, M. E. (2011). Individual differences as essential components of heuristic and biases research. En K. Manktelow, D. Over y S. Elqayam (eds.) *The Science of Reason. A Festschrift for Jonathan St. B. T. Evans*. Hove, East Sussex, UK: Psychology Press, pp. 355-396.
- Thompson, V. A. (2010). Towards a metacognitive dual process theory of conditional reasoning. En M. Oaksford y N. Chater (eds.), *Cognition and conditionals: Probability and logic in human thinking*. Oxford: Oxford University Press, pp. 335-354.
- Toms, M., Morris, N. y Ward, D. (1993). Working memory and conditional reasoning. *Quarterly Journal of Experimental Psychology* 46A, 679-699.
- Vandierendonck, A., Dierckx, V. y Van der Beken, H. (2006). Interaction of Knowledge and Working Memory in Reasoning About Relations. En C. Held, M. Knauff y G. Vosgerau (eds.), *Mental Models and the Mind: Current Developments in Cognitive Psychology, Neuroscience, and Philosophy of Mind*. Nueva York: Elsevier.
- Verschueren, N., Schaeken, W. y d'Ydewalle, G. (2005). A dual-process specification of causal conditional reasoning. *Thinking and Reasoning*, 11 (3), 239-278.
- Waltz, J., Knowlton, B., Holyoak, K., Boone, K., Mishkin, F., Thomas, C. y Miller, B. (1999). A system for relational reasoning in human prefrontal cortex. *Psychological Science*, 10, 119-125.
- Wason, P. C. (1966). Reasoning. En B. Foss (ed.) *New horizons in psychology*. Harmondsworth, Middlesex: Penguin.
- y Evans, J. St. B. T. (1975). Dual processes in reasoning? *Cognition*, 3, 141-154.
- y Johnson-Laird, P. N. (1972). *Psychology of Reasoning: Structure and Content*. Londres: Batsford [ed. cast.: *Psicología del Razonamiento*. Madrid: Debate, 1980, trad. Juan Delval].
- Wilkins, M. C. (1928). The effect of changed material on ability to do formal syllogistic reasoning. *Archives of Psychology*, 16, 1-83.
- Woodworth, R. S. y Sells, S. B. (1935). An atmosphere effect in formal syllogistic reasoning. *Journal of Experimental Psychology*, 18, 451-460.

15. Consciencia, inconsciencia y voluntad

Juan José Ortells, María Ruz y Fernando del Valle-Inclán

1. Introducción

Nuestra existencia y realidad están repletas de grandes interrogantes, a los cuales los humanos hemos querido encontrar respuesta probablemente desde los inicios del pensamiento. La consciencia, sin duda, se encuentra entre ellos.

Cualquiera de nosotros está familiarizado con el hecho de ser conscientes de algo. Podemos percibir conscientemente diferentes aspectos del mundo, rememorar experiencias personales, experimentar dolores y emociones. No tenemos reparos en considerarnos agentes racionales conscientes, capaces de decidir sobre una buena parte de los contenidos de nuestra vida mental y las acciones a realizar. Y distinguimos con claridad el hecho de ser conscientes del hecho de no serlo.

Pero ¿cómo se generan tales experiencias y cuál es exactamente su valor funcional? ¿Son siempre los contenidos de nuestra consciencia los que guían y determinan nuestras acciones, o son muchas de estas acciones total o parcialmente causadas por factores inconscientes? ¿Existe algún correlato neuronal específico que se asocie con la consciencia?

Responder con argumentos sólidos a estas cuestiones y explicar cómo y para qué llegamos a ser conscientes de algo, no es tarea fácil. El estudio científico de la consciencia y de la maquinaria neuronal que la acompaña engloba a un conjunto muy amplio de teóricos provenientes de disciplinas dispares, que se enfrentan a un campo altamente complejo y plagado de escollos en sus varios niveles de análisis.

Después de todo, cualquier experiencia consciente constituye un evento subjetivo y privado, inaccesible en principio para cualquier otro que no sea aquel que lo experimenta. Por otro lado, los informes subjetivos tienden a adolecer de problemas de fiabilidad y validez. La naturaleza subjetiva de la consciencia genera una clara dificultad metodológica (¿cómo objetivar algo subjetivo?) y puede explicar por qué la relación entre la psicología experimental y la consciencia ha tenido unas fases tan marcadas de aceptación y de rechazo, así como las reticencias de la psicología cognitiva del procesamiento de la información a considerar la consciencia como un concepto útil y/o necesario para entender el funcionamiento de la mente humana.

Curiosamente, desde comienzos del siglo XXI la consciencia se ha convertido en uno de los temas centrales de la investigación psicológica, como lo demuestra el incremento exponencial del número de publicaciones sobre el tema y de personas interesadas en su estudio. De hecho, hoy en día contamos con un conjunto extenso y heterogéneo de teorías y datos que ofrecen respuestas provisionales y parcialmente consensuadas a algunas de las preguntas antes planteadas. En las páginas que siguen veremos las razones que han producido este cambio de actitud hacia la consciencia.

El capítulo está estructurado en cinco partes. Comenzamos describiendo los problemas de conceptualización que acechan a la disciplina, y cómo estos afectan a la investigación actual. Exponemos a continuación las principales investigaciones comportamentales y con técnicas de neuroimagen que demuestran cómo la mayor parte del procesamiento de información que realiza el cerebro ocurre sin que nos demos cuenta de ello. Si bien el procesamiento inconsciente parece tener lugar en diversas funciones psicológicas, nos centraremos en las investigaciones sobre percepción. Es en este ámbito donde surge históricamente el interés por demostrar procesamiento sin consciencia, y donde las tareas experimentales y pruebas favorables alcanzan un mayor desarrollo. En tercer lugar, discutimos las principales ideas y teorías sobre la naturaleza, mecanismos y correlatos cerebrales asociados a la consciencia. A continuación presentamos algunas investigaciones sobre el comportamiento voluntario en ausencia de indicadores externos (acciones *autogeneradas*), cuyos resultados sugieren

que el procesamiento inconsciente puede sustentar y preceder a decisiones voluntarias y conscientes. Finalmente, discutimos ciertas cuestiones relacionadas con el estudio de la consciencia que la actual neurociencia cognitiva debe abordar y tratar de resolver.

2. ¿Qué entendemos por consciencia?

Cualquier persona cuenta con una idea más o menos implícita de lo que es la consciencia. En su vertiente intransitiva, la consciencia es un *estado*. Somos conscientes cuando estamos despiertos, en comparación con cuando dormimos y no soñamos. La consciencia como estado, en íntima relación con el sistema reticular de activación y la red atencional de alerta, refleja el grado de activación del organismo y su capacidad para responder a estímulos externos. La noción de consciencia como algo *transitivo*, que requiere de un objeto, se refiere al hecho de darnos cuenta de algo. La información de la que nos damos cuenta es la que accede a la consciencia, o la que es procesada de forma consciente. Esta acepción de consciencia, en la que la consciencia es una cualidad o propiedad de ciertos *contenidos* mentales, es la que centra el presente capítulo¹.

El estudio científico de la consciencia, de sus propiedades y correlatos neuronales, busca explicar las propiedades de este fenómeno y conocer los mecanismos cerebrales asociados a ella. Se intenta entender la *función* de la consciencia, es decir, qué potencialidad de procesamiento aporta a determinada información acceder a consciencia, de la que carece la información que se procesa de forma inconsciente. Desde la neurociencia cognitiva, este objetivo se conjuga con el estudio de las regiones cerebrales y mecanismos neuronales asociados o relacionados con la consciencia.

La estrategia empírica, *grosso modo*, consiste en contrastar información que la persona percibe conscientemente con aquella de la que no se da cuenta. Esto, sin embargo, genera un problema crucial. ¿Cómo decidimos qué información es consciente y cuál no lo es? ¿Cómo delimitamos el umbral entre consciencia e inconsciencia? Dicha dificultad de conceptualización impregnó los inicios de la investigación sobre consciencia en psicología

experimental y, lejos de haberse solucionado, permanece en la investigación actual en neurociencia cognitiva, sin que se vislumbre la cercanía de acuerdo entre los investigadores del área.

2.1 La consciencia y sus umbrales

Atendiendo a la capacidad subjetiva del fenómeno, un primer criterio para establecer que determinada información es consciente consiste simplemente en aceptar la palabra de la persona. Si nos dice que ha percibido algo, lo denominamos consciente. Si dice que no lo ha percibido, entonces es inconsciente. Este límite, en la investigación clásica, se denominaría el *umbral subjetivo*, y los contenidos mentales que superan dicho umbral conformarían la *consciencia de acceso*.

Los autoinformes, sin embargo, son falibles en muchos casos. Se mezclan inextricablemente con procesos atencionales y de memoria. Dependen no solo de la *sensibilidad* de la persona sobre la presencia de un estímulo, sino también del *criterio* de decisión que adopte. Y la maleabilidad de este *sesgo* o *criterio* puede no ser acorde con el espíritu de la investigación científica. Por ejemplo, un paciente al que se le ha seccionado el cuerpo calloso (el haz de fibras que conecta los dos hemisferios cerebrales) puede indicar vehementemente que no ha visto un estímulo que se haya presentado en su hemicampo izquierdo. Esto es así porque la disfuncionalidad del cuerpo calloso impide que la información se transfiera del hemisferio derecho al izquierdo, en donde residen de forma común las capacidades lingüísticas. Sin embargo, el mismo paciente puede dibujar el objeto sin problemas, o generar programas motores acertados para cogerlo. ¿Hasta qué punto, entonces, podemos decir que no es consciente de la presencia y características del objeto? Otro ejemplo de su maleabilidad es que los informes subjetivos cambian notablemente según los incentivos para realizar la tarea. Con exactamente los mismos estímulos, una persona puede afirmar que los ha visto o que no los ha visto dependiendo de la cantidad de dinero que se le ofrezca por acertar en sus respuestas, y/o por las penalizaciones asociadas a sus errores. ¿Cómo es posible que nuestra percepción de un estímulo pueda cambiar en función de incentivos monetarios? Una explicación alternativa

sería que lo que cambia no es la sensibilidad perceptiva, que es la misma en todos los casos, sino el criterio de decisión establecido para responder que se ha percibido o no un estímulo. Esta interpretación conllevaría que el informe de la persona no es infalible, lo que derivaría en la necesidad de buscar criterios alternativos más fiables.

En la investigación clásica sobre esta materia, D. Holender fue famoso por advocating el uso del *umbral objetivo* de consciencia. Desde esta perspectiva, las personas somos conscientes de una vasta cantidad de información que por diversos motivos podemos no comunicar. Por ejemplo, puede que nos olvidemos antes de que nos dé tiempo a informar sobre ella, o por algún motivo puede que no tenga acceso al sistema de producción verbal o motor. Por esto, Holender propuso que se empleara la metodología de la teoría de detección de señales para diferenciar la *percepción* de la información del *criterio* empleado para informar si se ha percibido o no un estímulo. En los experimentos sobre consciencia son comunes las situaciones en las que se presentan muchos estímulos difíciles de percibir, y se le pide al participante que discrimine entre dos posibles estados. Incluso si afirma no ver nada, se le dice que intente adivinarlo. Por ejemplo, debe decir si se ha presentado o no un estímulo, o si este pertenece a la categoría de animales o de objetos inanimados. Desde la perspectiva del umbral objetivo, si en esta situación la ejecución de la persona supera el nivel de azar, se concluye que ha sido consciente de la información, aunque niegue haber percibido cosa alguna. Siguiendo con los ejemplos anteriores, en el primer caso se consideraría que la persona ha sido consciente de que se ha presentado un estímulo, mientras que en el segundo se entendería que ha sido consciente del significado de la palabra.

2.2 Umbrales en el cerebro

La investigación más reciente en neurociencia cognitiva ha heredado este problema conceptual, y no parece que las innovaciones en neuroimagen vayan a solventarlo. El objetivo sería encontrar el correlato neuronal de la consciencia, definido por Christof Koch como el *conjunto mínimo de eventos y mecanismos neuronales suficientes para generar una percepción*

consciente. Para ello, sin embargo, se necesita de una definición operacional del término «percepción consciente», lo que de nuevo nos lleva a enfrentarnos al problema de los umbrales.

De un lado, teóricos como Ned Block abogan por buscar no uno, sino *dos* correlatos neuronales de la consciencia, que diferenciarían entre la consciencia *fenomenológica* y la de *acceso*. El correlato de la consciencia fenomenológica sería el contenido neuronal mínimo en la base de una experiencia, por ejemplo la que diferenciaría entre la experiencia del color rojo frente al verde. Para distinguir entre estos bastarían los datos proporcionados por la teoría de la detección de señales, sin necesidad de informes subjetivos de la persona. Por otro lado, los correlatos cerebrales de la consciencia de acceso serían los de aquellos contenidos que son accesibles a los sistemas de memoria, lenguaje, razonamiento, planificación, etc. En una línea similar aunque de corte más radical, Victor Lamme argumenta que los informes verbales no deben ser considerados como el estándar de oro en la definición de la consciencia. Para evitar los problemas asociados a estos, debería optarse por dejar que los datos neurofisiológicos definan qué es información consciente y cuál no. Según esta postura, una información que sea procesada de modo recurrente o en ciclos de reentrada en el cerebro (en contraste con el procesamiento en una única dirección) debe ser considerada como consciente, independientemente de los informes aportados por la persona.

En otra línea de pensamiento, investigadores como Bernard Baars o Stanislas Dehaene defienden que el informe del observador sobre su percepción consciente debería ser el dato definitorio de la consciencia, con lo cual solo existiría un correlato neuronal de este fenómeno. De toda la información que se encuentra representada en el cerebro en un instante, solo se accede conscientemente a un conjunto limitado de la misma. Todo aquello de lo que no se puede informar, debe considerarse inconsciente.

Tras muchos años de investigación en psicología experimental y algunos ya en neurociencia cognitiva, nadie duda de que hay mucha información que las personas afirman no percibir pero que genera unos niveles de ejecución por encima del nivel de azar, y activaciones cerebrales asociadas. Y por supuesto, también hay información de la que la persona afirma ser

consciente. Así, la principal divergencia entre los firmes partidarios del umbral objetivo y aquellos que prefieren el uso del subjetivo, podría residir en una cuestión de *denominación* o calificación. Mientras que unos afirman que la información que se encuentra por debajo del umbral de subjetivo pero por encima del objetivo es «no consciente», otros defienden que es «consciente». Esta diferencia en denominación, lejos de ser de ámbito científico, podría terminar siendo una cuestión de preferencias personales.

A pesar de las diferencias mencionadas en la conceptualización de la consciencia, actualmente contamos con un abanico de datos muy amplio sobre la neurobiología de este fenómeno, al menos en lo que respecta a la consciencia de contenido. Algunos de estos datos serán descritos en un apartado posterior.

3. Percepción inconsciente

Un supuesto tradicionalmente aceptado por la psicología experimental fue lo que Endel Tulving denominó «doctrina de la concordancia» entre lo que la gente sabe, la forma cómo se comporta y aquello que experimenta. La ejecución humana implica tener consciencia de los estímulos relevantes y no hay más contenidos cognitivos que los manejados de forma consciente. Y cuando surgen datos en contra de tal concordancia, o no se toma en serio, o se ataca con vehemencia, como ocurrió históricamente con el fenómeno de la percepción «subliminal». En claro contraste con este planteamiento, pocos dudan actualmente que la mente humana maneja mucha más información de la que accede a consciencia. La distinción entre consciencia y procesamiento no consciente (o implícito) está generalizada en casi todas las áreas de la investigación psicológica. Son varias las razones que han propiciado este cambio de actitud.

Por una parte, cuando la investigación de pacientes con daño cerebral empezó a interesar a la psicología experimental se descubrió que muchos de los pacientes eran capaces de procesar propiedades de la información aunque no fueran conscientes de ello. Por ejemplo, las lesiones en la corteza visual primaria (V1) producen un *escotoma* en la zona correspondiente del campo

visual, en la que se pierde la experiencia de ver. Pero cuando se «fuerza» al paciente a discriminar características de los estímulos que dice no ver, como su localización, forma, movimiento o contenido emocional, muestra un rendimiento significativamente superior al nivel de azar, aunque insiste en «actuar a ciegas». Este fenómeno disociativo, conocido como «vista ciega» (*blindsight*), pone de manifiesto que el procesamiento de la información visual y su acceso a consciencia (que parece requerir la participación de V1) no son la misma cosa. Una disociación similar se observa en los pacientes con el síndrome de «heminegligencia espacial» (*neglect*), asociado en muchas ocasiones a lesiones en áreas parietales (como la conjunción temporoparietal), en especial del hemisferio derecho. Estos pacientes ignoran completamente y no caen en la cuenta de los estímulos presentados en el campo visual contralateral al hemisferio dañado, especialmente cuando se presentan otros estímulos en el campo visual intacto. A pesar de ello, pueden procesar con bastante eficacia los estímulos de cuya presencia no son conscientes, un resultado que demuestra además que la corteza parietal y los procesos de atención asociados a ella podrían ser una condición importante para tomar consciencia de lo que percibimos.

Por otra parte, la psicología experimental ha diseñado ingeniosos procedimientos que permiten obtener pruebas sólidas de percepción sin consciencia en sujetos «neurológicamente sanos». El desarrollo más reciente de la neurociencia cognitiva y el uso de técnicas de neuroimagen que permiten registrar las zonas del cerebro implicadas en una tarea mientras la persona la realiza, ha aportado datos relevantes sobre los correlatos cerebrales asociados a la consciencia y al procesamiento inconsciente, algunos de los cuales no era posible obtener con el uso exclusivo de medidas comportamentales del procesamiento (p. ej., tiempos de reacción).

Los paradigmas experimentales de percepción inconsciente pueden clasificarse en función de dos criterios: la manipulación empleada para controlar el nivel de consciencia y la lógica experimental para demostrar procesamiento inconsciente.

3.1 Procesamiento no consciente preconscious y subliminal

En lo que respecta a las manipulaciones utilizadas para controlar el nivel de consciencia, resulta útil la distinción que proponen Dehaene y Changeux (2011) entre procesamiento no consciente *preconsciente* y *subliminal*. Un estímulo *preconsciente* sería aquel cuyas condiciones de presentación (p. ej., intensidad y duración) lo harían potencialmente visible, pero el observador no es consciente del mismo por el hecho de focalizar su atención en algún otro estímulo o tarea. Esto puede suceder en situaciones de *ceguera inatencional*, en las que se pierde la consciencia de un estímulo visible (incluso si aparece en una localización foveal) cuando no esperamos su aparición y focalizamos nuestra atención en otra tarea. Otra forma de lograr presentaciones preconscientes es el *parpadeo atencional* (ver también el clásico periodo refractario psicológico), en el que dejamos de percibir conscientemente un estímulo cuando debemos identificar y responder a otro estímulo anterior que aparece muy próximo en el tiempo.

Un estímulo *subliminal* sería aquel que se presenta en condiciones visuales lo suficientemente degradadas para impedir su percepción consciente, incluso si atendemos al mismo. Uno de los procedimientos más empleados para lograr una presentación subliminal es el *enmascaramiento* visual, en el que se elimina la consciencia del estímulo cuando se presenta durante un breve tiempo de exposición (normalmente igual o inferior a 50 ms) y es inmediatamente seguido (y a veces también precedido) por un segundo estímulo que aparece en la misma localización espacial y actúa como máscara. Un procedimiento alternativo es la *rivalidad binocular*, en el que dejamos de percibir conscientemente la imagen proyectada a un ojo cuando simultáneamente se presenta una imagen diferente al otro ojo. En estas condiciones, experimentamos una alternancia continua entre las dos imágenes, siendo conscientes de una de ellas durante un breve periodo temporal (entre 1 y 4 segundos), luego conscientes de la otra imagen y así sucesivamente. En una variante de la rivalidad binocular denominada *continuous flash suppression*, conseguimos que la imagen proyectada a un ojo resulte siempre invisible si se proyecta al otro ojo una serie continuada de flashes.

3.2 Disociación entre percepción consciente e inconsciente

La estrategia experimental tradicionalmente utilizada para demostrar percepción sin consciencia consiste en establecer una *disociación* entre dos medidas de percepción:

Una medida *directa*, que sondea la existencia de conocimiento consciente del estímulo (p. ej. autoinforme verbal). Y una medida *indirecta*, operativizada mediante algún efecto conductual o registro de actividad cerebral que sea sensible al procesamiento del estímulo con independencia del grado de consciencia. Un efecto conductual muy utilizado es el *priming*, que consiste en la demostración de respuestas más rápidas (y/o precisas) a un estímulo *target*, cuando antes (o al mismo tiempo) se presenta otro estímulo *prime* que puede ser idéntico al *target* (*priming* de repetición), compartir una relación de significado (*priming* semántico) o un mismo tipo de respuestas (*priming* de congruencia de respuestas), en comparación a otra condición en la que el *prime* y el *target* son estímulos diferentes, no relacionados, o que inducen respuestas diferentes.

La percepción inconsciente quedaría demostrada cuando el índice indirecto (*priming*) refleja un valor superior a cero, indicando procesamiento de la información, y el índice directo muestra un valor nulo (o próximo a cero).

A pesar de la aparente sencillez de la lógica disociativa, no ha resultado nada fácil diseñar tareas experimentales que aporten pruebas concluyentes de percepción sin consciencia. Los investigadores no se han puesto de acuerdo respecto a la conveniencia de establecer un valor nulo de consciencia (aceptación de la hipótesis nula), o si es necesario y/o posible encontrar medidas directas que reflejen de forma *exhaustiva* y *exclusiva* la existencia de consciencia. Tampoco ha habido consenso respecto a la forma más adecuada de *evaluarla*, como vimos en el apartado anterior. Inicialmente se aceptaba como indicador válido de consciencia el auto-informe del observador (medidas subjetivas). Pero las críticas respecto a la validez de un autoinforme, propiciaron el uso de medidas objetivas de consciencia basadas en la capacidad del observador para detectar o discriminar la información crítica por encima del nivel de azar². Un ejemplo paradigmático de disociación en condiciones de umbral objetivo de consciencia son los experimentos de Marcel (1983). En una primera fase ajustó para cada

participante los parámetros de estimulación de una palabra (tiempo de exposición e intervalo de asincronía temporal entre esta y una máscara posterior) hasta que su detección o discriminación estuvieran en torno al nivel de azar. En una segunda fase empleó un procedimiento de *priming* semántico en el que la palabra *prime* podía aparecer en las mismas condiciones de umbral objetivo establecidas en la fase anterior. Los estímulos subliminales producían efectos de *priming* semántico de una magnitud considerable, lo que sugería que podemos extraer información de alto nivel (significado) de un estímulo incluso en ausencia de consciencia.

Si bien los resultados de Marcel fueron inicialmente muy criticados, son numerosos los experimentos posteriores que empleando la lógica disociativa o variantes de la misma (p. ej., estrategia de regresión, aproximación de la sensibilidad relativa), aportan pruebas sólidas de percepción inconsciente en diferentes modalidades sensoriales (visual, auditiva, táctil) y con diversos tipos de material estimular (palabras, dibujos y fotografías de caras, objetos, escenas; expresiones emocionales). Mediante la utilización de diferentes técnicas de registro de la actividad cerebral ha sido también posible observar activaciones locales y específicas en diferentes regiones corticales y subcorticales del cerebro especializadas en el procesamiento de diferentes propiedades de la información. Dichos patrones de activación aparecen en los diferentes niveles de la jerarquía cortical relacionados con el procesamiento perceptivo (sensorial, semántico y motor).

Las investigaciones en neurociencia cognitiva aportan pruebas de que el procesamiento inconsciente es más amplio y complejo de lo que inicialmente se pensó. Los estímulos subliminales pueden resultar efectivos para inducir estados motivacionales y sesgar preferencias de respuesta entre diferentes opciones disponibles. Por ejemplo, la presentación subliminal de determinados estímulos («libra» vs. «penique») se asocia a cambios significativos en el nivel en que se esfuerza una persona para realizar la tarea en ausencia de otros incentivos externos. También podemos aprender inconscientemente a asociar diferentes estímulos con distintas consecuencias (obtener vs. perder un refuerzo) y dicho aprendizaje sesgaría nuestras decisiones posteriores, como por ejemplo, apostar o no apostar en un juego de azar.

Se ha demostrado también que funciones cognitivas de «alto nivel» mediadas normalmente por la corteza prefrontal y relacionadas con el control ejecutivo del comportamiento, como la preparación y cambio de tarea, la inhibición o supresión de respuestas, o la detección de errores y de conflicto, pueden iniciarse de forma inconsciente. Las activaciones prefrontales inconscientes, aunque suelen ser de menor magnitud, extensión y/o duración que las inducidas por estímulos conscientes, resultan sin embargo funcionales. La amplitud de los patrones de activación asociados a estímulos inconscientes predice de forma fiable la cantidad o grado de control efectivo que se observa en la realización de la tarea. Un ejemplo de este tipo de trabajos es el reciente estudio de Van Gaal *et al.* (2011) en el que emplean una versión del paradigma de supresión de respuesta (*response stop*). En esta tarea, se presenta un estímulo visible (*target*) seguido de otro que indica al participante si debe o no responder. Cuando el segundo estímulo se presenta de forma subliminal, aunque no logre suprimir la respuesta, hace que esta se retrase. Esta demora correlaciona además con la amplitud del componente N2 (también presente en una condición consciente), el cual probablemente reflejaría el inicio del control inhibitorio, pues se asocia a una supresión efectiva (condición consciente) o a una demora de la respuesta (condición inconsciente).

3.3 La estrategia de las diferencias cualitativas

Si bien se han acumulado numerosas pruebas de disociación entre percepción consciente e inconsciente, cabe la posibilidad de que algunos de estos resultados reflejen más bien una consciencia residual de la información. En la mayoría de estudios disociativos los efectos de la estimulación consciente e inconsciente tienen la misma *dirección* (p. ej., facilitación) y únicamente difieren en magnitud. En estas condiciones siempre cabe argumentar que el efecto supuestamente inconsciente refleja en realidad algún tipo de influencia consciente (o atencional).

Una posible solución a este problema sería diseñar tareas que permitan obtener efectos cualitativamente diferentes (p. ej., *priming* de signo opuesto) como resultado de la presencia o ausencia de consciencia. Un exponente

representativo de esta aproximación basada en diferencias cualitativas es la investigación de Merikle y Joordens (1997) con una versión secuencial de la tarea Stroop, en la que el *prime* (la palabra ROJO o VERDE) es seguida por un *target* (&&&&& en rojo o verde), cuyo color debe identificar el sujeto, y los ensayos congruentes son mucho menos frecuentes (25%) que los incongruentes (75%). Los resultados mostraron una inversión «estratégica» de la interferencia Stroop (respuestas más rápidas en los ensayos incongruentes) cuando existe consciencia del *prime*. Pero cuando no se atiende al *prime* o este es seguido por una máscara visual se obtiene un efecto opuesto de interferencia, lo que sugiere procesamiento inconsciente del *prime* (su identificación consciente daría lugar a un efecto comportamental opuesto).

Este patrón diferencial de efectos de *priming* en función del nivel de consciencia ha sido replicado y extendido en diferentes investigaciones realizadas por el grupo dirigido por Juan José Ortells en la Universidad de Almería. En estos estudios, se emplea una tarea de categorización semántica con un menor número de ensayos relacionados que de ensayos no relacionados, pero con un conjunto estimular más amplio en el que el *prime* subliminal no aparece nunca como *target* visible (para impedir una consciencia parcial del *prime*). Los resultados muestran que la presencia o ausencia de consciencia (evaluada con medidas subjetivas y objetivas) da lugar a efectos de *priming* de signo opuesto y con un curso temporal diferente (el *priming* inconsciente es más rápido pero menos duradero), que resultan además diferencialmente afectados por el grado de práctica con la tarea (Ortells, Daza y Fox, 2003; Ortells, Marí-Beffa y Plaza-Ayllón, 2013) y la orientación espacial de la atención (Ortells, Frings y Plaza-Ayllón, 2012).

Los resultados de una serie de investigaciones realizadas en el grupo dirigido por Pío Tudela en la Universidad de Granada (p. ej., Ruz *et al.*, 2003), muestran que las palabras subliminales en condiciones de umbral objetivo de consciencia no solo producen efectos significativos de *priming* semántico, sino que presentan también unas características electroencefalográficas cualitativamente diferentes a las observadas cuando existe consciencia.

La obtención de efectos cualitativamente diferentes constituye una prueba

más sólida de procesamiento inconsciente, en la medida en que este resulta más difícil de explicar en términos de una consciencia residual de la información. Pero obtener efectos contrapuestos como resultado de la presencia o ausencia de consciencia no implica necesariamente la actuación de estructuras cerebrales distintas. Los efectos conscientes e inconscientes podrían reflejar patrones «cuantitativamente» diferentes de activación (en amplitud o duración) de un mismo conjunto de áreas cerebrales. Incluso es posible que el marcador neuronal de la consciencia viniera indicado por patrones recurrentes de activación cerebral, más que por la operación de determinada región específica.

3.4 Limitaciones del procesamiento inconsciente

Si bien nuestro cerebro parece procesar mucha más información de la que somos conscientes, esto no significa que todas las activaciones inconscientes operen siempre de forma automática e inflexible. Por el contrario, existen una serie de condiciones que limitan o modulan el alcance y profundidad del procesamiento inconsciente.

De un lado, el impacto neurofisiológico y comportamental de un estímulo subliminal depende en gran medida de la orientación temporal y espacial de la atención. Así, los efectos de *priming* subliminal resultan significativos únicamente cuando el observador puede predecir el momento temporal en que se presentarán los estímulos *prime* y *target*. Y el impacto (*priming*) de un estímulo subliminal sobre las respuestas a un *target* visible suele ser mayor cuando dicho estímulo se presenta en una localización espacialmente atendida, si bien la modulación atencional puede variar en función de la relevancia (dibujos de caras vs. de utensilios) familiaridad y/o condiciones de presentación (izquierda-derecha vs. arriba-abajo de la fijación) del estímulo subliminal.

Por otra parte, el procesamiento inconsciente resulta también modulado por las predisposiciones del observador (*mental set*) y demandas de tarea. Por ejemplo, en una investigación reciente de Van Gaal y colaboradores con una versión de la tarea *Go/No-go*, los participantes debían abstenerse de responder ante un estímulo si este era precedido una señal «no go» (lo que

sucedía en el 30% de los ensayos), la cual podía ser visible o subliminal. La señal subliminal daba siempre lugar a una activación temprana en zonas occipitales implicadas en el reconocimiento visual del estímulo. Pero solo se observó un segundo componente tardío en zonas frontocentrales asociadas a la implementación del control inhibitorio, cuando la señal no go subliminal resultaba *relevante* para la tarea, es decir, cuando el participante conocía que no debía responder en presencia de dicha señal al haberse esta presentado también de forma supraliminal en otros ensayos.

En una revisión reciente de la literatura Dehaene y Changeux (2011) sugieren otras limitaciones adicionales del procesamiento inconsciente. Las influencias subliminales suelen ser por lo general poco duraderas (no superiores a 500 ms) y su impacto parece disminuir a medida que aumenta la complejidad de la operación cognitiva. Por ejemplo, cuando se presenta un *target* (N) de forma subliminal, el observador puede realizar (por encima del nivel de azar) una tarea aritmética ($¿2 + N?$) o de comparación simple ($¿N < 8?$) con dicho *target*, pero no es capaz de realizar correctamente tareas más complejas que requieren la integración de varias operaciones simples ($¿2 + N < 8?$). Estas tareas requieren una percepción consciente del *target*.

De acuerdo a Dehaene y Changeux, los estímulos subliminales no pueden tampoco dar lugar a modificaciones duraderas y flexibles en el control ejecutivo del comportamiento. Tal control estratégico, como el que requiere realizar una respuesta diferente a la inducida por el propio estímulo (decir «rojo» ante la palabra VERDE) parece requerir una identificación consciente del estímulo crítico, y no tendría lugar cuando el estímulo es ignorado y/o presentado de forma subliminal.

En cualquier caso, parece claro que existe un procesamiento inconsciente de alto nivel que va más allá de la percepción, extendiéndose a otros ámbitos de investigación psicológica (como el aprendizaje, memoria, pensamiento, emoción y control cognitivo), y que como veremos un apartado posterior afectaría incluso a situaciones tradicionalmente asociadas con el comportamiento voluntario e intencional. ¿Cuál es entonces la utilidad funcional de la consciencia y qué condiciones propician el acceso consciente? ¿Existen mecanismos neuronales y cognitivos específicos asociados a ella?

4. Neurobiología de la consciencia

La práctica totalidad de teorías formuladas sobre los mecanismos neuronales de la consciencia se diferencian entre sí en el grado de localización anatómica que están dispuestas a aceptar para la consciencia, y pueden ubicarse en algún punto de un continuo entre dos polos opuestos. Uno de ellos lo representan las denominadas teorías *localistas* (que Dennett denomina «teatro cartesiano»), para las que la consciencia refleja la activación de áreas específicas del cerebro, existiendo una división nítida entre consciencia y procesos no conscientes, como si hubiera un momento en que el procesamiento de un estímulo pasa de ser inconsciente a ser consciente. En el polo opuesto se ubicarían teorías (como la propuesta por Dennett) para las que no existen en el cerebro ni un *dónde* (área específica) ni un *cuándo* (momento temporal particular) para la consciencia. Por el contrario, se defiende la *equipotencialidad* del cerebro, la falta de organización jerárquica en las funciones cerebrales, y paralelismo casi total del procesamiento de la información.

Entre estos dos tipos de planteamientos extremos se ubican una serie de teorías que defienden planteamientos intermedios, como el modelo de Espacio de Trabajo Neuronal Global propuesto por Stanislas Dehaene y colaboradores.

De acuerdo a Dehaene y Changeux (2011), actualmente la mayor parte de las teorías formuladas parecen coincidir en cuatro pilares básicos en relación a la consciencia de acceso.

En primer lugar, la consciencia se considera un sistema de *supervisión* de la actividad mental. Muchos tipos variados de procesamiento sensorial, motor o cognitivo pueden tener lugar de forma efectiva sin ningún tipo de acceso consciente, pero la consciencia sería necesaria para que dichos procesos puedan ser ejecutados de manera flexible en situaciones novedosas.

En segundo lugar, la consciencia se considera un sistema de actuación *serial*. El acceso a consciencia es de capacidad limitada; muchas representaciones compiten para acceder a este modo de procesamiento, pero solo un conjunto coherente puede ser consciente en un instante dado.

En tercer lugar, la consciencia de acceso se relaciona con una coalición

coherente y estable de activaciones neuronales formada por bucles de activación de reentrada de arriba abajo (*top-down reentrant loops*).

Y en cuarto lugar, esta activación permitiría integrar información proveniente de diferentes fuentes, de forma que fuera *accesible* a otros sistemas de procesamiento de la información. La consciencia equivaldría a un espacio de trabajo global que permite la transferencia de información a todas las regiones cerebrales que la necesiten.

En el modelo propuesto por Dehaene y colaboradores, serían neuronas piramidales excitatorias con axones de largo alcance las encargadas de representar información en estado consciente, accesible al resto del sistema. Este tipo de neuronas, que se encuentran principalmente en regiones prefrontales, cinguladas y parietales, formarían conjuntamente con los bucles talámicos relevantes, el *espacio de trabajo global* para interconectar los múltiples procesos que tienen lugar de forma paralela y no consciente en otras regiones cerebrales. Esto permitiría que la información se procesase de forma más eficiente y flexible y que pudiera ser reportada, ya que implicaría regiones relacionadas con el procesamiento lingüístico. En un momento dado, las activaciones cerebrales asociadas a la consciencia de acceso pueden darse en casi cualquier parte del cerebro. Dependiendo de la naturaleza del contenido que acceda a la consciencia (p. ej., la imagen visual de una cara o la melodía del réquiem de Mozart), del procesamiento cognitivo y las respuestas motoras asociadas, las regiones cerebrales relacionadas con estos procesamientos se encontrarán activas. Sin embargo, la capacidad del control flexible de la conducta sobre la base de dichos contenidos que su consciencia posibilita vendría dada por su amplificación y representación coherente en el espacio neuronal global, que los transferiría o haría accesibles a otros sistemas de procesamiento de la información, para su potencial uso flexible y no rutinario.

5. La ilusión de la voluntad

Los humanos, y posiblemente alguna otra especie, podemos recordar dónde estuvimos y cuándo, y predecir también dónde y cuándo estaremos (memoria

episódica). La precisión de estas operaciones es irrelevante para el caso que nos ocupa. Semejante capacidad para viajar en el tiempo requiere, a muy grandes rasgos, dos características: (1) la existencia de un viajero: alguien que estuvo allí y dentro de un tiempo estará allí y (2) la posibilidad de representaciones conscientes, que incluyan el pasado y porvenir del viajero. Estos dos componentes (la memoria episódica y la consciencia) son dos tercios de lo que solemos llamar el Yo. El otro tercio es la creencia en el libre albedrío. Aspectos relevantes del estudio experimental de la consciencia se trataron en páginas anteriores, y otros capítulos de esta obra abordan la memoria episódica. En las páginas que siguen nos centramos en el estudio de la voluntad, y aunque no hagamos referencia ni a la consciencia ni a la memoria autobiográfica, no vemos como podríamos sentirnos agentes libres sin estos dos mecanismos.

Sentimos que nuestras acciones están, o podrían estar si lo quisiésemos, bajo nuestra voluntad. Presumimos de saber que pretendemos y decidir cuando hacerlo. Pensamos que solo a partir de nuestra decisión comienza la cascada de procesos que termina en la acción, y que nada antecede a nuestra «real gana». La universalidad de esta sensación justifica considerarla como innata, como parte de la representación que por *default* el cerebro tiene de sí mismo. Pero no solo la sensación, también la idea de voluntad es universal, aunque algunos, tras años de entrenamiento, puedan adoptar —temporalmente— otra forma de pensar. Tan aceptada está esa idea que los códigos legales y morales gradúan las penas en función de la voluntariedad de la acción.

Sin embargo, la mera observación, debería hacernos pensar que somos autómatas, antes que agentes conscientes y con libertad de elección. Piense el lector, ¿cuántas veces hoy la consciencia ha precedido a la acción? Si fuesen muy pocas, tendrá que concluir que usualmente Vd. funciona de forma automática, no deliberada, y es básicamente un autómatas, aunque se considere y sienta como un agente libre. Si esto le parece un desatino, piense en cómo habla: Vd. no sabe qué palabra va a pronunciar, no la elige, y la escucha al mismo tiempo que sus oyentes. El lenguaje —una de las capacidades biológicas responsable de la evolución social y cultural humana, incluida la ciencia— está parcialmente al margen del control voluntario.

Decimos «parcialmente» porque sí parece existir cierto control estratégico: sabemos qué queremos decir, si bien de forma vaga e inarticulada (por eso decimos aquello de «yo no quería decir eso»).

Aun así, aunque la mayoría de nuestras acciones pueden estar al margen de la voluntad, gobernadas unas veces por el medio y otras por procesos inconscientes, hay ocasiones en que la conducta *parece* estar bajo control consciente, sobre todo cuando la acción se extiende en el tiempo. Entre el movimiento estereotipado y obligatorio de un reflejo y la elección de un lugar de vacaciones, hay toda una gama de matices que tienen que ver con la intención y el control de la conducta, ergo, con la voluntad. Cuando se persigue un objetivo durante veinte años, es imposible negar que esa conducta tiene aspectos de intención y planificación que no aparecen en acciones con relevancia a corto plazo, como apretar una tecla, la conducta más estudiada en los experimentos que tienen a los humanos como objeto de estudio.

5.1 ¿Cuándo comienza una acción voluntaria? Experimentos con EEG

La investigación sobre la voluntad, hasta ahora, se ha centrado en acciones simples e inmediatas y la cuestión más estudiada ha sido la detección en el cerebro de lo que se va a hacer antes de que surja la consciencia de querer hacerlo. Puesto de otra forma, un acto que nos parece plenamente voluntario, bajo control de nuestra consciencia o al menos disparado por nuestra consciencia, ¿está decidido por el cerebro antes de que el mismo cerebro genere la consciencia y querencia del acto en cuestión? Para esta pregunta tenemos respuesta a varios niveles: EEG, RMf, microelectrodos y lesiones cerebrales, y obviamente no coinciden con el sentido común, o no estaríamos escribiendo estas páginas. Por si el lector tiene prisa y quiere saber el final de la argumentación, la conclusión es que el cerebro decide primero qué hacer y después crea la consciencia y sensación de control volitivo.

La experimentación sobre la voluntad comenzó con los experimentos de Libet *et al.* (1983). Los autores utilizaron una deflexión en el EEG, el «bereitschaftspotential», más conocido por su nombre en inglés *readiness potential* (RP) o «potencial de preparación», que precede a la ejecución de un

movimiento y se acepta que se origina en las áreas premotoras mediales (áreas SMA, pre-SMA y área motora del cíngulo). Libet *et al.* (1983) se preguntaron si el RP comenzaba antes o después de que se tomase la decisión consciente de realizar un movimiento. Los sujetos miraban un «reloj» (2,56 segundos por ciclo) y apretaban una tecla cuando les parecía (no había ninguna señal exterior que les incitase). Después, decían en qué momento habían tomado la decisión (tiempo *W*, por *will*) o en qué momento habían apretado la tecla (tiempo *M*, por *movimiento*). Como era de esperar, *M* antecedía al EMG en 90 ms y *W* precedía a la acción en unos 200 ms, como media. Sorprendentemente, el comienzo del RP era anterior a *W* entre 350 y 500 ms, y Libet *et al.* concluyen que *los movimientos voluntarios se inician y preparan inconscientemente. La sensación de voluntad aparece como consecuencia de esa preparación, es decir, la voluntariedad de la acción es una ilusión.*

Los resultados de Libet *et al.* (1983) se han replicado muchas veces, pero existen algunos problemas con el procedimiento y la interpretación. En primer lugar, no es evidente que los informes sobre *W* sean fiables, o que incluso se puedan dar —y menos con una precisión del orden de centésimas de segundo—. Aun así, si se exigiese a los sujetos decir cuándo tuvieron la intención, es casi seguro que elaborarían una respuesta según la idea socialmente establecida. De hecho, hay resultados que indican que los autoinformes sobre la voluntad son elaboraciones en función de la comprensión del contexto (Wegner, 2003). Lau *et al.* (2007) observaron tras estimular con TMS el área pre-SMA *después* de un movimiento, *W* se adelantaba en el tiempo, ergo el informe sobre *W* se había elaborado después de la acción. Trevena y Miller (2002), con un procedimiento psicofísico para medir *W*, encontraron que *W* era posterior a *M* en un 40% de los ensayos (experimento 1), lo que interpretaron como equivocaciones de los sujetos (*sic*). En resumen, pudiera no ser una buena idea preguntar en qué momento se tuvo intención de hacer algo, pero la pregunta («cuándo comienza una acción voluntaria») ¡solo puede responderse así!

En segundo lugar, no es evidente que el RP sea signo inequívoco de preparación del movimiento (ver Trevena y Miller, 2002, 2010). Este problema puede obviarse si se utiliza una medida más específica, como el

lateralised readiness potential (LRP). El LRP indica en qué momento la actividad relacionada con el movimiento en la corteza premotora y motora dorsal es mayor en uno de los hemisferios que en el otro, es decir, el momento en que se empieza a preparar el movimiento de una mano (nótese que el LRP mide la actividad en M1 y SMA dorsolateral, que no se consideran generadores del RP). Haggard y Eimer (1999), en unas condiciones muy parecidas a las de Libet *et al.* (1983), encontraron que el comienzo del LRP precedía a *W* (aunque no en todos los sujetos, ver su tabla 2). Trevena y Miller (2002, 2010) obtuvieron resultados similares, aunque su interpretación es diferente. Por tanto, si bien el RP pudiera no ser un buen índice de preparación del movimiento, se puede llegar a similares conclusiones sobre la voluntad con medidas más específicas como el LRP.

En resumen, tres décadas después de su publicación, la conclusión de Libet *et al.* (1983) sigue siendo válida: antes de tener consciencia de querer mover una mano, el cerebro ha elegido qué mano mover y cuándo. La intención consciente de moverse emerge como consecuencia de la actividad en un circuito en la corteza premotora medial (trabajos con RP) y en otras de la corteza dorsal prefrontal (trabajos con LRP), que antecede en varios cientos de milisegundos a la consciencia de querer moverse.

5.2 ¿Cuándo comienza una acción voluntaria? Experimentos con RMf

Las obvias limitaciones del EEG —la resolución espacial es una de ellas— hicieron dudar de las implicaciones de Libet *et al.* (1983), pero las técnicas de neuroimagen han ido acumulando resultados a favor de que la voluntad puede ser una ilusión. En primer lugar, la actividad en SMA, pre-SMA y corteza cingulada anterior, muestran mayor actividad en actos no dictados por el ambiente (p. ej., apretar una tecla cuando uno quiere), que en actos inducidos por el medio (p. ej., apretar una tecla ante cierto estímulo siguiendo las reglas del experimento). Preparar una respuesta, e inhibirla antes de llegar a ejecutarla, también implica actividad en las mismas zonas. Parece, pues, que la voluntariedad de los movimientos correlaciona con actividad en SMA y circunvolución cingulada anterior, amén de otras regiones que pudieran ser más específicas de la tarea. Estas actividades neuronales están relacionadas

con la voluntad de forma específica, no general. En Haynes *et al.* (2007) los sujetos decidían primero si querían sumar o restar y después de un rato se les presentaban dos números y procedían con la operación. En el periodo posterior a la decisión y anterior al cálculo, los niveles de actividad globales eran iguales para las dos intenciones (sumar o restar), pero con técnicas de análisis de patrones (*multivoxel pattern analysis*) se demostraba actividad específica para cada intención en zonas de la corteza prefrontal medial y lateral.

Volviendo a la pregunta inicial (¿están nuestras acciones determinadas antes de que las elijamos?), Soon *et al.* (2008) usando técnicas de análisis de patrones encontraron que en la zona medial de los polos frontales y en una zona de la corteza parietal, se podía descifrar qué mano se movería *diez segundos antes* de que se tuviese consciencia de querer realizar el movimiento. Estos resultados extienden el proceso inconsciente de decisión mucho más allá que ningún otro publicado, y cierta cautela parece indicada. El mismo grupo replicó el experimento y obtuvieron resultados similares, aunque las zonas capaces de predecir qué mano se moverá no fueron exactamente las mismas. Señalamos este punto para indicar que estas técnicas están en sus inicios. De cualquier forma, la conclusión general de Libet *et al.* no varía.

5.3 ¿Cuándo comienza una acción voluntaria? Estudios con registros unicelulares

Las técnicas hemodinámicas están aún muy lejos de la actividad neuronal, pues dependen de la interrelación entre esta y la actividad vascular, y desconocemos la función que liga a esas dos variables. Esas técnicas dan información de actividad en zonas relativamente grandes (el grano fino se pierde, al menos en el estado actual de la tecnología), y la solución a muchas de nuestras preguntas requiere un nivel de explicación más próximo a las neuronas. Muy recientemente, Fried *et al.* (2011) publicaron un experimento crucial. Demostraron en pacientes con electrodos implantados, que la actividad neuronal en SMA empezaba unos 1.500 ms antes de W y aumentaba o disminuía a medida que se acercaba ese momento (W).

Encontraron también que una población de 256 neuronas en SMA era suficiente para predecir W unos 700 ms antes de que el sujeto lo dijese, con una precisión mayor del 80%. Este experimento supera los problemas inherentes a RMf y EEG y corrobora la conclusión fundamental: antes de que aparezca la consciencia de querer hacer algo, existe actividad cerebral relacionada con ese algo.

5.4 ¿Cuándo comienza una acción voluntaria? Estudios con lesiones y estimulaciones

Si hubiera neuronas en la corteza prefrontal medial implicadas en la generación o interrupción de movimientos voluntarios, y en las sensaciones de voluntariedad, las lesiones y estimulaciones de esas zonas deberían alterar las elecciones que hacen los sujetos, sus movimientos, e incluso las sensaciones de control. Fried *et al.* (1991) encontraron que al estimular SMA, además de producirse movimientos complejos, los sujetos tenían la sensación de estar a punto de hacer algo. Por otro lado, la aplicación de TMS sobre SMA sesga la elección entre las dos manos y altera la consciencia de voluntad (Lau *et al.*, 2007). Las lesiones en SMA y cíngulo anterior pueden inducir movimientos sin que el paciente quiera hacerlos (síndrome de la mano anárquica). En suma, en las zonas mediales de la corteza prefrontal hay neuronas directamente implicadas en la toma de decisiones motoras y en la sensación de voluntariedad.

Por último, como ya hemos visto, los cambios en las representaciones conscientes suelen asociarse con activaciones en la corteza prefrontal dorsolateral y parietal superior (por ejemplo, al cambiar la percepción durante la rivalidad binocular, pese a que la estimulación es constante). Si suponemos que esa red está directamente implicada en la consciencia, cabría esperar que la corteza parietal participase también en las sensaciones de voluntariedad. Desmurget *et al.* (2009) observaron que estimular la corteza parietal producía intenciones de moverse (los sujetos decían que les apetecía mover un brazo, por ejemplo), y aumentando la intensidad, los sujetos decían haberse movido, aunque ni en el EMG se detectaba tal cosa. Por otra parte, la estimulación de la corteza premotora disparaba movimientos de los que los pacientes no eran

conscientes y negaban haberlos hecho. Estos resultados sugieren que la corteza parietal participa también en la consciencia de voluntariedad.

5.5 La ilusión de la voluntad. Recapitulación

La creencia en la voluntad, base de gran parte de nuestro sistema legal, y central a la religión y a la moral, parece estar en contradicción con los resultados revisados, que indican que la voluntad surge a medio camino entre el inicio de la acción y su ejecución. Concluir que la voluntad no está en el origen de nuestras acciones encaja bien con el nivel de procesamiento intermedio asociado a la consciencia. Según esta teoría, o más bien observación de Ray Jackendoff, *las representaciones de las primeras etapas de procesamiento no son conscientes*. En percepción los estadios de procesamiento iniciales no son conscientes, y tampoco somos conscientes de la preparación de los movimientos. Es decir, la consciencia aparece *después* de procesar el estímulo, *después* de preparar el movimiento. La voluntad solo se entiende como representación consciente, así que el hecho de que el cerebro prepare una acción antes de que queramos hacerla conscientemente, sería solo un caso más del papel intermedio de las representaciones conscientes.

Los hallazgos resumidos más arriba han impulsado algunos cambios en el mundo académico: revistas (por ejemplo, *Neurolaw*), redes de investigación (*The MacArthur Foundation Research Network on Law and Neuroscience*) y supuestamente nuevos campos de trabajo (*Neuroética*). Las consecuencias que puedan tener para cómo nos vemos y para la organización social, son imprevisibles, pero pudieran ser equivalentes a las de la teoría de la evolución. Curiosamente, el impacto científico y el impacto social de esta teoría son inversamente proporcionales, y socialmente su influencia es pequeña, a juzgar por la más que notable permanencia de ideas predarwinistas sobre el origen del mundo.

6. Conclusiones. Algunas cuestiones por resolver en el estudio de la consciencia

A lo largo del capítulo hemos descrito algunas de las razones por las que la consciencia es hoy día considerada como un concepto respetable y útil (e incluso necesario) en la investigación psicológica. Pero existen aún una serie de cuestiones que el estudio científico de la consciencia debe tratar de abordar y resolver.

6.1 Estrategias de investigación en Neurociencia cognitiva

El rápido desarrollo tecnológico en Neurociencia cognitiva ha incrementado significativamente nuestros conocimientos sobre los mecanismos y correlatos cerebrales asociados a la consciencia y al procesamiento inconsciente, algunos de los cuales no hubiera sido posible obtener con medidas comportamentales como las basadas en tiempos de reacción. Pero las actuales técnicas de neuroimagen nos permiten únicamente rastrear los aspectos del funcionamiento cerebral que muestran una correlación o que son condiciones para que se produzca un acto consciente. Estamos aún lejos de alcanzar el ideal de encontrar las condiciones necesarias y suficientes para la consciencia.

Es preciso también observar que el uso cada vez más generalizado de técnicas de neuroimagen no ha tenido siempre en cuenta las innovaciones *metodológicas* de la Psicología experimental para obtener pruebas sólidas de percepción sin consciencia. En muchos estudios de neuroimagen la evaluación del nivel de consciencia se realiza únicamente mediante autoinformes y/o en participantes diferentes de aquellos en los que se registra la actividad cerebral. Además, son relativamente escasas las investigaciones en Neurociencia cognitiva que emplean estrategias alternativas al tradicional procedimiento de disociación, estrategias que sabemos permiten distinguir con más precisión el procesamiento que tiene lugar con y sin consciencia.

6.2 Relaciones entre atención y consciencia

La atención constituye una función íntimamente ligada a la experiencia consciente, pero esto no significa que exista una relación de identidad entre atención y la consciencia. La atención no parece ser un mecanismo unitario y

puede orientarse de forma efectiva y facilitar el procesamiento de la información, incluso cuando la captura atencional es inducida por señales inconscientes. Por otra parte, la orientación (temporal y espacial) de la atención parece ser una condición necesaria (aunque no suficiente) para el acceso a consciencia. Sin embargo, no está clara la relación funcional que puede existir entre los mecanismos de atención ejecutiva y la consciencia. En general, los datos de neuroimagen sugieren que la consciencia de un estímulo correlaciona con patrones generalizados de activación en zonas parietales y prefrontales normalmente asociadas con la atención ejecutiva. Pero no queda claro si dichas activaciones representan el sustrato neuronal de la consciencia, si son la *causa* de esta, o si reflejarían más bien las *consecuencias* cognitivas del hecho de ser conscientes de un estímulo. Es incluso posible que correlaciones observadas de dichas activaciones corticales y la consciencia estuvieran mediadas por otras estructuras cerebrales (p. ej., núcleos talámicos) que operasen bajo la influencia de áreas parietales y/o prefrontales. Las investigaciones con tareas que permitan disociar entre control ejecutivo consciente e inconsciente podrían aportar datos relevantes a esta problemática.

6.3 Procesamiento inconsciente. Alcance y posibles limitaciones

La neurociencia cognitiva ha aportado numerosas pruebas de procesamiento sensorial, semántico y motor en ausencia de consciencia. Los estímulos inconscientes producirían también activaciones en áreas parietales y prefrontales relacionadas con el control ejecutivo, activaciones que correlacionan además con el grado de control efectivo de la acción. Y la propia intención consciente de realizar una acción en ausencia de indicadores externos puede ser precedida en el tiempo por activaciones inconscientes. ¿Tiene el procesamiento inconsciente algún tipo de limitación? ¿Cuál es entonces el valor adicional o la utilidad adaptativa de la consciencia? ¿Son todas nuestras experiencias subjetivas igualmente falibles e ilusorias respecto a los determinantes de nuestro comportamiento?

Actualmente no disponemos de respuestas lo suficientemente claras y precisas a estas cuestiones. Pero lo expuesto a lo largo del presente capítulo,

sugiere una serie de consideraciones que los futuros estudios pueden tener en cuenta respecto al alcance y posibles limitaciones del procesamiento inconsciente.

Las activaciones parietofrontales inducidas por estímulos inconscientes son por lo general de menor amplitud, extensión y duración que las que se observan cuando existe consciencia. La percepción consciente de un estímulo permite un control cognitivo mucho más eficiente y flexible. No todas las acciones voluntarias, sean autogeneradas o inducidas por indicadores externos, parecen requerir el mismo grado de *supervisión estratégica*. Tal supervisión no resultaría igualmente necesaria cuando realizamos acciones relativamente rutinarias y semiautomatizadas, como nombrar una palabra, o pulsar una tecla al detectar un estímulo, que cuando tenemos que inhibir o suprimir una respuesta habitual, o cuando se nos pide ejecutar una acción diferente a la inducida por el propio estímulo externo, como responder «rojo» a la palabra VERDE, o «animal» cada vez que aparezca un ejemplar de la categoría «mueble».

En un sentido similar, la realización de una acción «intencional» sobre algún elemento del medio, aun siendo precedida por activaciones inconscientes, requiere atender y percibir conscientemente dicha información. Un paciente con ceguera cortical puede realizar discriminaciones o movimientos correctos (por encima del nivel de azar) hacia estímulos que dice «no ver». Pero para ello debemos «forzar» u obligar de algún modo al paciente para que realice tales acciones. Nunca las llevaría a cabo de forma espontánea, en la medida en que no es consciente de la información relevante.

Por otra parte, la investigación sobre la influencia moduladora de la atención espacial (y temporal) en el procesamiento inconsciente de la información ha generado hasta el momento resultados dispares. La cuestión relevante a plantear no parece ser si los estímulos inconscientes requieren o no requieren atención para ser procesados, sino qué tipo de estímulos y cuándo o bajo qué condiciones resulta imprescindible la focalización de la atención (ver por ejemplo, Ortells *et al.*, 2012).

Este tipo de preguntas puede resultar también de utilidad al abordar otras cuestiones, como la falibilidad de los autoinformes en los estudios sobre la voluntariedad de la acción. Obsérvese que estos estudios se han centrado

hasta ahora en acciones relativamente simples e inmediatas (como decidir cuál de las dos manos mover). Está por demostrar si el autoinforme de un participante respecto a la voluntariedad de una acción y al momento de decidir la acción a ejecutar resulta igualmente falible ante acciones autogeneradas de mayor complejidad, u otro tipo de acciones voluntarias inducidas por estímulos externos.

Algo similar cabría plantear respecto al carácter ilusorio de nuestras experiencias subjetivas. Muchos fenómenos perceptivos son ilusorios, como lo son también ciertas distorsiones de memoria y «falsos» recuerdos, como atribuir un origen externo a un contenido imaginado o soñado. Pero esto no significa que todas nuestras percepciones o recuerdos sean igualmente falibles y vulnerables. Del mismo modo, sabemos que bajo determinadas condiciones los autoinformes pueden resultar engañosos y/o imprecisos respecto a los determinantes de una acción. Pero es preciso demostrar si esto se aplica a cualquier tipo de autoinforme y cualquier tipo de acción. Además, incluso si determinadas experiencias subjetivas, como la *sensación de control* de nuestras acciones, resultan ser ilusorias, está por demostrar si ello las convierte en meros epifenómenos sin ningún valor funcional o adaptativo. La sensación de falta absoluta de control sobre nuestras acciones suele interpretarse como una señal de un funcionamiento cognitivo anómalo. Y aunque la construcción de una *narrativa verbal* sobre las razones de nuestro comportamiento sea ficticia, tal construcción puede resultar indispensable en nuestras comunicaciones con los demás. En un sentido similar se expresa A. Marcel, al sugerir que aunque nuestras experiencias conscientes demostraran ser ilusorias, seguirían teniendo un *valor causal*, porque sobre este «nivel experiencial» basamos buena parte de nuestras interacciones y nuestros intentos por modificar el medio. Y muchas de nuestras conductas cotidianas serían muy diferentes de lo que son en ausencia de dichas experiencias conscientes.

6.4 La dimensión subjetiva de la consciencia

El presente capítulo se ha centrado en la denominada *consciencia de contenido* y en las investigaciones que han explorado los mecanismos

neurofisiológicos que permiten diferenciar el acceso a consciencia del procesamiento que tiene lugar en ausencia de consciencia. Algunos de los posibles indicadores de la consciencia serían la amplificación de las activaciones sensoriales inducidas por la estimulación, la activación global y generalizada de redes parietales y prefrontales, o la comunicación bidireccional entre áreas cerebrales distantes. Pero no existe hasta el momento ninguna prueba de que la activación de regiones específicas del cerebro (p. ej., prefrontales) resulte suficiente para generar la consciencia. Cabe la posibilidad de que la emergencia de consciencia se corresponda con otros *atributos* o *propiedades* relacionados con el procesamiento recurrente e interactivo que puede tener lugar entre varias zonas del cerebro, tales como la capacidad para combinar e integrar información procedente de diversas fuentes, para propiciar la flexibilidad en el procesamiento de información, o para mantener activa la información durante intervalos temporales relativamente amplios. Todos estos atributos se consideran condiciones necesarias para hacer posible o facilitar la implementación de funciones cognitivas y conductuales no automatizadas.

Con independencia del grado de localización anatómica que estén dispuestas a aceptar para la consciencia, es preciso observar que casi todas las teorías formuladas en Psicología y Neurociencia cognitiva han acentuado la consideración de lo que podríamos denominar el *polo objetivo* de la consciencia. El término consciencia de *contenido* refleja precisamente ese sesgo hacia el polo objetivo. Pero si la consciencia es siempre consciencia de algo (polo objetivo), también es siempre consciencia de una persona que experimenta ese contenido particular. Este *polo subjetivo* nos proporciona el punto de vista desde el que percibimos determinados contenidos. El hecho de que este polo subjetivo no haya sido aún incorporado en las teorías sobre la consciencia, explica que se hayan obviado determinadas propiedades *fenomenológicas* de la experiencia consciente, como la *intencionalidad* —el objetivo de determinado acto consciente— o la *cualidad* de la consciencia, que refleja el modo peculiar (*qualia*) en que experimentamos algo.

No obstante, nuestras experiencias subjetivas siguen constituyendo el dato primario para inferir consciencia. Por ello diversos investigadores vienen reclamando la necesidad de incorporar la subjetividad e incluso la

autoconsciencia (o metacognición) en la investigación sobre la consciencia. En este sentido se expresa por ejemplo A. Damasio, al considerar que la auténtica *toma de consciencia* de la información sensorial requiere que esta sea integrada con algún sentido del «yo» (*self*), que refleja el punto de vista subjetivo e individual del propio observador, lo que permite generar una representación de la manera en que el observador resulta afectado por la información percibida. La importancia de la subjetividad es también reconocida por J. D. Haynes, quien considera que las asociaciones de experiencias conscientes con estados neuronales requerirá no solo establecer claras distinciones neurofisiológicas entre los estímulos que informamos «ver» y «no ver», sino demostrar además que el estado neurofisiológico supuestamente asociado a la consciencia visual codifica y representa todos los detalles que conforman nuestra experiencia subjetiva. En este sentido, será necesario verificar que el estado neuronal propuesto da lugar a la misma estabilidad y *continuidad* perceptual y resulta vulnerable a las mismas ilusiones ocasionales que caracterizan a nuestras experiencias subjetivas.

Algunas de estas propuestas son aún muy especulativas, y la ausencia de referentes neuronales o cognitivos precisos dificulta su investigación. Pero la Neurociencia cognitiva no debe por ello obviar el estudio de la dimensión subjetiva de la consciencia, algo cuya génesis y funcionalidad es preciso explicar. En este sentido se expresa el profesor Pío Tudela, al considerar los datos de tipo introspectivo un referente fundamental que cualquier teoría de la consciencia necesita articular en conjunción con los datos neuronales y los datos comportamentales.

Lecturas recomendadas

- Dehaene, S. y Changeux, J. P. (2011). Experimental and theoretical approaches to conscious processing. *Neuron*, 70, 200-227.
- Lau, H. C. y Rosenthal, D. (2011). Empirical support for higher-order theories of conscious awareness. *Trends in Cognitive Sciences*, 15, 365-373.
- Passingham, R. E., Bengtsson, S. L. y Lau, H. C. (2010). Medial frontal cortex: from self-generated action to reflection on one's own performance. *Trends in Cognitive Sciences*, 14, 16-21.
- Van Gaal, S., de Lange, F. P. y Cohen, M. X. (2012). The role of consciousness in cognitive control and decision making. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6:121. doi:10.3389/fnhum.2012.00121.

Zeki, S. (2003). The disunity of consciousness. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 214-218.

Referencias bibliográficas

- Desmurget, M. Reilly, K. T., Richard, N., Szathmari, A., Mottolese, C. y Sirigu, A. (2009). Movement intention after parietal cortex stimulation in humans. *Science*, 324, 811-813.
- Fried, I., Katz, A., McCarthy, G., Sass, K. J., Williamson, P. y Spenser, S. S. (1991). Functional organization of human supplementary motor cortex studied by electrical stimulation. *Journal of Neuroscience*, 11, 3656-3666.
- Fried, I., Mukamel, R. y Kreiman, G. (2011). Internally generated preactivation of single neurons in human medial frontal cortex predicts volition. *Neuron*, 69, 548-562.
- Haggard, P. y Eimer, M. (1999). On the relation between brain potentials and the awareness of voluntary movements. *Experimental Brain Research*, 126, 128-133.
- Haynes, J.-D., Sakai, K., Rees, G., Gilbert, S., Frith, C. y Passingham, R. E. (2007). Reading hidden intentions in the human brain. *Current Biology*, 17, 323-328.
- Lau, H. C., Rogers, R. D. y Passingham, R. E. (2007). Manipulating the experienced onset of intention after action execution. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 19, 81-90.
- Libet, B., Gleason, C. A., Wright, E. W. y Pearl, D. K. (1983). Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (Readiness-Potential): The unconscious initiation of a freely voluntary act. *Brain*, 106, 623-642.
- Marcel, A. J. (1983). Conscious and unconscious perception: Experiments on visual masking and word recognition. *Cognitive Psychology*, 15, 197-237.
- Merikle, P. M. y Joordens, S. (1997). Parallels between perception without attention and perception without awareness. *Consciousness & Cognition*, 6, 219-236.
- Ortells, J. J., Daza, M. T. y Fox, E. (2003). Semantic activation in the absence of perceptual awareness. *Perception and Psychophysics*, 65, 1307-1317.
- , Frings, C., y Plaza-Ayllón, V. (2012). Influence of spatial attention on conscious and unconscious word priming. *Consciousness and Cognition*, 21, 117-138.
- , Mari-Beffa, P. y Plaza-Ayllón, V. (2013). Unconscious congruency priming from unpractised words is modulated by prime-target semantic relatedness. *Journal of Experimental Psychology: Learning, memory and Cognition*, 39, 394-413.
- Ruz, M., Madrid, E., Lupiáñez, J. y Tudela, P. (2003). High density ERP indices of conscious and unconscious semantic priming. *Cognitive Brain Research*, 17, 719-731.
- Soon, C. S., Brass, M., Heinze, H.-J. y Haynes, J.-D. (2008). Unconscious determinants of free decisions in the human brain. *Nature Neuroscience*, 11, 543-545.
- Trevena, J. A. y Miller, J. O. (2002). Cortical movement preparation before and after a conscious decision to move. *Consciousness & Cognition*, 11, 162-190.
- y — (2010). Brain preparation before a voluntary action: Evidence against unconscious movement initiation. *Consciousness & Cognition*, 19, 447-456.
- Van Gaal, S., Lamme, V. A. F., Fahrenfort, J. J. y Ridderinkhof, K. R. (2011). Dissociable brain mechanisms underlying the conscious and unconscious control of behavior. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23, 91-105.
- Wegner, D. M. (2003). *The Illusion of Conscious Will*. Cambridge, MA: MIT Press.
-

1 Un tercer sentido que el concepto de consciencia puede adoptar es la *autoconsciencia* (o consciencia *reflexiva*), una forma particular de consciencia de contenido que hace referencia a la capacidad de caer en la cuenta de nuestros propios estados mentales, de objetivarnos y situarnos a nosotros mismos como objeto del acto consciente.

2 La estimación del umbral *objetivo* de consciencia parece depender, no obstante, del tipo de tarea y del número de ensayos empleados. Y el rendimiento en una tarea de elección forzada de tipo binario (la más usual) puede reflejar tanto influencias conscientes como inconscientes. Por estas razones, muchos optan actualmente por el empleo conjunto de medidas objetivas y subjetivas de consciencia que incluyan múltiples alternativas de respuesta y puedan aplicarse ensayo-a-ensayo. Esta estrategia permite obtener ensayos «conscientes» y «no conscientes» en un mismo participante, así como una evaluación diferencial de los resultados obtenidos con ambos tipos de medidas.

16. Emoción y Neurociencia social

Alberto Acosta, Sonia Doallo y Antonio Gaitán

En este capítulo describimos la evidencia científica relacionada con el procesamiento afectivo, la empatía y las decisiones morales. Lo haremos incorporando la información proporcionada por la neurociencia. En primer lugar, vamos a delimitar y clarificar algunos procesos y componentes de la emoción. Subrayamos la naturaleza no consciente de algunos de ellos, distinguimos las emociones de otros fenómenos afectivos, enfatizamos su dinamismo, y resaltamos su relevancia en el ámbito interpersonal. Seguidamente, nos ocupamos de algunos elementos importantes de la cognición social, específicamente la empatía y los juicios morales, en ese marco procesual. Gran parte de las estructuras cerebrales que han resultado importantes en el procesamiento afectivo también lo son para explicar el comportamiento social (Adolphs, 2003).

1. Comprendiendo las emociones

Actualmente, la mayoría de los teóricos e investigadores conceptualizan y abordan la emoción en términos de sus *procesos componentes* (Scherer, 2005). Desde esta perspectiva, las emociones tienen un carácter episódico y están mediadas y acompañadas por procesos de valoración (*appraisal*), cambios corporales, tanto centrales como periféricos, tendencias de acción y elementos motivacionales, aspectos expresivos e instrumentales, y por la propia experiencia emocional. Sin duda, se trata de un fenómeno complejo y no es extraño que, a lo largo del tiempo, hayan surgido múltiples aproximaciones para su estudio, se utilicen manipulaciones y procedimientos experimentales heterogéneos, y se observen medidas dependientes muy

diferentes.

El modo en que deben covariar y relacionarse estos procesos componentes es un asunto controvertido. Algunos teóricos afirman que, cuando surge una emoción, cambian de modo sincronizado (Scherer, 2005), mientras otros (Russell, 2003) argumentan que cada uno mantiene un funcionamiento independiente sin necesidad de acoplamiento. Hay cierto acuerdo, sin embargo, en que ningún componente por sí solo explica la emoción. Aunque es posible investigar de manera independiente cada uno, conceptualmente todos ellos configuran lo que denominamos emoción. Todos ellos la delimitan y definen.

Respecto a la naturaleza de los procesos componentes de la emoción, siguiendo a Öhman (1999), debemos aceptar que parte de ellos son *automáticos, involuntarios y no conscientes*. Las investigaciones actuales han puesto de manifiesto que, especialmente, en los momentos iniciales de una reacción afectiva están presentes procesos automáticos e involuntarios que son completados con otros más elaborados, con frecuencia, intencionales y reflexivos. Aunque el sentimiento subjetivo de estar experimentando una emoción es lo que inequívocamente puede señalarnos su existencia, habitualmente los procesos que lo desencadenan y acompañan no son conscientes. En algunas propuestas teóricas (Damasio, 1994; Mandler, 1984; Scherer, 2005), el sentimiento (la experiencia emocional) es una integración involuntaria de las representaciones de los productos del resto de procesos componentes de la emoción (valoración, cambios corporales, expresivos e instrumentales, y tendencias de acción). Por otro lado, conviene tener presente el gran dinamismo del procesamiento afectivo. Numerosas formulaciones teóricas han enfatizado su carácter transaccional. Continua y constantemente se valora la relevancia de lo que ocurre para el bienestar (Lazarus, 1991). Además, posiblemente los mismos procesos que están mediando la generación de una emoción también están presentes en su regulación.

Un asunto importante, que con frecuencia pasa desapercibido, es la *diferenciación de la emoción de otros fenómenos afectivos*. La experiencia emocional requiere cambios destacados en los procesos componentes que hemos descrito anteriormente y algún tipo de construcción consciente

(Mandler, 1984; Russell, 2003). Sin embargo, estos aspectos no son requisito de otros fenómenos afectivos. Scherer (2005) ha distinguido las emociones de las *preferencias, actitudes, disposiciones afectivas y estados de ánimo*. Las emociones serían estados afectivos intensos, pero de duración breve, que facilitan la adaptación a eventos y circunstancias que tienen relevancia para el bienestar. Como hemos afirmado anteriormente, se trata de experiencias episódicas distintivas, mediadas por procesos de valoración, en las que se producen cambios relevantes en el funcionamiento de un organismo. Además, tienen importantes consecuencias motivacionales y comportamentales. Todos estos atributos no están presentes en el resto de fenómenos afectivos. Las preferencias serían juicios evaluativos estables sobre lo agradable o desagradable que resulta algo o alguien, o sobre su predilección relativa. Las actitudes son creencias y predisposiciones duraderas sobre objetos, eventos, personas o grupos que configuran el modo de relacionarse con ellos. Las disposiciones de afecto describen la tendencia de alguien para experimentar frecuentemente algún estado de ánimo o para reaccionar con ciertos tipos de emoción en determinadas situaciones. Los estados de ánimo (*mood*) tienen un origen poco distintivo, una intensidad afectiva baja, aunque se pueden prolongar en el tiempo durante horas o días. Siguiendo la perspectiva constructivista de Russell (2003), son estados en que está presente algún afecto nuclear (*core affect*) pero no se ha llegado a configurar un episodio emocional prototípico. Las preferencias, actitudes, disposiciones y estados de ánimo pueden considerarse fenómenos afectivos estratégicos que pueden ser reconducidos con relativa facilidad dentro de las demandas y restricciones de una situación.

Para finalizar este apartado, vamos a hacer algún comentario sobre la *relevancia social* de las emociones. Gran parte de la comunidad científica acepta que las reacciones afectivas están enraizadas en la biología, forman parte de los seres vivos y facilitan la adaptación en situaciones comprometidas para un individuo o la especie. En el caso de los humanos, además, los episodios emocionales acontecen habitualmente en el ámbito de una relación interpersonal o dentro de un grupo o colectivo. Los humanos, como seres sociales, creamos y formamos parte de una cultura y esta amplía los repertorios afectivos filogenéticos permitiendo un abordaje más flexible

no solo de las demandas naturales sino también de las sociales. En este contexto, el desarrollo de la cognición social (Adolphs, 2003) y de la conciencia moral (Young y Koenings, 2007) pueden considerarse recursos adicionales de un individuo y del propio grupo para afianzar la socialización. Ambas, como describimos en este capítulo, se apoyan parcialmente en algunos procesos componentes de la emoción y, especialmente, en la regulación afectiva.

1.1 Configuraciones faciales y emoción

El estudio de la configuración facial —«expresiones faciales», «acciones faciales», «manifestaciones faciales», etc. son términos que se han utilizado para referirse a ella— tiene una larga tradición en la historia de la Psicología. Desde que Charles Darwin publicó en 1872 su teoría sobre *La expresión de las emociones en los animales y en el hombre*, los desarrollos teóricos y las investigaciones sobre esta temática han tenido una importante continuidad, especialmente desde la década de los sesenta del siglo pasado en que algunos teóricos rescataron y reformularon la teoría de Darwin, y algunos investigadores publicaron datos transculturales que relacionaban de manera estrecha y universal unas pocas configuraciones con algunos estados emocionales discretos.

Las polémicas que han surgido en torno a este tema de estudio han sido recurrentes. Algunas de ellas están relacionadas con el *carácter innato* vs. *aprendido* de la vinculación de algunas configuraciones faciales con estados emocionales discretos, con la *existencia de emociones básicas* o si estas son construcciones psicológicas que incorporan entre sus diversos elementos primarios los cambios faciales, la importancia fundamental o secundaria del *contexto* en la percepción e identificación afectiva de las configuraciones faciales, o con la *función comunicativa o expresiva* de esos cambios.

Los resultados de los estudios sobre identificación de expresiones faciales emocionales (el análisis de los componentes expresivos es más laborioso y se han realizado menos investigaciones) confirman que, aunque existen importantes diferencias entre tribus primitivas y culturas occidentales/orientales, el reconocimiento de las expresiones de alegría,

tristeza, miedo, ira, asco y sorpresa es superior a lo esperado por azar. Sin embargo, las interpretaciones de estos datos han sido heterogéneas. Algunos investigadores los han utilizado para apoyar las suposiciones darwinistas y destacar el carácter innato del reconocimiento de la expresión facial (Ekman y Cordano, 2011), mientras otros entienden que una explicación tan rígida debería apoyarse en un patrón de datos más exigente. Entre estos últimos, Russell (2003) ha proporcionado una explicación de los datos de reconocimiento dentro de lo que denomina *supuestos de universalidad mínima*. Para él, la creencia de que algunas configuraciones (acciones) faciales son expresiones de tipos específicos de emoción forma parte de la cultura y del aprendizaje. En todos los humanos acontecen ciertos movimientos musculares faciales en asociación con algunos estados psicológicos (emocionales y cognitivos) y, con la experiencia, aprendemos a inferir adecuadamente el estado psicológico de otra persona a partir de su configuración/movimiento facial. Por ello, no es extraño que algunas configuraciones faciales se asocien con algunos estados psicológicos por encima de lo esperado por azar y que se den coincidencias entre culturas en esas inferencias.

Por otro lado, es difícil establecer una conclusión definitiva sobre si debemos entender los fenómenos afectivos desde una perspectiva dimensional o hemos de asumir que cada estado emocional es discreto y tiene una entidad explicativa. Algunos investigadores (Ekman y Cordano, 2011; Lench, Flores y Bench, 2011) han utilizado los datos de identificación de expresiones faciales —junto a otros de tipo psicofisiológico y de neuroimagen que sugieren cierta especificidad en el procesamiento de la alegría, tristeza, miedo, ira y asco— para apoyar la existencia de emociones básicas. Sin embargo, otros (Lindquist, Siegel, Quigley y Barrett, 2013) han interpretado todas estas evidencias desde una perspectiva dimensional.

También se han realizado investigaciones para conocer la relación entre las manifestaciones faciales de la emoción y su experiencia subjetiva. En los años setenta del siglo pasado se publicaron numerosos estudios para poner a prueba la denominada hipótesis de *feedback* facial. Después de unos resultados desalentadores, con procedimientos más sutiles que requieren sostener un lápiz con los dientes o con los labios (Strack, Martin y Stepper,

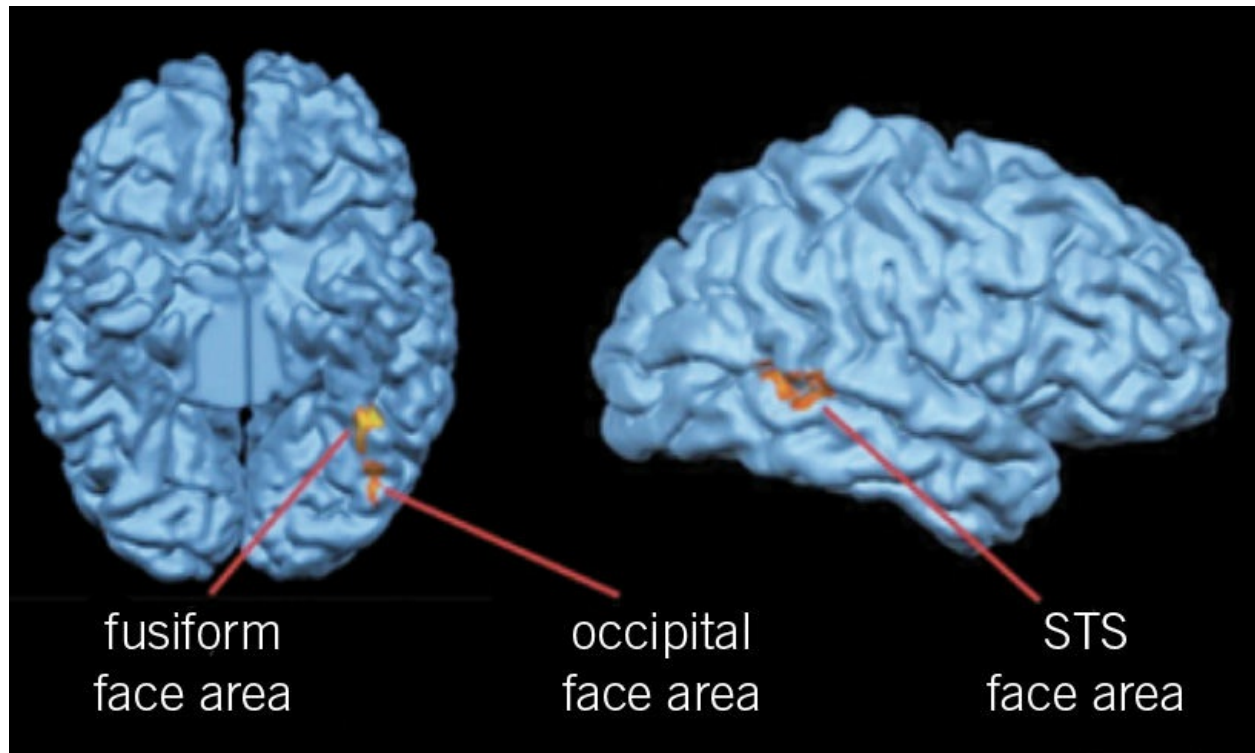
1988), o mantener fruncido o separado el entrecejo para que se toquen o no dos *tees* de los usados para apoyar las bolas de golf (Larsen, Kasimatis y Frey, 1992), se han encontrado relaciones entre la configuración facial y la cualidad/intensidad de la experiencia afectiva. Cuando se sostiene el lápiz con los dientes, las evaluaciones de diversión de viñetas cómicas son superiores que cuando se sostiene con los labios, y las evaluaciones de malestar de diapositivas desagradables son superiores cuando se intentan unir los *tees* frunciendo el entrecejo que cuando se mantienen separados. En otras investigaciones se han encontrado resultados dispares cuando se ha pedido a los participantes que exageren o inhiban sus expresiones faciales al recibir descargas eléctricas o al introducir la mano y mantenerla en agua muy fría (Colby, Lanzetta y Cleck, 1977). Los esfuerzos para no aparentar el estado afectivo o para exagerar su manifestación no se han relacionado sistemáticamente con disminuciones o aumentos, respectivamente, de la experiencia afectiva y de los cambios periféricos. En algunas investigaciones más recientes se ha observado que la supresión de la respuesta afectiva atenúa los estados afectivos positivos, pero no los negativos, y ocasiona incrementos en la activación simpática.

Las investigaciones de las neurociencias han completado la información anterior con la descripción de las zonas cerebrales que median el procesamiento de un rostro; sin duda, una información muy compleja. A partir del rostro podemos identificar a una persona, el estado emocional que le acompaña, sus intenciones, su sexo, raza o edad, etc. Los modelos teóricos que se han desarrollado abordaron inicialmente esta complejidad diferenciando rutas de procesamiento independientes para la información relacionada con la identidad, con la emoción y con los elementos visuales del habla (Bruce y Young, 1986). Posteriormente, se han descrito de manera más específica las áreas del cerebro relacionadas con ese procesamiento complejo (Haxby, Hoffman y Gobbini, 2000). Las zonas inferiores de los lóbulos temporales median el procesamiento de la identidad, mientras las superiores procesan los movimientos de ojos/boca. Actualmente, parece haber acuerdo (Atkinson y Adolphs, 2011) en que, por lo menos, se activan tres regiones corticales cuando se procesa el rostro: el giro fusiforme (*the fusiform face area*; FFA); el giro occipital inferior lateral (*the occipital face area*; OFA); y

el surco temporal superior (*the face-selective region of superior temporal sulcus*; fSTS). Además, se acepta que el procesamiento del rostro requiere la coordinación de múltiples regiones neurales (ver figura 16.1). La ruta que va desde la corteza occipital inferior a la corteza temporal inferior se ocupa fundamentalmente de los aspectos invariantes (identidad). La que une la corteza occipital inferior con la corteza temporal superior posterior procesa los que cambian en los ojos/boca. En esta ruta, con el acompañamiento de la activación de la amígdala, se procesaría la información emocional. Como se describe más adelante, estas áreas que procesan la información contenida en el rostro también tienen una especial relevancia para la comprensión de los procesos empáticos (ver el apartado sobre la empatía).

Por otro lado, algunos estudios también han proporcionado información relevante sobre el procesamiento específico de algunas expresiones faciales emocionales discretas en el cerebro. Los resultados del metaanálisis de Fusar-Poli y cols. (2009) difícilmente pueden utilizarse para apoyar la suposición de que existe un grupo reducido de emociones básicas. El procesamiento de las expresiones de miedo, alegría y tristeza, además de requerir la activación de las zonas occipitotemporales del procesamiento del rostro, se asocia con la activación de la amígdala. El de las expresiones de asco e ira con la activación de la ínsula. No parece, por tanto, haberse encontrado una especificidad en las áreas cerebrales que procesan la expresión de estas emociones.

Figura 16.1 Ilustración de las áreas de procesamiento del rostro. El Surco Temporal Superior (STS) tiene un papel importante en el procesamiento de los aspectos «cambiantes» del rostro como la expresión facial, la dirección de la mirada, los movimientos de los labios y la integración de información audiovisual. Leer más explicación en el texto.



Finalizamos este apartado incorporando algunas ideas aportadas por investigaciones sobre maduración cerebral. En ellas se muestra que el procesamiento de la información facial está especialmente facilitado desde una edad muy temprana (ver revisión de Leppänen y Nelson, 2009), lo cual subraya su relevancia en las relaciones interpersonales. Por un lado, confirman que la red de atención frontoparietal y algunas estructuras cerebrales asociadas al procesamiento afectivo, como la amígdala y la corteza orbitofrontal, potencian el procesamiento de las configuraciones faciales en la corteza occipitotemporal. Por otro, sugieren que existe cierta predisposición biológica para atender esta información, aunque su conformación definitiva requiera también de la experiencia individual. La facilitación biológica de este procesamiento permite que, incluso en ambientes con reducida estimulación, se adquieran las representaciones perceptivas rudimentarias de

las características universales de las expresiones faciales. Esta predisposición también explicaría la existencia de periodos de desarrollo sensibles para la adquisición de estas representaciones. Las conclusiones que se derivan de estos estudios de desarrollo parecen compatibles con la explicación de Russell (2003) sobre los datos de identificación transcultural de algunas expresiones faciales emocionales.

1.2 Cambios corporales periféricos, interocepción y emoción

Desde que William James publicó su teoría sobre la emoción en 1884, numerosos teóricos e investigadores han estudiado con cierta continuidad la relevancia de los cambios corporales periféricos para explicar los fenómenos afectivos, especialmente, los emocionales. La formulación teórica jamesiana adoleció de importantes insuficiencias y limitaciones, especialmente en lo referente a sus posibilidades de contrastación empírica, y fue muy cuestionada por el neurofisiólogo Walter B. Cannon. A pesar de ello, fue útil para estimular otros desarrollos teóricos posteriores y para encauzar algunas temáticas de investigación que han perdurado con desigual vigencia hasta nuestros días. Teniendo como referente su afirmación fundamental de que «la emoción es percepción del cambio corporal», se realizaron investigaciones sobre la especificidad de los cambios autonómico-viscerales que acompañan distintos estados emocionales (ver revisión de Levenson, 2003) y, más importante aún, sobre la percepción autonómica y su relación con la experiencia emocional (ver revisión de Pollatos, Kirsch y Schandry, 2005).

En los años sesenta del siglo pasado, las teorías bifactoriales sobre la emoción (Mandler, 1984) reformularon las suposiciones de William James. Los estados emocionales se explicaron como una construcción que integra la percepción indiferenciada de los cambios corporales que están aconteciendo con el significado que una persona asigna a lo que ocurre en la situación. Esta formulación teórica revitalizó considerablemente el estudio de los procesos emocionales en unos momentos en que la psicología volvía a interesarse por el conocimiento de los procesos cognitivos. En las teorías bifactoriales, junto a las cogniciones que interpretan la situación, la emoción requiere cambios corporales periféricos (*arousal*) que se perciben como indiferenciados.

Además, se acepta que no siempre existe una correspondencia directa entre el estado corporal (o sus cambios) y su percepción consciente. Pueden producirse disfunciones e ilusiones somatoviscerales.

Algunas investigaciones han confirmado la existencia de una relación positiva entre la percepción autonómica, aunque sea indiferenciada, y la intensidad de las vivencias afectivas. Los participantes con una buena capacidad de autodetección cardíaca se sienten más activados y molestos al ver fotografías desagradables de mutilaciones y accidentes de tráfico que quienes tienen recursos de autodetección reducidos (Hantas, Katkin y Blascovich, 1982). Resultados parecidos se han observado cuando se provocan estados emocionales de diversión, ira o miedo utilizando vídeos (Wiens, Mezzacappa y Katkin, 2000). Existen, no obstante, importantes diferencias individuales respecto a la relevancia que tienen las señales interoceptivas en la construcción de la experiencia emocional.

Por otro lado, numerosas investigaciones asignan una relevancia más sutil a la información interoceptiva. Hasta hace pocos años, no cabía pensar que las relaciones entre el cambio corporal (y su detección) y los estados afectivos quedasen fuera del procesamiento consciente. De alguna manera, se asumía que tanto la experiencia afectiva como la percepción del cambio corporal deberían formar parte de los contenidos de conciencia que pueden ser informados verbalmente. Sin embargo, la información sobre el cambio corporal puede utilizarse de modo no consciente para configurar las expectativas y adoptar decisiones. Katkin, Wiens y Öhman (2001) encontraron que solo los buenos autodetectores cardíacos eran capaces de anticipar correctamente la aparición de una descarga eléctrica en una tarea de condicionamiento aversivo pavloviano en que los estímulos condicionados se presentaban enmascarados. Estos investigadores argumentan que las habilidades de percepción autonómica están mediando de modo no explícito la certeza de estas predicciones. Algunas investigaciones realizadas para poner a prueba la denominada hipótesis del marcador somático (Damasio, 1994) también sugieren que las respuestas corporales preceden las decisiones conscientes. El cuerpo puede señalar la alternativa que debe elegirse antes de que dicho conocimiento sea consciente. Además, cabe pensar que el cerebro dispone de una representación funcional del estado corporal, que es utilizada

para guiar el comportamiento o las decisiones, aunque aquella no esté disponible para procesamiento consciente. Como se describirá posteriormente, la toma de decisiones morales puede apoyarse en esta información interoceptiva no consciente.

Las investigaciones de neuroimagen han relacionado estrechamente la interocepción con la activación de la ínsula. Critchley, Weins, Rotshtein, Öhman y Dolan (2004) han informado que durante una tarea de autodetección cardíaca, en comparación con una condición control que requiere comparar diferencias entre tonos auditivos, se incrementan la actividad de la ínsula anterior y del opérculo frontal derechos, así como de la corteza cingulada anterior dorsal. Además, esta actividad correlaciona positivamente con la detección del latido de los participantes y con su experiencia subjetiva de ansiedad al realizar la tarea. Craig (2009) ha elaborado un ambicioso modelo neuroanatómico sobre la experiencia consciente humana y sobre la emoción en el que atribuye un protagonismo especial a la ínsula anterior y a la corteza cingulada. La información interoceptiva iría progresando desde las localizaciones posteriores de la ínsula a las anteriores y, en ese proceso, se iría integrando con la información ambiental y contextual, que proporcionan la corteza orbitofrontal y la corteza cingulada anterior a través de la unión de la ínsula anterior con el opérculo frontal. La experiencia emocional sería el resultado de esa integración y estaría mediada por la activación de la ínsula anterior derecha (ver figura 16.2). Se trata de un planteamiento reminiscente de las teorías bifactoriales sobre el procesamiento emocional. Por otro lado, como comprobaremos posteriormente, la literatura sugiere que los mecanismos de simulación que están presentes en la empatía se apoyan en la activación de esta área cerebral.

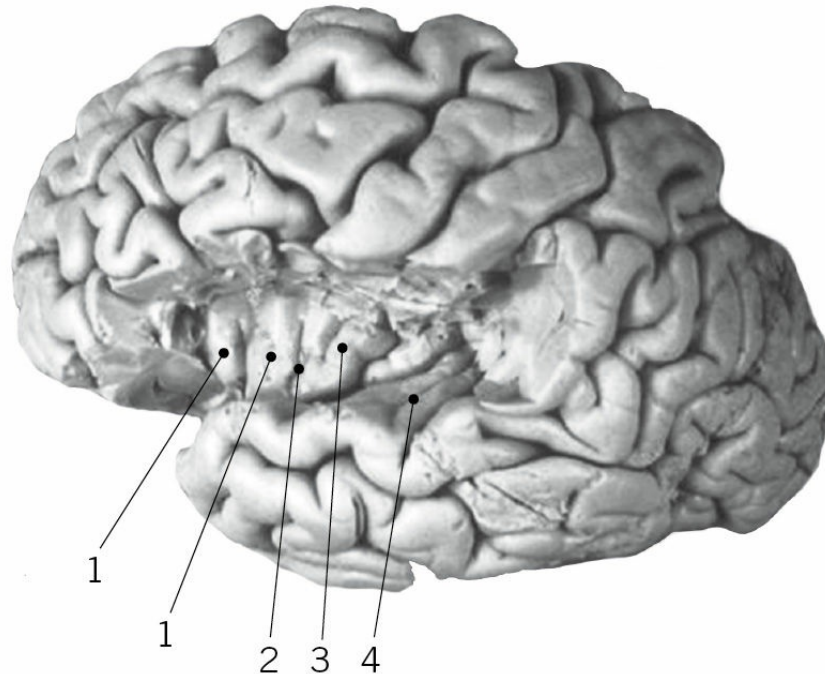
1.3 Valoraciones (*appraisal*)

En los años sesenta del siglo pasado, cuando la Psicología se distanciaba de la rígida influencia conductista y se reencontraba con los procesos mentales, algunos teóricos e investigadores como Magda Arnold y Richard Lazarus, separándose de planteamientos darwinistas y jamesianos, propusieron que la emoción era resultado de la valoración (*appraisal*) de lo que acontece.

Defendieron que la interpretación de lo que está sucediendo es el antecedente inmediato de la experiencia emocional.

La emoción no sigue directamente al cambio físico o corporal, sino que necesita una valoración sobre si afecta personalmente el objeto o situación y sobre el modo en que lo hace. Resultados de este proceso son los sentimientos de atracción o aversión y, en consecuencia, el acercamiento o retirada de la situación u objeto. La valoración incorpora información directa sobre si lo percibido gusta o disgusta, es deseable o indeseable, beneficioso o perjudicial, etc., y una tendencia de acción o deseo. En su formulación teórica, se trata de un proceso que acontece de modo involuntario y automático, y que no requiere reflexión o intencionalidad, aunque de manera secundaria puedan desencadenarse otros procesos más controlados. La secuencia de acontecimientos Percepción → Valoración → Emoción es muy dinámica. La reacción de miedo, por ejemplo, suele ser muy rápida y, mientras se está generando, es difícil tener conciencia de los procesos de valoración que la desencadenan. Se puede reflexionar o pensar sobre ese estado emocional y las situaciones en que se experimenta, pero estos procesos más elaborados no cooperan de forma directa en la generación inicial de la emoción.

Figura 16.2 Anatomía de la corteza insular izquierda. 1. Parte anterior, giros cortos. 2. Surco central. 3. Parte posterior, circunvolución larga. 4. Circonvoluciones temporales. Licencia Creative Commons



Lazarus (1991) argumentó que la valoración es un proceso universal, con gran dinamismo y en flujo constante, mediante el que enjuiciamos constantemente el significado de lo que está ocurriendo para nuestro bienestar personal. Además, conforme desarrolló su teoría, fue acuñando términos que hoy día resultan muy familiares en la Psicología. Por ejemplo, diferenció entre valoración primaria y secundaria, e incorporó el concepto de afrontamiento. La valoración primaria establece el significado de un evento y proporciona información respecto al modo en que afecta un acontecimiento o situación. La secundaria informa de la habilidad y recursos para afrontar las consecuencias del evento. Dentro de esta última, diferenció entre el afrontamiento situacional y el cognitivo. Con frecuencia, no es posible alterar de modo directo una situación y la reinterpretemos de manera menos molesta. En estos casos, volvemos a hacer valoraciones (*reappraisal*) sobre lo que está ocurriendo. La reevaluación, por ejemplo, de una amenaza en términos no amenazantes, hace que el miedo/ansiedad se disipe o desaparezca. Como describiremos después, se trata de un recurso muy poderoso de la regulación

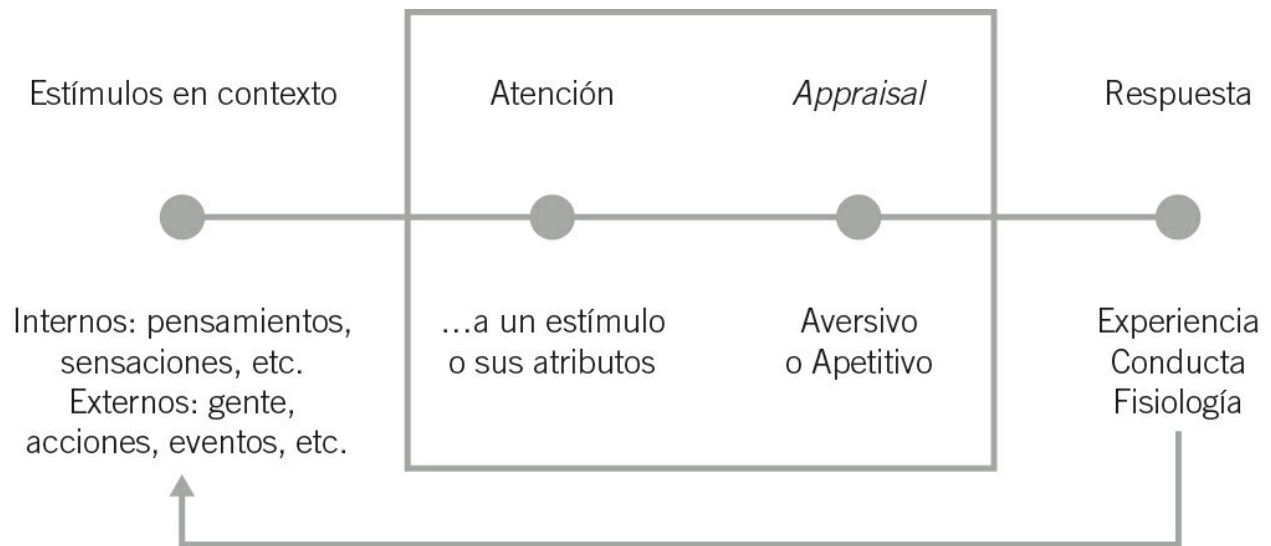
emocional. Lazarus extendió sus ideas sobre el estrés psicológico al ámbito de las emociones en general y explicó un número importante de estados emocionales por configuraciones específicas de algunos criterios/dimensiones de valoración.

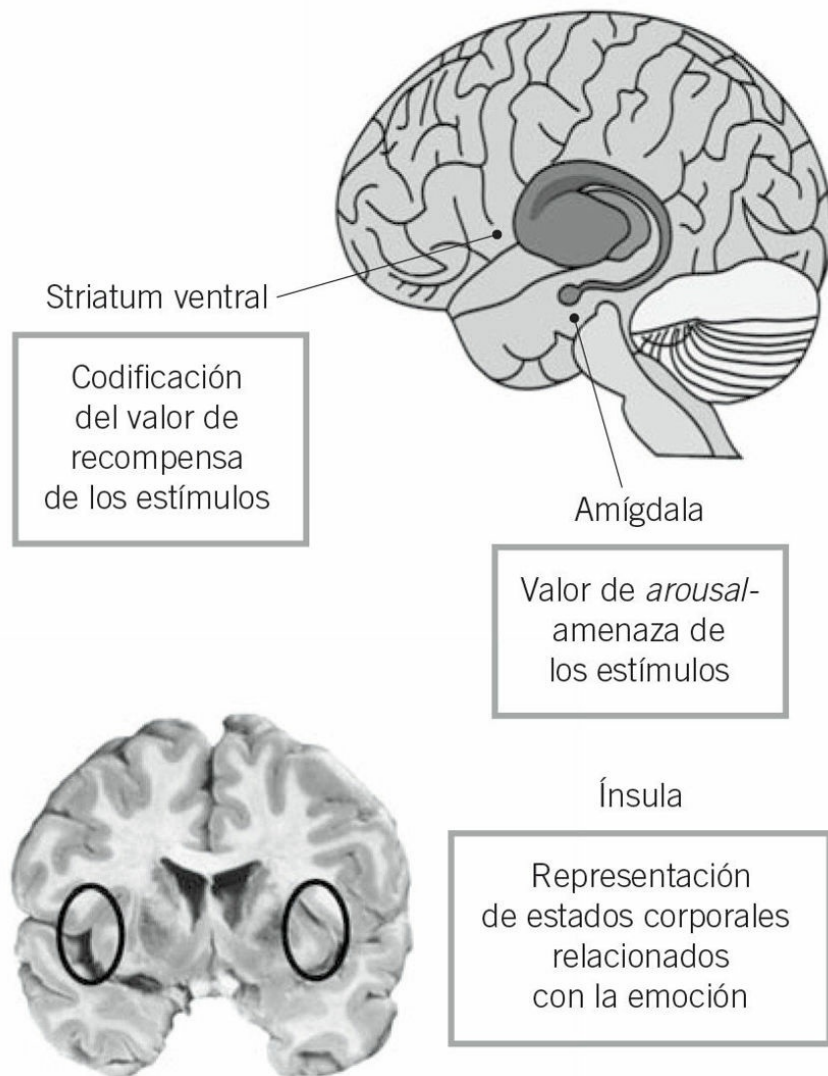
La incorporación del *appraisal* entre los componentes y procesos emocionales permitió explicar, como también lo hicieron las teorías bifactoriales, las diferencias individuales y culturales. Se afianzó la idea de que los estados emocionales no son un resultado directo de la presencia de algunos estímulos, de alguna configuración facial, de algún patrón de cambio corporal o de la activación específica de algunas estructuras cerebrales definidas. Más bien, la emoción resultaba de las valoraciones que se hacen respecto a lo que está aconteciendo. La experiencia personal y social y la cultura tienen una influencia directa sobre ellas. Las normas y reglas sociales, sus convenciones y principios éticos configuran esas valoraciones. En el apartado sobre decisiones morales comprobaremos que las valoraciones sobre la intencionalidad del agente de una acción, que ocasiona daño a alguien, pueden resultar fundamentales para enjuiciar el comportamiento de una persona.

Desde hace algún tiempo, Gross (1988) ha utilizado un modelo sencillo sobre la secuencia de acontecimientos que genera una emoción para ilustrar diferentes estrategias de regulación emocional. Aunque más adelante describiremos de modo específico algunas dimensiones de *appraisal* y dedicamos un subapartado a la regulación, anticipamos esa secuencia porque incorpora de manera explícita la relevancia del *appraisal* y señala genéricamente las áreas cerebrales que la median. La emoción se inicia (ver figura 16.3) con la percepción de un estímulo en una situación. Puede tratarse de una sensación o interocepción, o cualquier estímulo externo como una expresión facial, un gesto, una acción, o algún evento o pensamiento. Los procesos atencionales se ocupan de esa información y de sus atributos, y continúan el procesamiento o ignoran esa información (con lo que se reduce o inhibe su procesamiento). Si se atiende, acontece la interpretación de los estímulos en términos de su relevancia para los objetivos y compromisos de una persona. Consecuencia de esa valoración son las reacciones positivas o negativas y las respuestas emocionales específicas. Por último, se producen

los cambios en la experiencia, la conducta expresiva, y la activación fisiológica autonómica que configuran la emoción.

Figura 16.3 Modelo sobre la generación de la emoción propuesto por James J. Gross y Kevin Ochsner. El proceso de *appraisal*, que informa sobre el carácter positivo o negativo de un evento, acontece antes de la respuesta emocional. En términos neurofisiológicos, estaría mediado por la amígdala y el striatum ventral —que codifican la información sobre el *arousal* y la valencia del evento—, la ínsula —que incluye las representaciones interoceptivas—, y la corteza prefrontal ventromedial —que media la integración y contextualización de esa información—. Adaptado de Ochsner, Silvers y Buhle (2012)





El soporte neural de esta cadena de acontecimientos es complejo (Ochsner, Silvers y Buhle, 2012; Silvers, Buhle y Ochsner, 2013). De modo simplificado, la amígdala estaría implicada en la percepción y codificación de los estímulos relevantes para un individuo. Puede tratarse de recompensas o castigos, de expresiones faciales emocionales o de imágenes o películas desagradables o placenteras. El estriado ventral lo estaría en el aprendizaje de las señales (sean estas sociales, como rostros sonrientes, o acciones, u objetos abstractos) que predicen la recompensa o el reforzamiento. La corteza prefrontal ventromedial (CPFvm) integraría la evaluación afectiva realizada

por la amígdala y el striatum ventral con las aferencias desde otras regiones como los lóbulos temporales mediales, que proporcionan información sobre encuentros pasados con esos estímulos, y las aferencias desde los centros motivacionales del tronco cerebral y de los centros de control de las zonas prefrontales, que proporcionan información sobre los objetivos conductuales del momento. La CPFvm establece el contexto de evaluación de los estímulos positivos y negativos considerando los objetivos del momento y otros a largo plazo. Tendría, por tanto, un protagonismo especial en los procesos de *appraisal*. Por último, la ínsula representaría el mapa interoceptivo de las aferencias viscerosensoriales ascendentes desde el cuerpo que están implicadas en la experiencia afectiva negativa en general. Sin duda se trata de una movilización de áreas cerebrales compleja que queda distante de planteamientos simplistas de tipo evolucionista o psicofisiológico.

Respecto a las dimensiones o aspectos de valoración específicamente relevantes para comprender la emoción, aunque no hay un acuerdo general, se han especificado algunas variables que establecen diferenciaciones entre emociones y se han hecho algunas propuestas sobre el soporte cerebral de algunas (Sander, 2013). En la mayoría de las propuestas están presentes la *relevancia* y la *congruencia* de objetivo, que establecen las consecuencias de una circunstancia o situación para el logro de los objetivos; la *certeza* que señala el carácter reactivo de la emoción o su naturaleza preparatoria; la *agencia* que informa si el evento ha sido ocasionado por uno mismo, por otra persona o por circunstancias impersonales; y el *potencial de afrontamiento/control*, que informa sobre los recursos que se pueden utilizar, si es que se dispone de ellos, para hacer frente a la situación. De manera más restringida, también se han considerado la novedad, las expectativas, la intencionalidad, la compatibilidad de normas, etcétera.

Hasta el momento, el conocimiento del soporte neural de estas dimensiones es muy reducido. Además, las escasas propuestas publicadas son muy tentativas. Sin duda, el proceso de valoración es muy complejo: es recurrente y ejerce ajustes continuos sobre la información sensorial, contextual y motivacional. En la propuesta de Sander (2013), el procesamiento de la *novedad* se apoyaría en regiones temporales mediales, como el hipocampo y la amígdala, que proyectan la activación hacia la

corteza prefrontal orbital-lateral y la corteza temporoparietal. La *relevancia de objetivo*, la valoración que inicia la generación de una emoción, estaría mediada por la amígdala. La *congruencia* necesitaría un amplio soporte neural, pues establece si el evento facilita o dificulta el logro de los objetivos y compromisos personales. Posiblemente, se encuentra mediada por la corteza cingulada anterior (CCA) y la corteza prefrontal dorsolateral (CPFdl), que configuran un circuito que registra el progreso hacia el logro de un objetivo, detecta conflictos entre los objetivos y pone en funcionamiento estrategias de control adicionales para resolverlos. También la valoración sobre quién ocasiona el evento requiere un soporte neural complejo. La *atribución a un agente externo* se relacionaría con activación en la unión temporoparietal (UTP), precuneus, corteza prefrontal dorsomedial (CPFdm) y área motora suplementaria. La *autoatribución* se relacionaría con la activación de regiones motoras específicas y de la ínsula. Por último, la *compatibilidad con las normas y valores* —con los estándares morales— estaría mediada por la activación del lóbulo temporal superior anterior, y el acceso a la información sobre valores personales se relacionaría con la activación de la corteza prefrontal medial (CPFm), implicada en el procesamiento autorreflexivo, y el striatum dorsal, que media la integración de la información durante la selección de la acción. Como se describirá posteriormente, algunas de estas dimensiones (y áreas cerebrales) van a tener especial relevancia en la comprensión de la empatía y de las decisiones morales.

1.4 Regulación emocional

En apartados previos hemos enfatizado la naturaleza situacional y episódica de las emociones. Además, como acabamos de afirmar, cuando se consideran los procesos de valoración, debemos aceptar también el gran dinamismo con que acontecen estos. La cadena de acontecimientos Percepción → Valoración → Emoción, a la que se refería Magda Arnold, es muy rápida y las respuestas emocionales iniciales, de inmediato, forman parte también de los procesos de valoración. Como argumentó Richard Lazarus, la persona que experimenta una emoción no es un agente pasivo que se deja llevar por las circunstancias,

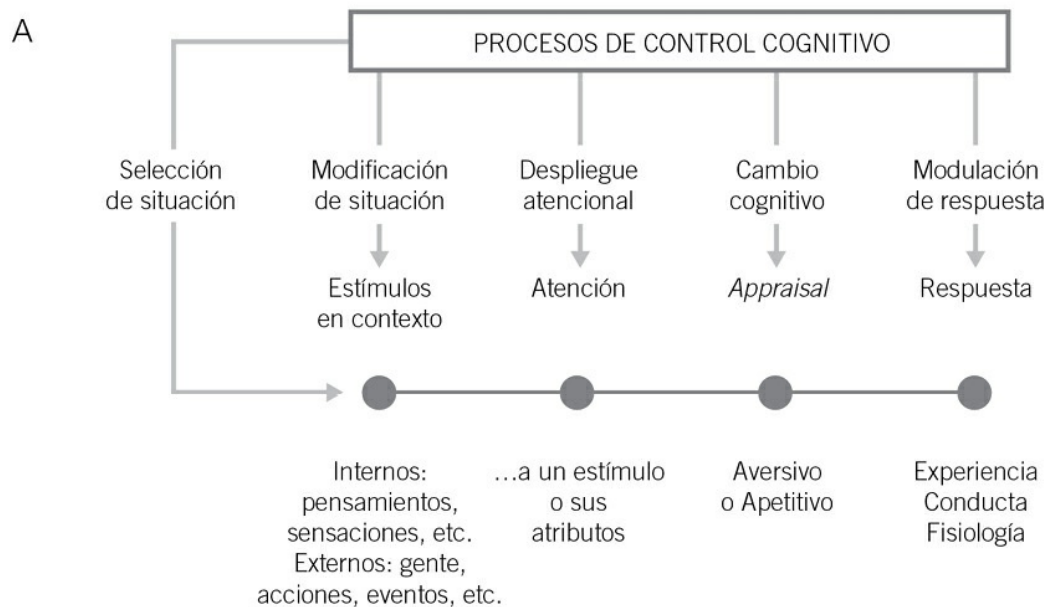
sino que más bien afronta lo que acontece de manera comprometida y activa. Por ello, de inmediato intenta regular sus respuestas emocionales. La generación de la emoción y su regulación están estrechamente relacionadas y, en situaciones cotidianas, es difícil diferenciarlas.

La regulación emocional puede definirse como un intento automático o deliberado de influenciar las emociones que acontecen, y cuándo o cómo conviene experimentarlas (Gross, 1988). Abarca cambios o ajustes en uno o más de los procesos o elementos que configuran la emoción: la situación que la provoca, la atención que se despliega en esa situación, la valoración, la experiencia subjetiva, la conducta, los cambios fisiológicos, etc. Su resultado puede ser un aumento o una disminución en la amplitud o duración de la respuesta emocional. Por otro lado, cuando la regulación se inicia de manera intencional y reflexiva, se requieren recursos atencionales y está conducida por objetivos explícitos. Sin embargo, cuando es automática, acontece de manera implícita y no consciente. Gran parte de las estrategias de regulación automáticas se aprenden en la infancia y persisten en una persona en modo de hábitos, normas sociales, objetivos hedónicos implícitos, etc. Por último, también se han diferenciado los objetivos inmediatos de regulación, en los que suele primar el deseo de experimentar emociones placenteras y la evitación de las molestas, y los de largo plazo, en los que es más determinante la utilidad de las emociones para alcanzar los compromisos personales.

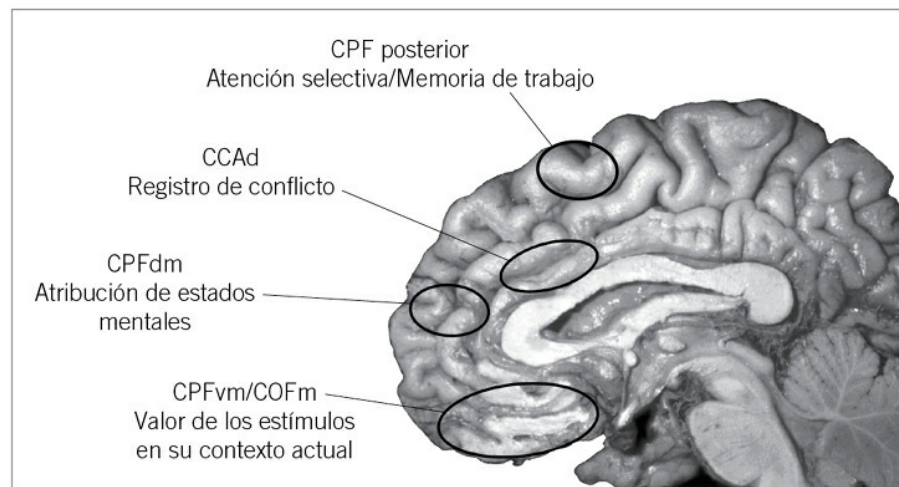
Las investigaciones de James J. Gross y de Kevin Ochsner sobre regulación emocional diferencian varias estrategias de regulación emocional intencional en el marco procesual descrito en el apartado previo (ver figuras 16.3 y 16.4A): selección y modificación de la situación, despliegue atencional, cambio cognitivo, y modulación de la respuesta. Las dos primeras cambian las entradas de la secuencia de generación de emoción y son difíciles de investigar neuralmente. La *selección de la situación* permite retirarse o evitar estímulos que generan emociones no deseadas y acercarse a los que provocan las que se desean. Rechaza la invitación para asistir a una fiesta porque va a asistir una persona con la que no queremos coincidir o presenciar un espectáculo divertido para pasarlo bien, son ejemplos en que se utiliza esta estrategia. La *modificación de la situación* puede utilizarse para cambiar lo

que acontece y alterar su impacto afectivo. En el ejemplo anterior de la fiesta, alguien podría abandonar la fiesta o salir de la habitación en la que se encuentra la persona con quien no se quiere coincidir. El *despliegue atencional* ejerce control sobre los estímulos que van a participar definitivamente en la generación de la emoción. Dentro de él, la *atención selectiva* dirige o retira la atención de los estímulos y sus atributos, y la *distracción* permite limitar la atención que se presta a estímulos externos centrándola internamente en la información de la memoria de trabajo. El *cambio cognitivo* envuelve alteraciones en el modo en que se valora la significación de un estímulo. Es una de las estrategias más complejas y se apoya en el lenguaje, la memoria, así como en la atención y en la selección de respuesta. Dentro de ella, el *reappraisal*, que ha sido la más investigada, ajusta el significado de un estímulo y su relevancia personal, con lo que se modifica la respuesta emocional inicial. Finalmente, las estrategias de *modulación de respuesta* se centran en los sistemas de conducta expresiva de la emoción. La más estudiada de ellas ha sido la *supresión expresiva*, que pretende inhibir cualquier manifestación facial del estado emocional de modo que nadie pueda conocer lo que se siente.

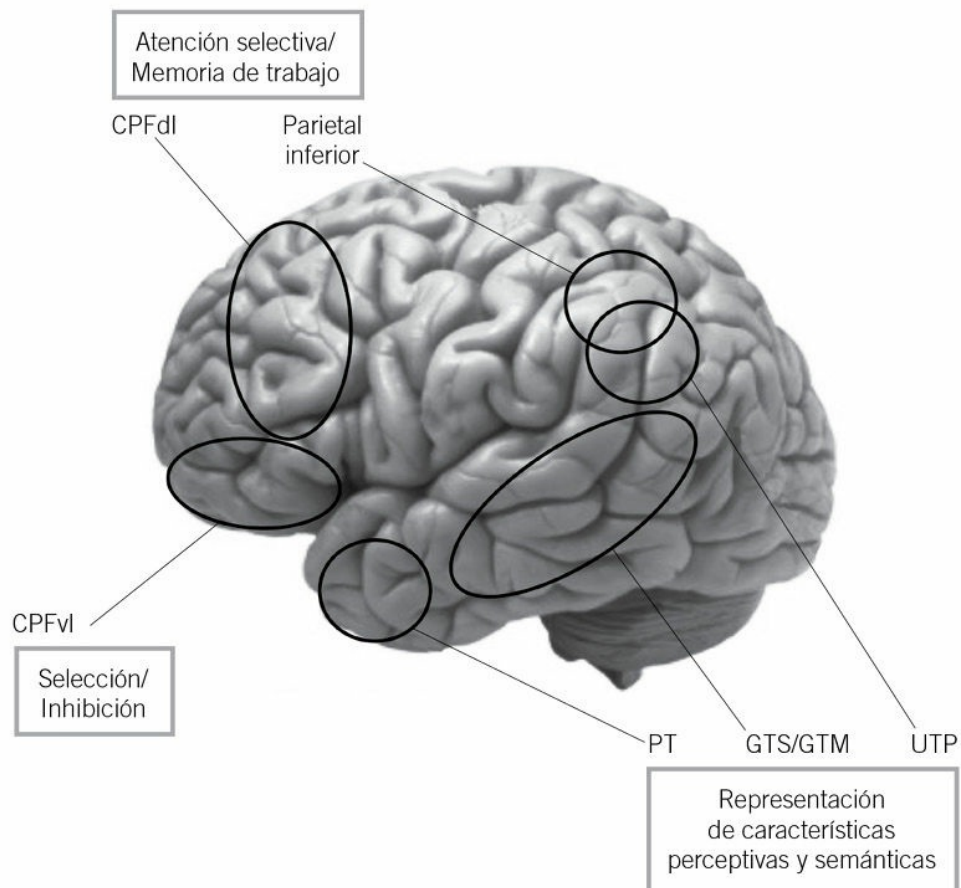
Figura 16.4 Modelo sobre el control cognitivo de la emoción propuesto por James J. Gross y Kevin Ochsner. A. Diagrama de las etapas de procesamiento implicadas en la generación de una emoción, con los procesos de control cognitivo (caja azul) que pueden usarse para regularlas. Los efectos de las distintas estrategias de regulación (flechas que descienden de la caja de procesos de control cognitivo) se relacionan con las etapas de generación de la emoción en que inciden. B y C. Sistemas neurales implicados en el uso de estrategias cognitivas, como el reappraisal, para regular la emoción y sistemas que tienen un papel de mediación en el *reappraisal*. CPF: corteza prefrontal; CCAd: corteza cingulada anterior dorsal; CPFdm: corteza prefrontal dorsomedial; CPFvm: corteza prefrontal ventromedial; COFm; corteza orbitofrontal medial; CPFdl: corteza prefrontal dorsolateral; CPFvl: corteza prefrontal ventrolateral; UTP: unión temporoparietal; GTS: giro temporal superior; GTM: giro temporal medio; PT: polo temporal. Adaptado de Ochsner, Silvers y Buhle (2012)



B



C



Las áreas cerebrales implicadas en todas estas estrategias de regulación aún no se conocen bien, pero las numerosas investigaciones realizadas sobre

el *reappraisal* han confirmado que la corteza prefrontal y la corteza cingulada apoyan los procesos de control que modulan la actividad de las áreas posteriores y subcorticales del cerebro implicadas en la generación de la emoción (Ochsner y cols., 2012; Silvers y cols., 2013). Específicamente el *reappraisal* está mediado por tres sistemas neurales (ver figura 16.4B): (1) la corteza prefrontal dorsolateral y posterior, junto con las regiones parietales inferiores implicadas en la atención selectiva y en la memoria de trabajo, que dirigen la atención hacia las características de los estímulos relevantes para el *reappraisal* y mantienen activos su objetivo y contenido; (2) las regiones dorsales de la CCA que realizan el seguimiento del modo en que el *reappraisal* cambia las respuestas emocionales en concordancia con lo que se pretende; (3) las regiones de la corteza prefrontal ventrolateral que seleccionan las respuestas adecuadas (e inhiben las inadecuadas) y la información de la memoria semántica que puede utilizarse para el nuevo *reappraisal*. Adicionalmente, en la medida en que se requiere interpretar o reinterpretar los estados emocionales como propios (o de otras personas) también pueden activarse las regiones prefrontales dorsomediales implicadas en la atribución de los estados mentales. Como consecuencia de la regulación y de la movilización compleja de todas estas áreas cerebrales se producen cambios en las cuatro regiones, descritas en el apartado previo, que median la generación de la emoción: la amígdala, el striatum ventral, la ínsula y la CPFvm.

Finalizamos esta primera parte enfatizando que la emoción es un fenómeno complejo que hoy día se tiende a explicar desde una perspectiva componencial y constructivista. Algunos de sus procesos están muy enraizados en la filogenia y otros, de carácter más cultural, están mediados por la experiencia y el aprendizaje. Los cambios expresivos, la interocepción, las valoraciones, la regulación son elementos fundamentales para su comprensión. Pero no se trata de componentes exclusivos de la emoción. Como veremos a continuación, también forman parte de la empatía y el pensamiento moral. Los datos aportados por las neurociencias están clarificando la relevancia de cada uno de estos componentes, tanto para comprender la emoción como para ampliar el conocimiento sobre la cognición social.

2. Cognición social

Los seres humanos maduramos en un entorno social que proporciona un significado específico de lo que acontece en él. Nuestros afectos y emociones surgen en este contexto cultural. Por otro lado, las emociones tienen un protagonismo especial en la regulación de la conducta social, especialmente las que, a veces, se han denominado emociones «morales». A continuación, nos ocupamos de la empatía y la comprensión/decisión moral para ilustrar el modo en que el procesamiento afectivo acompaña otros fenómenos psicológicos de gran relevancia para el comportamiento social y el sostenimiento de las instituciones sociales. La mayoría de los procesos psicológicos y áreas cerebrales que tienen relevancia en el procesamiento emocional, lo mantienen también en el ámbito interpersonal. La cognición social se apoya parcialmente en los procesos afectivos (Adolphs, 2003).

2.1 Empatía

En general, la empatía suele relacionarse con la capacidad para representar los estados mentales de otras personas así como de entender y compartir sus sentimientos. Actualmente, existe un amplio acuerdo (Decety, 2007) en que sus componentes principales son: (1) una respuesta afectiva hacia otra persona, la cual a menudo, aunque no siempre, conlleva compartir el estado emocional del otro; (2) una capacidad cognitiva para adoptar la perspectiva de la otra persona; y (3) mecanismos de regulación que modulan los estados internos (incluyendo la regulación emocional). Estos componentes estarían mediados por redes cerebrales parcialmente segregadas (Shamay-Tsoory, Aharon-Peretz y Perry, 2009), lo cual explicaría, por ejemplo, que el autismo se caracterice principalmente por alteraciones en la empatía cognitiva, manteniéndose una empatía emocional relativamente intacta, mientras que la psicopatía se asocia con un déficit selectivo en empatía emocional, sin que se aprecien dificultades en empatía cognitiva (Blair, 2005).

Las propuestas teóricas e investigaciones actuales sobre la empatía están especialmente influenciadas por el descubrimiento de las «neuronas espejo». Estas neuronas, originalmente detectadas en la corteza premotora ventral

(área F5) de los monos, responden tanto al ejecutar una determinada acción como durante la observación de otro individuo realizando una acción similar. En humanos, el sistema de las neuronas espejo está formado por una red cortical que incluye la porción rostral del lóbulo parietal inferior y la porción caudal (*pars opercularis*) del giro frontal inferior, así como por la región adyacente de la corteza premotora. Sobre la base de esta semejanza entre la activación cerebral de ambas condiciones, algunos autores han postulado la existencia de un *mecanismo de simulación* que mediaría nuestra capacidad para entender las acciones de los demás. Cuando se presencia la acción de otra persona, se activan en el observador los procesos neurales implicados en esa acción y esa «simulación de la acción» haría posible la comprensión de su comportamiento (Gallese, Keysers y Rizzolatti, 2004).

2.1.1 Empatía emocional

La empatía emocional permite compartir las emociones de otra persona. Los estudios de neuroimagen sugieren que puede estar mediada por un mecanismo de simulación semejante al propuesto para la comprensión de las acciones de otra persona.

Cuando se observa el estado emocional de alguien, se activan partes de la misma red neural que está implicada en la experiencia directa de esa emoción (Decety y Lamm, 2006; Hein y Singer, 2008). Las áreas cerebrales implicadas en el procesamiento del componente afectivo-motivacional del dolor, como la ínsula anterior o la CCA, se activan tanto en la experiencia propia del dolor como en la observación del dolor que experimenta otra persona, o cuando se ven partes del cuerpo expuestas a experiencias dolorosas (Hein y Singer, 2008). Además, la activación que se produce en estas regiones, al ver a alguien que sufre dolor, correlaciona con diferencias individuales en empatía. Recientemente, también se ha registrado actividad en las áreas cerebrales implicadas en el procesamiento del componente somatosensorial del dolor (puede consultarse el reciente metaanálisis de Lamm, Decety y Singer, 2011).

No obstante, la respuesta cerebral durante la observación del dolor experimentado por otras personas no es completamente automática, sino que

está modulada por factores como la intensidad del dolor percibido, las características del observador —por ejemplo, que se trate de profesionales médicos—, de la persona observada —por ejemplo, si el observador la percibe como una persona justa o injusta—, de la mayor o menor distracción *versus* focalización atencional en el dolor de la otra persona, o de la evaluación del contexto en el cual tiene lugar la experiencia de dolor —por ejemplo, si el dolor percibido en otro individuo es consecuencia de un tratamiento médico— (para una revisión, véase Hein y Singer, 2008).

Los mecanismos de simulación también parecen estar presentes durante la observación de expresiones faciales emocionales. La ínsula anterior y el opérculo frontal adyacente se activan tanto ante la observación de expresiones faciales de asco como ante la propia experiencia de asco (Wicker y cols., 2003; Jabbi, Swart y Keysers, 2007). Además, los pacientes con lesiones en estas regiones son incapaces de experimentar asco y de reconocer esta emoción en otras personas (Calder, Keane, Manes, Antoun y Young, 2000). También se han observado mecanismos de simulación en otras expresiones faciales emocionales. Carr y cols. (2003) demostraron que la observación y la imitación de expresiones emocionales de alegría, tristeza, enfado, sorpresa, asco y miedo, activan un conjunto de áreas muy semejantes —la corteza frontal inferior y la corteza temporal superior, así como la ínsula anterior y la amígdala—, aunque esta activación es mayor durante la imitación. Estos investigadores concluyen que los mecanismos cerebrales que median la empatía en humanos implican la comunicación, a través de la ínsula, entre las regiones implicadas en la representación de la acción (las cuales median la simulación de las expresiones faciales observadas en otros) y las áreas límbicas (que median la experiencia de la emoción observada).

Parece, por tanto, que algunas áreas cerebrales relevantes en el procesamiento emocional también se activan cuando se comparten los estados afectivos de otras personas. La activación de estas áreas al observar la emoción que siente otra persona, sin necesidad de que acontezcan eventos o experiencias personales específicas, sugiere que la empatía afectiva puede apoyarse en un mecanismo de simulación afectiva semejante al postulado para la comprensión de las acciones de otra persona.

2.1.2 Empatía cognitiva (Teoría de la Mente)

Una de las habilidades más importantes de la cognición social es la capacidad para representar los estados mentales de otras personas y predecir su conducta. Esta capacidad se conoce como «Teoría de la Mente» (a partir de aquí ToM, por la abreviatura del término inglés *Theory of Mind*). Los estudios que han investigado las bases neurales de la ToM han utilizado una amplia variedad de procedimientos (historietas, formas en movimiento, juegos interactivos) en los que siempre se requiere razonar sobre el estado mental de otra persona o interpretar sus intenciones. Los resultados de estas investigaciones señalan que las áreas cerebrales más importantes asociadas a la ToM son el surco temporal superior posterior (STSp), la UTP, el polo temporal (PT) y la CPFm (Adolphs, 2003; Frith y Frith, 2006; para un metaanálisis reciente ver Mar, 2011).

En apartados previos, al ocuparnos de la relevancia de la configuración facial para comprender la emoción (ver figura 16.1), comentamos que el giro fusiforme lateral y las regiones temporales anteriores están implicadas en el procesamiento de las propiedades estructurales, estáticas, de las caras, de la identidad facial y del reconocimiento de las personas (incluido su nombre), mientras que el STS y estructuras como la amígdala y la ínsula median el procesamiento de la información sobre características faciales dinámicas como la expresión, los movimientos de la boca y la dirección de la mirada (Haxby y cols., 2000). Desde una perspectiva más amplia, la expresión facial y la dirección de la mirada, junto con la postura y el movimiento corporal, son señales externas que pueden proporcionar información sobre los pensamientos e intenciones de otra persona. Son fuentes de información muy valiosa sobre los estados internos de los demás.

El STSp se activa durante la percepción de movimientos oculares, dirección de la mirada y movimientos en la boca de otra persona (Pelphrey y Morris, 2006). También se ha relacionado con la representación de las acciones dirigidas a una meta porque se activa tanto al ver directamente un movimiento corporal como durante la observación indirecta de los efectos de la acción. Su respuesta, por tanto, parece reflejar la relación entre un movimiento y su contexto (Saxe, 2006). Algunos autores han propuesto que

las limitaciones en el procesamiento de la mirada características del autismo son ocasionadas por alteraciones funcionales y estructurales en el STS (Zilbovicius y cols., 2006). Estos déficits no les impiden discriminar la dirección de la mirada de otras personas sino inferir los estados mentales y las intenciones sociales de alguien a partir de su mirada (Phelphrey y Morris, 2006).

La UTP ha sido específicamente asociada con la representación de los contenidos específicos de los estados mentales de otra persona (sus creencias). Saxe y Kanwisher (2003, citado en Saxe, 2006) encontraron una mayor actividad en esta región cuando se leen historias que describen las creencias de un determinado personaje en comparación con las que informan de su apariencia física. También se ha observado que su lesión altera la capacidad para realizar inferencias sobre las creencias de otras personas (Samson, Apperly, Chiavarino y Humphreys, 2004). Por otro lado, Lombardo, Chakrabarti, Bullmore, MRC AIMS Consortium y Baron-Cohen (2011) no encontraron la respuesta selectiva de la UTP en participantes adultos con un trastorno del espectro autista durante la realización de juicios sobre estados mentales (*versus* características físicas) acerca de uno mismo y otras personas.

La CPFm también mantiene una estrecha relación con la ToM (ver revisión de Carrington y Bailey, 2009). Se ha observado actividad en esta región cuando se requiere entender el estado mental de alguien, utilizando procedimientos muy variados (historias o viñetas en que se atribuyen estados mentales a los personajes, términos que denotan estados mentales, juegos interactivos que necesitan interpretar las intenciones de otra persona, etc.). Además, la actividad en el CPFm se ha asociado con la habilidad para formar representaciones de estados mentales con una estructura triádica, como ocurre en una situación de atención compartida (*joint attention*), en la que dos individuos atienden al mismo objeto (Williams, Waiter, Perra, Perrett y Whiten, 2005, citado en Saxe, 2006).

Finalizamos este apartado enfatizando que la empatía es un fenómeno complejo, como lo es la habilidad de entender los estados emocionales y pensamientos de otras personas. Por ello, los modelos teóricos contemporáneos han adoptado una aproximación multidimensional al

investigarla. En el marco de esa complejidad, se ha consolidado una diferenciación entre los procesos afectivos y cognitivos que la configuran. Aunque a menudo estén interrelacionados, un número creciente de estudios en Neurociencia cognitiva señalan que podrían estar mediados por redes cerebrales parcialmente segregadas. Específicamente, mientras la red que incluye la CPFm y el lóbulo temporal apoya la habilidad para entender los pensamientos, intenciones y creencias de otras personas, la capacidad para compartir la experiencia emocional de otros descansa principalmente en procesos de simulación implementados en una red neural que incluye el sistema de neuronas espejo y las áreas límbicas. En esas redes están incorporadas áreas que median la generación y regulación de la emoción, junto a otras más específicamente asociadas con el procesamiento de la alteridad.

2.2 Las decisiones morales

En el apartado previo hemos intentado ilustrar el modo en que algunos componentes de la empatía se apoyan en procesos y áreas cerebrales que hacen posible la emoción. La empatía se ha relacionado con el comportamiento altruista y prosocial, con la promoción de la conducta moral, y con la inhibición de la agresión y otras conductas antisociales. Gran parte de esas relaciones posiblemente se apoyan en ese procesamiento afectivo requerido por la empatía. El pensamiento moral también tiene un protagonismo importante en la explicación y justificación del comportamiento social. La moralidad se relaciona con los juicios y pensamientos que hacemos sobre la corrección o incorrección de nuestras acciones, las de los demás, así como de sus consecuencias. Como la empatía, se apoya en componentes y áreas cerebrales estrechamente relacionadas con el procesamiento afectivo. En la vida diaria, la mayoría de nosotros preferimos inhibir un comportamiento que nos proporciona un beneficio inmediato, si creemos que esa acción es moralmente incorrecta. En esos casos, es frecuente justificar nuestra conducta argumentando que, de hacerla, nos sentiríamos mal. La literatura científica también ha mostrado inequívocamente la relevancia del procesamiento afectivo, junto con los

procesos relacionados con la ToM, en el pensamiento y la toma de decisiones morales.

2.2.1 Mediación afectiva de las decisiones morales

El trabajo de Antonio Damasio probablemente sintetiza, todavía hoy, la evidencia clínica más relevante sobre la estrecha dependencia del razonamiento moral respecto del procesamiento afectivo. Junto con sus colaboradores (Damasio, 1994) analizó dos tipos de pacientes, ambos con lesiones en la CPFvm. Algunos habían sufrido la lesión durante su edad adulta y, aunque se mostraban perfectamente normales en otros dominios cognitivos, eran incapaces de tomar decisiones de modo efectivo y adaptativo. Esta dificultad entorpecía de manera importante su vida cotidiana. Aunque tenían conocimiento de lo que socialmente se considera correcto o inadecuado, sus decisiones no se correspondían con esa información abstracta sobre las normas de su grupo de referencia. El segundo tipo de pacientes estudiados sufría lesiones congénitas o tempranas y, además de mostrar también dificultades en la toma de decisiones, tenían un desconocimiento flagrante de las normas sociales, así como de la diferencia entre esas normas y los principios morales. No solo se perjudicaban ellos mismos con elecciones imprudentes, sino que actuaban con frecuencia ocasionando daño a otras personas. Además, no eran capaces de describir y asignar significado moral a sus improcedentes comportamientos. Estas observaciones fueron utilizadas para ir configurando la llamada «hipótesis del marcador somático». De acuerdo con ella, las elecciones adaptativas están conducidas por la señal afectiva que genera la anticipación de los resultados de una acción. Además, establece que la CPFvm media la utilización de esa información afectiva. Los pacientes con lesiones en esta área, al no disponer de esas señales, persisten en sus elecciones y comportamientos inadecuados. Si la lesión es muy temprana, surgirán importantes dificultades para la adquisición del conocimiento relevante para la interiorización de las normas morales. Más adelante comprobaremos que las investigaciones actuales continúan asignando una especial relevancia a la CPFvm en el pensamiento moral.

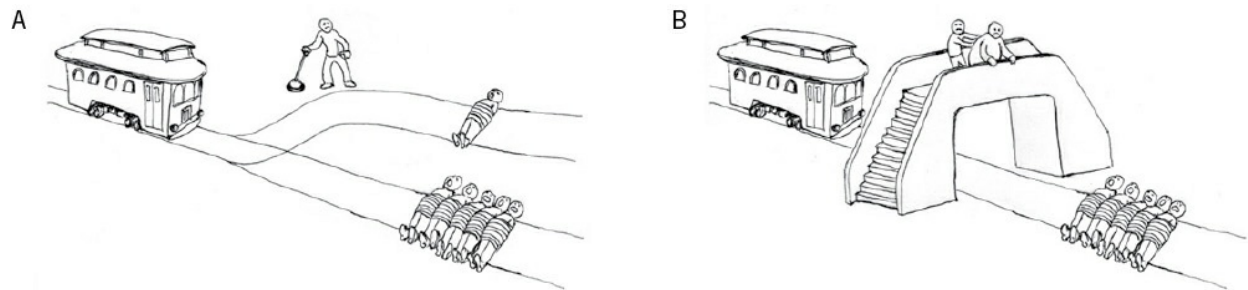
Las investigaciones de Greene y colaboradores parecen confirmar de

manera definitiva que el procesamiento emocional es un requisito importante de los juicios morales. En uno de sus experimentos más citados, Greene, Sommerville, Nystrom, Darley y Cohen (2001), observaron los patrones de activación cerebral ante el conocido dilema del tranvía (*Trolley Problem*). Los participantes evaluaban la corrección moral de dos acciones insertas en dos escenarios diferentes. En el primer escenario —que denominaremos impersonal—, un tranvía descontrolado corre por una vía en la que hay cinco personas inmovilizadas. Por suerte, hay una manivela que puede usarse para desviar el tranvía, dirigiéndolo hacia otra vía paralela en la que yace una persona, también inmovilizada. Al participante se le pregunta si es moralmente correcto empujar la manivela, desviando el tranvía de la vía donde yacen las cinco personas y atropellando a la persona que está amarrada a la otra vía. En el segundo escenario —que denominaremos personal—, el participante debe imaginar que se encuentra en lo alto de un puente. También hay cinco personas inmovilizadas en una vía y un tranvía que avanza descontrolado hacia ellas. Junto al participante, en el puente, se encuentra otra persona. El participante debe decidir si es moralmente correcto empujar a esa persona, causando su muerte, con la finalidad de impedir que el tranvía atropelle a las cinco personas inmovilizadas en la vía (véase figura 16.5). Los resultados indicaron que al evaluar la condición de tipo personal se activan de modo significativo la CPFvm y STS, además de la CCA. Esa activación no se produce cuando los participantes evalúan dilemas impersonales —situaciones en las que un agente puede evitar que otras personas resulten dañadas sin infligir daño físico directo; es decir, accionando la manivela y desviando el tranvía—.

Estos resultados y otros obtenidos en investigaciones posteriores se han interpretado diferenciando entre decisiones conducidas por un procesamiento afectivo y las que estarían guiadas por información más cognitiva. En el escenario personal, el participante debe decidir entre ocasionar un daño directo a una persona, ocasionándole la muerte, o dejar que el tranvía atropelle y mate a cinco personas. Para la mayoría de los participantes la anticipación de ese escenario les provoca una reacción emocional muy molesta e intensa. Ese procesamiento afectivo es recogido por la CPFvm y se utiliza para establecer el juicio moral. Puede esperarse, por tanto, que su

activación correlacione positivamente con la censura moral asignada a daños intencionados (Young y Saxe, 2009) o que los pacientes con lesiones en esta área, que no disponen por ello de información afectiva adecuada, consideren más permisibles las acciones que ocasionan intencionadamente un daño. La ausencia de esa información emocional les impide considerarlas tan reprobables. Cuando el escenario es impersonal, el daño no es ocasionado de modo directo y la reacción emocional es menos determinante en el juicio moral. Algunos investigadores han sugerido que en este caso se realiza un procesamiento más abstracto y consciente, cuyo objetivo sería salvar a la mayor cantidad de personas posible y que podría estar mediado por otras zonas como la CPFdl. Esta área está más implicada en el control cognitivo y en la solución de problemas, y se activa diferencialmente cuando se emiten respuestas utilitaristas (Young y Koenig, 2007). Queda por clarificar el protagonismo de la CPFvm en la codificación de la información sobre estados mentales. Young y Dungan (2012) no sugieren que tenga un papel directo importante, aunque sí parece apoyar las respuestas emocionales que pueden producirse como consecuencia de su procesamiento.

Figura 16.5 Ilustración del *Trolley Problem*. En el primer escenario (A) el participante debe enjuiciar la moralidad de «empujar una manivela». En el segundo (B) debe considerar la moralidad de «empujar a la persona»



Fuente: Advocatus Atheist <http://advocatusatheist.blogspot.com.es/2011/10/trolley-problem-thought.html>.

2.2.2. Decisiones morales y Teoría de la Mente

Por otro lado, existen numerosas evidencias de que los juicios morales dependen de la información disponible sobre las creencias e intenciones de quien realiza la acción, y que las zonas cerebrales que apoyan la ToM también se activan cuando evaluamos moralmente una acción. Parece que la plena madurez moral implica la interacción de regiones cerebrales responsables del procesamiento emocional y de otras regiones que sustentan la capacidad para representar la mente de otras personas. En diversas investigaciones se ha observado que la UTP derecha está implicada en la representación de los estados mentales que median el juicio moral. Young y Saxe (2009) comprobaron que los participantes con más actividad en la UTP derecha eran más condescendientes en sus juicios morales sobre acciones que ocasionaban un daño accidental. Asignaban más peso a las intenciones inocentes del agente que al daño ocasionado por la acción. Sin embargo, los participantes con una actividad baja en esta zona censuraban más esas acciones. En este caso, probablemente, la ausencia de información sobre las intenciones de los agentes hacía que pesasen más las consecuencias negativas de la acción en el juicio moral.

El uso de Estimulación Magnética Transcraneal (TMS) para producir una

«lesión virtual» transitoria en esta zona ha proporcionado información convergente sobre su relevancia para los juicios morales. Young, Camprodon, Hauser, Pascual-Leone y Saxe (2010) encontraron que la estimulación de la UTP derecha, al realizar el juicio moral, reduce la confianza de los participantes en la información sobre el estado mental del agente por lo que apoyan más su decisión en el daño ocasionado por la acción. La interrupción de la actividad de la UTP derecha lleva, por ejemplo, a que los participantes emitan juicios moralmente más condescendientes sobre los intentos fallidos de ocasionar daño. Cuando se entorpece el procesamiento de los estados mentales, parece asignarse más relevancia moral a los resultados neutros de la acción que a la intención de hacer daño del agente.

Finalizamos este apartado subrayando que las decisiones morales no tienen el carácter tan racional y frío que con frecuencia se les atribuye. Son resultado de un complejo entramado de procesos psicológicos y de activación de áreas cerebrales que contribuyen también en el procesamiento afectivo y en las valoraciones y atribuciones relacionadas con él. Las investigaciones de hace una década intentaron ubicar la moralidad en alguna estructura o red cerebral específica. Sin embargo, los estudios más recientes sugieren que el pensamiento y los juicios morales se apoyan en áreas cerebrales que se movilizan también para apoyar otros procesos psicológicos. Aunque los estudios iniciales (Moll, Eslinger y De Oliveira-Souza, 2001) sugerían la posibilidad de que algunas regiones cerebrales se hayan especializado en el procesamiento de información social de tipo moral, difícilmente puede sostenerse que su activación no esté mediada por el procesamiento emocional o por el procesamiento de los estados mentales de los agentes (Young y Dungan, 2012).

3. Recapitulación

A lo largo de la exposición hemos revisado parte de la evidencia científica sobre el estudio psicológico de la emoción y sus temáticas recurrentes, y las hemos acercado a la literatura neurocientífica. Los datos de neuroimagen y la

información que proporciona el comportamiento de pacientes con lesiones cerebrales nos han proporcionado una visión actualizada sobre algunas de las polémicas persistentes en el estudio de la emoción. Además, desde ellos hemos intentado describir el complejo entramado de estructuras, áreas y redes cerebrales que están mediando los componentes y procesos que están presentes en la emoción, la cadena de acontecimientos que la genera y su regulación.

Por otro lado, hemos enfatizado la utilidad social de la emoción y de sus procesos componentes. Esto nos ha llevado a profundizar parcialmente en la literatura de la Neurociencia cognitiva social. La empatía y las decisiones morales están impregnadas de procesamiento afectivo. Los datos de las neurociencias subrayan un importante solapamiento entre las áreas cerebrales que soportan la emoción y las que explican la cognición social. Cabe anticipar que el reconocimiento de este hecho va a enriquecer y ampliar algunas visiones restringidas que se han descrito sobre estos complejos fenómenos. Esta reconsideración requiere reconocer el profundo enraizamiento de la emoción y la cognición social en la filogenia y, al mismo tiempo, incorporar definitivamente en el marco procesual de la Psicología la realidad social del ser humano que construyendo cultura es capaz de flexibilizar los condicionantes filogenéticos.

Lecturas recomendadas

- Barrett, L. F. y Russell, J. A. (eds.) (2014). *The Psychological construction of emotion*. Nueva York: Guilford Press.
- Greene, J. (2013). *Moral tribes. Emotion, reason, and the gap between us and them*. Nueva York: Penguin Press.
- Gross, J. (ed.) (2014). *The Handbook of Emotion Regulation, 2nd Edition*. Nueva York: Guilford Press.
- Harmon-Jones, E. y Winkielman, P. (eds.) (2007). *Social Neuroscience. Integrating biological and psychological explanations of social behavior*. Nueva York: Guilford Press.
- Pessoa, L. (2013). *The Cognitive-Emotional Brain: From interactions to integration*. Cambridge: MIT Press.

Referencias bibliográficas

- Adolphs, R. (2003). Cognitive neuroscience of human social behaviour. *Nature Reviews Neuroscience*, 3, 165-178.
- Atkinson, A. P. y Adolphs, R. (2011). The neuropsychology of face perception: beyond simple dissociations and functional selectivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Series B*, 366, 1726-1738.
- Blair, R. J. (2005). Responding to the emotions of others: Dissociating forms of empathy through the study of typical and psychiatric populations. *Consciousness and cognition*, 14, 698-718.
- Bruce, V. y Young, A. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305-327.
- Calder, A. J., Keane, J., Manes, F., Antoun, N. y Young, A. W. (2000). Impaired recognition and experience of disgust following brain injury. *Nature Neuroscience*, 3, 1077-1078.
- Carr, L., Iacobini, L., Dubeau, M.-C., Mazziotta, J. C. y Lenzi, G. L. (2003). Neural mechanisms of empathy in humans: A relay from neural systems for imitation to limbic areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 5497-5502.
- Carrington, S. J. y Bailey, A. J. (2009). Are there theory of mind regions in the brain? A review of the neuroimaging literature. *Human Brain Mapping*, 30, 2313-2335.
- Colby, C. Z., Lanzetta, J. T. y Cleck, R. E. (1977). Effects of the expressions of pain on autonomic and pain tolerance responses to subject controlled pain. *Psychophysiology*, 14, 537-540.
- Craig, A. D. (2009). How do you feel - now? The anterior insula and human awareness. *Nature Review Neuroscience*, 10, 59-70.
- Critchley, H. D., Weins, S., Rotshtein, P., Öhman, A. y Dolan, R. J. (2004). Neural systems supporting interoceptive awareness. *Nature Neuroscience*, 7, 189-195.
- Damasio, A. (1994). *Descartes' error: Emotion, reason and the human brain*. Nueva York: Putnam's Sons [ed. cast.: *El error de Descartes. La emoción, la razón y el cerebro humano*. Barcelona: Ediciones Crítica, 2004].
- Decety, J. (2007). A social cognitive neuroscience model of human empathy. En E. Harmon-Jones y P. Winkielman (eds.) *Social Neuroscience. Integrating biological and psychological explanations of social behavior*. Nueva York: The Guilford Press.
- y Lamm, C. (2006). Human empathy through the lens of social neuroscience. *Scientific World Journal*, 6, 1146-1163.
- Ekman, P. y Cordaro, D. (2011). What is meant by calling emotions basic. *Emotion Review*, 3, 364-370.
- Frith, C. D. y Frith, U. (2006). The neural basis of mentalizing. *Neuron*, 50, 531-534.
- Fusar-Poli, P., Placentino, A., Carletti, F., Landi, P., Allen, P., Surguladze, S., Benedetti, F. y cols. (2009). Functional atlas of emotional faces processing; a voxel-based meta-analysis of 105 functional magnetic resonance imaging studies. *Journal of Psychiatry Neuroscience*, 34, 418-432.
- Gallese, V., Keysers, C. y Rizzolatti, G. (2004). A unifying view of the basis of social cognition. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 396-403.
- Greene, J., Sommerville, R. B., Nystrom, L. E., Darley, J. M. y Cohen, J. D. (2001). An fMRI investigation of emotional engagement in moral judgment. *Science*, 293, 2105-2108.
- Gross, J. J. (1998). The emerging field of emotion regulation: An integrative review. *Review of General Psychological*, 2, 271-299.
- Hantas, M., Katkin, E. S. y Blascovich, J. (1982). Relationship between heartbeat discrimination and subjective experience of affective state. *Psychophysiology*, 19, 563.
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A. y Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Science*, 4, 223-233.
- Hein, G. y Singer, T. (2008). I feel how you feel but not always: The empathic brain and its modulation. *Current Opinion in Neurobiology*, 18, 153-158.

- Jabbi, M., Swart, M. y Keysers, C. (2007). Empathy for positive and negative emotions in the gustatory cortex. *NeuroImage*, 34, 1744-1753.
- Katkin, E. S., Wiens, S. y Öhman, A. (2001) Nonconscious fear conditioning, visceral perception, and the development of gut feelings. *Psychological Science*, 12, 366-271.
- Larsen, R. J., Kasimatis, M. y Frey, K. (1992). Facilitating the furrowed brow: An unobtrusive test of the facial feedback hypothesis applied to unpleasant affect. *Cognition and Emotion*, 6, 321-338.
- Lamm, C., Decety, J. y Singer, T. (2011). Meta-analytic evidence for common and distinct neural networks associated with directly experienced pain and empathy for pain. *NeuroImage*, 54, 2492-2502.
- Lazarus, R. S. (1991). *Emotion and adaptation*. Nueva York: Oxford University Press.
- Lench, H. C., Flores, S. A. y Bench, S. W. (2011). Discrete emotions predict changes in cognition, judgment, experience, behavior, and physiology: A meta-analysis of experimental emotion elicitations. *Psychological Bulletin*, 137, 834-855.
- Leppänen, J. M. y Nelson, C. A. (2009). Tuning the developing brain to social signals of emotions. *Nature Reviews Neuroscience*, 10, 37-47.
- Levenson, R. W. (2003). Autonomic specificity and emotion. En R. J. Davidson, K. R. Scherer y H. H. Goldsmith (eds.), *Handbook of affective sciences*. Nueva York: Oxford University Press.
- Lindquist, K. A., Siegel, E. H., Quigley, K. S. y Barret, L. F. (2013). The hundred-year emotion war: Are emotions natural kinds or psychological constructions? Comment to Lench, Flores, and Bench (2011). *Psychological Bulletin*, 139, 255-263.
- Lombardo, M. V., Chakrabarti, B., Bullmore, E. T., MRC AIMS Consortium y Baron-Cohen, S. (2011). Specialization of right temporo-parietal junction for mentalizing and its relation to social impairments in autism. *Neuroimage*, 56, 1832-1838.
- Mandler, G. (1984). *Mind and body: Psychology of emotion and stress*. Nueva York: Norton.
- Mar, R. A. (2011). The neural bases of social cognition and story comprehension. *Annual Review of Psychology*, 62, 103-134.
- Moll, J., Eslinger, P. J. y de Oliveira-Souza, R. (2001). Frontopolar and anterior temporal cortex activation in a moral judgment task: Preliminary functional MRI results in normal subjects. *Arquivos de Neuro-psiquiatria*, 59(3-B), 657-664.
- Ochsner, K. N., Silvers, J. A. y Buhle, J. T. (2012). Functional imaging studies of emotion regulation: A synthetic review and evolving model of the cognitive control of emotion. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1251, E1-E24.
- Öhman, A. (1999). Distinguishing unconscious from conscious emotional processes: methodological considerations and theoretical implications. En T. Dagleish y M. Power (eds). *Handbook of Cognition and Emotion*. Chichester: Wiley.
- Pelphrey, K. A., y Morris, J. P. (2006). Brain mechanisms for interpreting the actions of others from biological-motion cues. *Current Directions in Psychological Science*, 15, 136-140.
- Pollatos, O., Kirsch, W. y Schandry, R. (2005). On the relationship between interoceptive awareness, emotional experience, and brain processes. *Cognitive Brain Research*, 25, 948-962.
- Russell, J. A. (2003). Core affect and the psychological construction of emotion. *Psychological Review*, 110, 145-172.
- Samson, D., Apperly, I. A., Chiavarino, C. y Humphreys, G. W. (2004). Left temporoparietal junction is necessary for representing someone else's belief. *Nature Neuroscience*, 7, 499-500.
- Sander, D. (2013). Models of emotion: The affective neuroscience approach. En J. Armony y P. Vuilleumier (eds.), *The Cambridge handbook of human affective neuroscience*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Saxe, R. (2006). Uniquely human social cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 16, 235-239.
- Scherer, K. R. (2005). What are emotions? And how can they be measured? *Social Science*

Information, 44, 695-729.

- Shamay-Tsoory, S. G., Aharon-Peretz, J. y Perry, D. (2009). Two systems for empathy: A double dissociation between emotional and cognitive empathy in inferior frontal gyrus versus ventromedial prefrontal lesions. *Brain*, 132, 617-627.
- Silvers, J. A., Buhle, J. T. y Ochsner, K. N. (2013). The neuroscience of emotion regulation: Basic mechanisms and their role in development, aging and psychopathology. En K. Ochsner y S. M. Kosslyn (eds.), *The Handbook of Cognitive Neuroscience*, Vol. I. Nueva York, N. Y.: Oxford University Press.
- Straack, F., Martin, L. L. y Stepper, S. (1988). Inhibiting and facilitating conditions of the human smile: A nonobstrusive test of facial feedback hypothesis. *Journal of Personality and Social Psychology*, 54, 768-777.
- Wicker, B., Keysers, C., Plailly, J., Royet, J. P., Gallese, V. y Rizzolatti, G. (2003). Both of us disgusted in my insula: The common neural basis of seeing and feeling disgust. *Neuron*, 40, 655-664.
- Wiens, S., Mezzacappa, E. S. y Katkin, E. S. (2000). Heartbeat detection and the experience of emotions. *Cognition and Emotion*, 14, 417-427.
- Young, L., Camprodon, J., Hauser, M., Pascual-Leone, A. y Saxe, R. (2010). Disruption of the right temporo-parietal junction with transcranial magnetic stimulation reduces the role of beliefs in moral judgment. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 107, 6753-6758.
- y Dungan, J. (2012). Where in the brain is morality? Everywhere and maybe Nowhere. *Social Neuroscience*, 7, 1-10.
- y Koenings, M. (2007). Investigating emotion in moral cognition: a review of evidence from functional neuroimaging and neuropsychology. *British Medical Bulletin*, 84, 69-79.
- y Saxe, R. (2009). An fMRI investigation of spontaneous mental state inference for moral judgment. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 1396-1405.
- Zilbovicius, M., Meresse, I., Chabane, N., Brunelle, F., Samson, Y. y Boddaert, N. (2006). Autism, the superior temporal sulcus and social perception. *Trends in Neurosciences*, 29, 359-366.

17. Neurociencia cognitiva del desarrollo

Charo Rueda, Silvia Defior, Pedro M. Paz-Alonso y
Marisa Arnedo

1. Introducción

Los cambios cognitivos y cerebrales que tienen lugar en un individuo desde su nacimiento hasta la madurez son realmente fascinantes. Desde antes de nacer, cada individuo evoluciona de un modo idiosincrásico, lo que le convierte en una persona particular y diferente a las demás. Sin embargo, resulta evidente que los distintos individuos de una misma especie comparten patrones madurativos similares a lo largo de la vida. En la especie humana, por ejemplo, los niños comienzan a andar alrededor del primer año de vida, o empiezan a hacer uso del lenguaje hablado alrededor del segundo año de vida. La existencia de pautas evolutivas comunes a todos los miembros de una especie pone de manifiesto que el desarrollo es un proceso *organizado*. Numerosos investigadores en el campo de estudio de la Psicología del desarrollo han intentado establecer precisamente cómo se produce este desarrollo en la especie humana. Dentro de este interés, la Neurociencia Cognitiva del Desarrollo (NCD) tiene como principal objetivo establecer la relación entre procesos de desarrollo que se producen a nivel comportamental y cognitivo, y la maduración del cerebro. En este sentido, la NCD plantea examinar la función cerebral como una variable de gran riqueza informativa en el esfuerzo por comprender el proceso organizado de desarrollo al que los individuos están sujetos desde su concepción.

De acuerdo con Mark Johnson, uno de los autores más sobresalientes en este campo de estudio, la NCD surge en el interfaz de dos cuestiones fundamentales para el ser humano. Por un lado, la de comprender cómo el

desarrollo del cerebro se relaciona con el de los procesos mentales propios del ser humano. Por otro lado, la de establecer cuáles son los determinantes del desarrollo organizado del cerebro (Johnson, 2005). En estrecha conexión con estos objetivos, una cuestión clave es qué nos hace convertirnos en la persona que somos, y el individuo adulto en que nos convertimos, ¿viene predestinado por la información contenida en los genes? o, por el contrario, ¿es el resultado de las circunstancias en las que el desarrollo se produce y de las experiencias acumuladas a lo largo de la vida? La respuesta a esta cuestión ha sido objeto de intenso debate en el ámbito de la Psicología del desarrollo.

1.1 El debate *Natura vs. Nurtura* en las teorías del desarrollo

El desarrollo de un sistema complejo, como el sistema cognitivo, puede abordarse tomando el curso de la evolución de la especie como marco de referencia (desarrollo filogenético) o tomando el curso de vida de un individuo como marco de referencia (desarrollo ontogenético). Según la teoría evolucionista de Darwin, el proceso de evolución filogenética tiene como resultado la selección de una serie de rasgos que promueven la adecuada adaptación del individuo a su medio. Esos rasgos están codificados en los genes que se transmiten de generación en generación. El medio ambiente es, por tanto, relevante en el proceso de desarrollo filogenético. Sin embargo, una vez que los genes de un individuo particular son seleccionados en su concepción, el grado en que la experiencia influye sobre el proceso de desarrollo ontogenético es una cuestión ampliamente debatida y que ha suscitado respuestas de distinta índole a lo largo de la historia de la Psicología del desarrollo.

Durante el siglo XVII convivieron las posturas extremas de los llamados *vitalistas*, que consideraban que el desarrollo ontogenético venía determinado por fuerzas vitales, con la de los *preformacionistas* que consideraban que un ser humano completo está contenido en cada óvulo o espermatozoide. Estos últimos defendían que el desarrollo se produce de un modo directo entre ese estado primario y el estado final de maduración del individuo. En el siglo XIX, Francis Galton acuñó el término *Natura vs. Nurtura* para este debate y abogó

por una postura naturista, argumentando que «los genios nacen y no se hacen». En el extremo naturista del debate, el desarrollo ontogenético es subsidiario del filogenético, ya que, una vez que determinados genes han sido seleccionados por la evolución, el desarrollo ontogenético es solamente el proceso de ejecución de la información codificada en esos genes.

En buena parte del siglo xx la balanza pasó al extremo ambientalista, un cambio promovido por la teoría freudiana, que enfatizaba el papel de las experiencias de la infancia en el desarrollo de la persona. Estas ideas fueron coetáneas con las del psicólogo ruso Lev Vygotsky, quien consideraba que el desarrollo de los procesos psicológicos superiores de los individuos tiene su origen en el desarrollo cultural y no en el biológico. Vygotsky creía que el desarrollo implica la internalización de actividades que se llevan a cabo en interacción con otros individuos. La adquisición del lenguaje representa el aprendizaje de la herramienta más notable, que a su vez conforma el desarrollo de otras habilidades cognitivas. La postura más extrema, sin embargo, vino de la mano de los psicólogos de la corriente conductista quienes, como John Watson, consideraban que todo comportamiento es aprendido. Watson llegó a argumentar que un niño sano es como un sistema en blanco que puede ser entrenado para convertirse en cualquier tipo de especialista (doctor, abogado, artista, o también un mendigo o un ladrón) en función de las experiencias a las que sea sometido.

No obstante, la postura más comúnmente aceptada en la actualidad es la que considera que el proceso de desarrollo se configura de acuerdo a la interacción entre factores genéticos y ambientales, una interacción compleja y no necesariamente estable a lo largo de la evolución. Este es el enfoque constructivista del desarrollo que fue promulgado por Jean Piaget. Para Piaget, el desarrollo cognitivo es un caso especial del crecimiento biológico que consiste en un proceso de construcción de esquemas de conocimiento que el niño realiza en interacción con el mundo exterior, con objeto de adaptarse al medio en que vive. Estos esquemas se coordinan entre sí para formar estructuras de conocimiento de nivel superior, dando lugar así a nuevas organizaciones, a medida que se va pasando de unos estadios evolutivos a otros más avanzados (ver cuadro 17.1). La postura interaccionista es también la predominante en la aproximación de la NCD. Sin duda, considerar

simultáneamente el desarrollo del cerebro y el desarrollo cognitivo ayudará a desentrañar el modo en que genes y experiencia interactúan en el proceso de construcción del ser humano.

Cuadro 17.1 Etapas del desarrollo cognitivo según Jean Piaget

JEAN PIAGET
(1896-1980)

Dedicó la mayor parte de su trabajo científico al estudio de cómo se modifican las estructuras cognitivas a lo largo del desarrollo, proporcionando una de las más comprensivas teorías del desarrollo del ser humano. Distingue 4 grandes etapas evolutivas, consideradas como una secuencia universal de desarrollo, noción que ha sido revisada por la investigación posterior.

Periodo	Edad	Características cognitivas propias del periodo
Periodo sensoriomotor	0 -2 años	Importancia de la acción y desarrollo de esquemas motores. Permanencia del objeto y aparición de la conducta intencional.
Periodo preoperatorio	2 - 7 años	Aparición de la actividad simbólica, principalmente el lenguaje. Representación interna de los esquemas sensoriomotores.
Periodo de las operaciones concretas	7 - 11 años	Aparición de la lógica, la reversibilidad y la conservación. Estructuras lógicas aplicadas a objetos concretos y sus relaciones.
Periodo de las operaciones formales	11-12 años en adelante	Aparece la capacidad de abstracción y el pensamiento hipotético-deductivo.

1.2 La contribución de la Neurociencia cognitiva a la Psicología del desarrollo

No cabe duda de que el cerebro es el órgano de la cognición. Como tal, la integración de los conocimientos existentes sobre procesos biológicos y cognitivos solamente puede beneficiar al esfuerzo por comprender los procesos de cambio que se dan a lo largo del desarrollo. Algunos autores han abogado por la independencia entre teorías en el orden de lo cognitivo y las consideraciones sobre sus bases neurales (Morton y cols., 1984), argumentando en ocasiones que los procesos neurales son irrelevantes o, en todo caso, excesivamente complejos para ayudar en algún modo a la comprensión del funcionamiento cognitivo. Sin embargo, en los últimos años se ha progresado enormemente en la comprensión del desarrollo, en parte debido al espectacular avance de los métodos y técnicas de neuroimagen. En la actualidad resulta difícil investigar procesos cognitivos de desarrollo sin

conocer la estructura y el funcionamiento de los circuitos neuroanatómicos que los sustentan.

Silvia Bunge (2008) propone cuatro razones por las que el estudio del desarrollo cognitivo puede beneficiarse de los métodos de las neurociencias. A saber, los métodos de las neurociencias: 1) proporcionan un conocimiento más profundo de los mecanismos de maduración que el estudio exclusivo del comportamiento; 2) pueden revelar cambios en la función cerebral que no sean observables en el comportamiento; 3) proporcionan información sobre múltiples niveles del procesamiento cognitivo y pueden ayudar a entender qué procesos son los que cambian con la edad; y, finalmente, 4) el conocimiento sobre la función de determinadas estructuras cerebrales puede ayudar a interpretar los cambios en el funcionamiento cerebral y en el comportamiento que se producen con la edad. La NCD se convierte, por tanto, en una aproximación muy valiosa para profundizar en los porqués del desarrollo y para informar sobre las trayectorias evolutivas y sus desviaciones. No obstante, el estudio de los procesos cerebrales por sí solo no puede proporcionar una teoría integral de las causas del desarrollo. Una teoría integradora del desarrollo necesita cruzar los límites entre disciplinas e integrar las influencias sociales, emocionales y culturales con las biológicas, sensoriales y neurológicas.

1.3 La contribución de la Psicología del desarrollo a la Neurociencia cognitiva

La Psicología del desarrollo ha contribuido al estudio de la forma en que se instauran los cimientos de la cognición en los diferentes dominios del pensamiento humano a través de numerosas investigaciones experimentales. Muchos de los paradigmas experimentales, tradicionalmente utilizados en investigaciones en el ámbito de la Psicología del desarrollo, son actualmente usados en estudios de neuroimagen. Estos métodos permiten estudiar la función cerebral en distintos niveles de maduración, una estrategia que puede utilizarse para examinar el modo en que diferentes sistemas cognitivos emergen y se integran a lo largo del desarrollo. De este modo, se puede estudiar de forma independiente la aportación de diferentes niveles

madurativos en el desarrollo de una función particular, como por ejemplo el lenguaje, la memoria, la atención, entre otros.

2. Mecanismos de desarrollo cerebral

El desarrollo del cerebro humano es uno de los procesos más fascinantes de la naturaleza. Como hemos comentado anteriormente, el proceso de maduración del cerebro a lo largo del ciclo vital es el resultado de la interacción entre una compleja programación genética y la estimulación medioambiental, que actúan de manera coordinada siguiendo una secuencia temporal precisa. Genes y ambiente colaboran en la construcción de circuitos cerebrales funcionalmente especializados que facilitan la adaptación del individuo al entorno que le rodea.

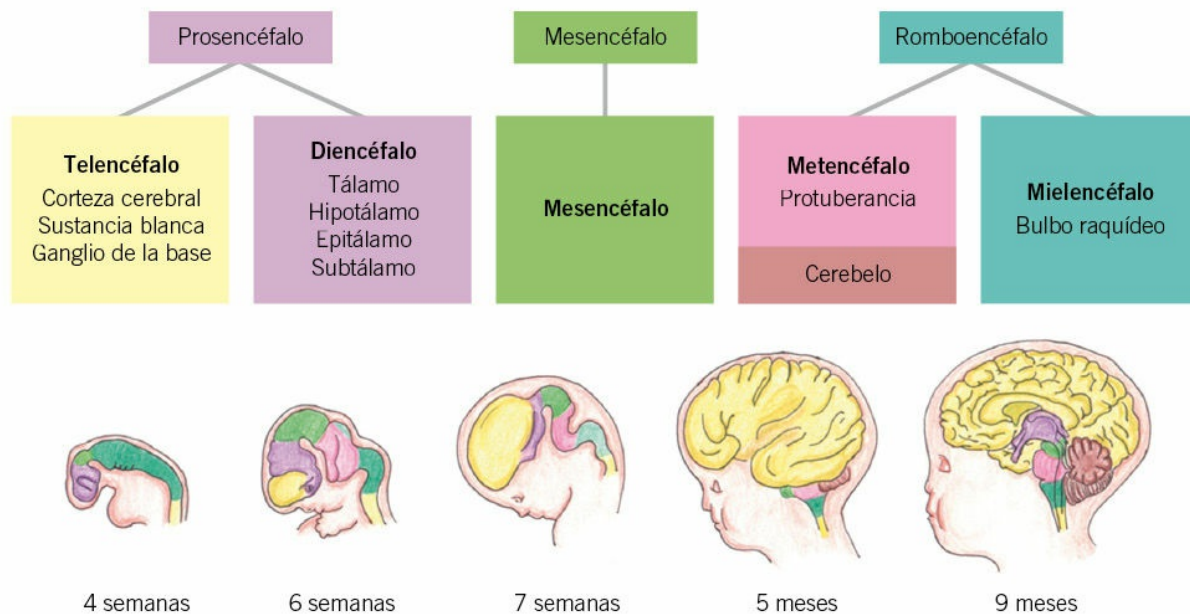
El desarrollo del cerebro es un proceso dinámico que implica varias etapas: 1) neurogénesis, 2) migración de las neuronas desde su lugar de origen hasta su destino final, 3) diferenciación y maduración de los procesos neuronales, axón y dendritas; 4) mielinización y 5) muerte celular y selección de sinapsis. Es en la etapa prenatal en donde se van a observar los cambios más rápidos y espectaculares en la configuración de su estructura, pero la evolución continúa tras el nacimiento, progresa durante la infancia y llega hasta más allá del fin de la pubertad. También en el cerebro adulto se siguen produciendo cambios que ya no afectan tanto al número de neuronas, como a la organización de sus conexiones sinápticas.

Cada componente del circuito cerebral tiene una secuencia madurativa diferente. Es lo que se conoce como periodo crítico, y es en estas fases donde las estructuras muestran también mayor vulnerabilidad a cualquier agente interno o externo (virus, alcohol, drogas, lesiones...) que pueda interferir con su desarrollo. Cambios sutiles en su anatomía como displasias corticales o daños más severos que impliquen reorganizaciones intra o interhemisféricas modifican el patrón de configuración normal, y pueden tener graves repercusiones en el comportamiento.

El Sistema Nervioso (SN) se origina a partir de una primitiva capa de células, el ectodermo, que da lugar también a la piel, pelo, uñas, córnea o

retina, entre otros órganos. El primer esbozo de SN aparece aproximadamente a la tercera semana de gestación, en la superficie dorsal del embrión. Es la denominada placa neural, que se va profundizando hacia el interior al mismo tiempo que eleva los bordes laterales hasta que estos se fusionan y forman el tubo neural, que albergará en su interior a la médula espinal. Al finalizar la cuarta semana, el tubo debe de estar completamente cerrado (figura 17.1). Un mal cierre en su porción caudal dará lugar a espina bífida, y a anencefalia si el cierre no se produce en su extremo cefálico. Una gran parte de las células del tubo que han emigrado hacia este polo cefálico comienzan a configurar las tres vesículas cerebrales primitivas: el *prosencéfalo*, que dará lugar a las estructuras del diencefalo y telencéfalo; el *mesencéfalo*, que derivará en la estructura troncoencefálica del mismo nombre; y el *romboencéfalo*, a partir del cual se formará el bulbo raquídeo, la protuberancia y el cerebelo (figura 17.1).

Figura 17.1 Desarrollo del cerebro desde la etapa embrionaria hasta el nacimiento. Se puede observar cómo las tres vesículas primarias (prosencéfalo, mesencéfalo y romboencéfalo) van generando las distintas subdivisiones del cerebro. Adaptada de Arnedo, Montes, Bembibre, y Triviño, *Neuropsicología infantil. A través de casos clínicos*. Madrid: Editorial Panamericana, 2015.



Cientos de miles de neuronas inmaduras (neuroblastos) tienen que migrar desde sus lugares de origen hasta su destino final, recorriendo, en muchos casos, largas distancias. En su viaje van a ser guiadas por glías radiales que forman una especie de andamiaje por el que las neuronas primitivas se desplazan hasta su asentamiento definitivo. A lo largo de todo este recorrido los factores neurotróficos van estimulando también su crecimiento. En la corteza cerebral, por ejemplo, los primitivos neuroblastos se sitúan en las capas más profundas, depositándose los que llegan a continuación en las capas más superficiales, hasta conseguir la definitiva estratificación en las seis capas de la arquitectura cortical. La diferenciación posterior de sus células dará lugar a regiones con una estructura celular específica: las neuronas piramidales, por ejemplo, predominan en la corteza motora y en áreas de la corteza prefrontal especializadas en la integración de la información, mientras que las granulares son típicas de las regiones

sensoriales.

En la fase embrionaria (desde la concepción hasta la octava semana) prevalecen los procesos de neurogénesis y migración neuronal. En la etapa fetal (desde la octava semana hasta el nacimiento) continúa el crecimiento de las estructuras cerebrales, junto con la maduración y diferenciación neuronal, pudiendo observarse ya los grandes tractos de fibras que, aún inmaduros, van a formar los primeros circuitos funcionales. Una vez alcanzados sus lugares de destino, las neuronas se tienen que integrar dentro de circuitos neuroanatómicos especializados, y para ello desarrollan axones y dendritas que van a permitir la comunicación con otras neuronas. En contraste con los cuerpos celulares, la sustancia blanca experimenta su máximo desarrollo durante la vida posnatal, continúa tras la adolescencia y alcanza su máximo volumen en la edad adulta. La mayor parte de los tractos de fibras que conectan las estructuras del SN central contienen mielina, un aislante que acelera la transmisión del impulso nervioso. Una gran parte de los cerebros de niños con alteraciones en el desarrollo presentan déficits en la configuración y, específicamente, en la mielinización de esta sustancia blanca. La mielinización del encéfalo es un proceso lento que apenas se inicia antes del nacimiento.

Además de los fenómenos proliferativos descritos, en el desarrollo del SN central se producen también episodios de tipo regresivo, como los que ocurren durante las fases de muerte celular y selección de sinapsis. Casi el 50% de las conexiones que se crean se eliminan, sobre todo, durante la etapa posnatal, cuando el cerebro entra en contacto con la estimulación ambiental. Aunque aún no hay datos definitivos, el objetivo de estos fenómenos de naturaleza regresiva parece ser el de eliminar células que tienen una función puntual durante el desarrollo (Yeo y Gautier, 2004), corregir errores de migración o diferenciación neuronal y, especialmente, seleccionar las conexiones funcionalmente más efectivas. El proceso de poda sináptica obedece también a una secuencia temporal diferente para cada estructura, como veremos más adelante, siendo las regiones prefrontales de las últimas en concluirlo. De hecho, las anomalías que se producen en la poda sináptica de regiones prefrontales durante la adolescencia se están correlacionando con diferentes procesos patológicos.

La maduración de las estructuras anatómicas se refleja en una mayor complejidad del comportamiento. Aunque esta maduración se inicia en la fase prenatal, continúa durante la infancia y va más allá de la adolescencia. En el recién nacido, el cerebro pesa solo 300-400 g de los 1.300-1.400 que va a alcanzar en la etapa adulta, pero a los 6 años ya alcanza el 90% de su volumen total (Lenroot y Giedd, 2006), un dato que sugiere la importancia de estas primeras etapas. Como el desarrollo del cerebro no se completa hasta la fase adulta, algunas áreas maduran más tardíamente y, por tanto, algunas conductas tardan más en manifestarse. De ahí que un daño cerebral temprano en estructuras que maduran más lentamente puede que no tenga una repercusión inmediata en el comportamiento. En ocasiones, las alteraciones suelen aparecer a medida que el niño crece y no consigue adaptarse a las demandas del medio. Numerosos estudios han demostrado que, en muchos casos de daño cerebral temprano, los déficits aparecen progresivamente con la edad, lo que ha llevado a cuestionar el denominado principio de Kennard, que postula menor repercusión en el comportamiento cuanto más temprano sea el daño cerebral.

Conocer el desarrollo evolutivo del cerebro es imprescindible para comprender la cognición, la emoción y el comportamiento de los niños con daño cerebral temprano, ya sea grave, como en el caso de la parálisis cerebral infantil, el autismo o los trastornos generalizados del desarrollo, o más sutil, como el que se ha relacionado con las dificultades de aprendizaje. No obstante, siempre hay que tener en cuenta que en estos casos el patrón evolutivo considerado como normal debe ser solo orientativo, ya que los niños con alteraciones en el desarrollo experimentan a veces saltos evolutivos que no se adaptan fielmente, ni en forma ni en tiempo, a ese perfil de normalidad.

3. Procesos de maduración neurocognitiva

El gran avance en técnicas de neuroimagen y métodos de análisis que se ha producido en las últimas décadas ha propiciado la proliferación de investigaciones en el ámbito de la NCD con el objetivo de conocer las bases

neurales del desarrollo cognitivo. Estos métodos permiten examinar los cambios que se producen con la edad en la estructura, organización funcional y nivel de activación cerebral de un modo no invasivo, lo cual facilita su adaptación a población infantil (véase cuadro 17.2).

Hoy por hoy, las medidas proporcionadas por estos métodos carecen de suficiente resolución como para caracterizar los mecanismos responsables, en último término, de la maduración neurocognitiva. Esto es así porque las modificaciones que se producen con la edad en los registros electrofisiológicos, hemodinámicos, y/o estructurales reflejan la combinación de múltiples mecanismos madurativos, como cambios en la mielinización, en la vascularización del cerebro, o en la densidad de sustancia gris y sustancia blanca. Sin embargo, el uso de estos métodos ha proporcionado información de extraordinario valor sobre la relación entre el desarrollo cognitivo y los cambios fisiológicos, neuroanatómicos y de conectividad entre distintas estructuras cerebrales que acontecen a lo largo de la vida. Además, la maduración cerebral y el desarrollo de las capacidades cognitivas se producen de manera simultánea, por lo que estudiar la trayectoria del desarrollo en que ambos procesos ocurren puede ayudar a establecer las bases cerebrales de la cognición.

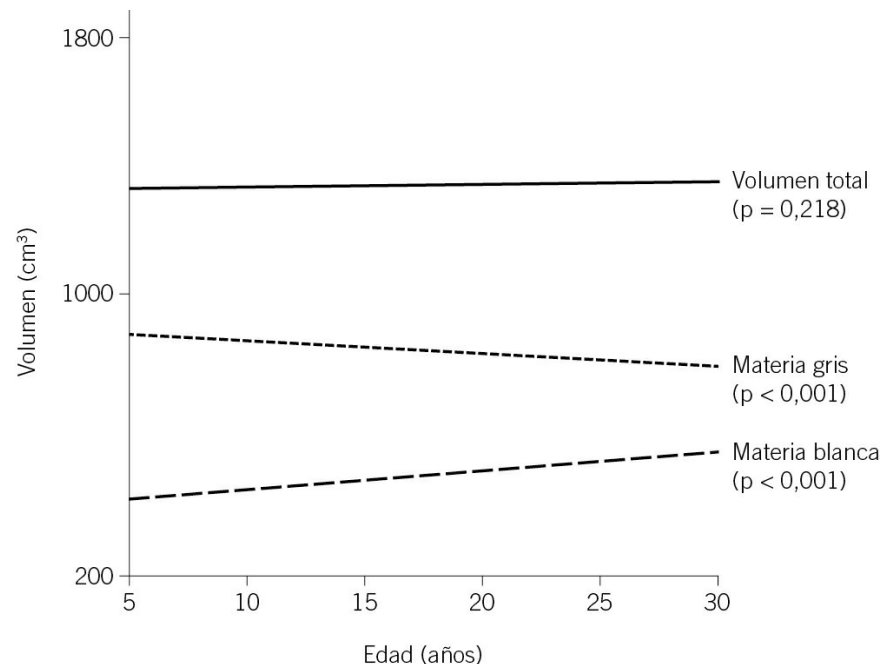
Cuadro 17.2 Técnicas de neuroimagen usadas con bebés y niños: MRI, EEG/ERP, MEG, NIRS

	MRI Mide cambios estructurales y hemodinámicos	Excelente resolución espacial Ruidoso y muy sensible al movimiento Coste elevado
	EEG / ERP Mide cambios en los campos eléctricos generados por la activación neuronal	Excelente resolución temporal Poco ruidoso Sensible al movimiento Bajo coste
	MEG Mide cambios en los campos electromagnéticos asociados a la activación neuronal	Excelente resolución temporal y espacial Poco ruidoso Sensible al movimiento Coste elevado
	NIRS Mide cambios estructurales y hemodinámicos	Buena resolución espacial Poco ruidoso Sensible al movimiento Coste moderado

El cerebro humano experimenta cambios sustanciales en su estructura y

funcionamiento a lo largo del desarrollo. Estos cambios en la arquitectura neural ocurren de un modo organizado a lo largo del tiempo y están relacionados con los mecanismos de desarrollo neural descritos en el apartado anterior. En la figura 17.2 se representa el volumen cerebral, medido con resonancia magnética, en función de la edad para una amplia muestra de individuos. Como se puede apreciar, el volumen total del cerebro no cambia de forma significativa entre los 5 y los 30 años de edad. Sin embargo, cuando se examinan de manera separada la sustancia gris y sustancia blanca, se observan cambios significativos con la edad. La sustancia gris experimenta un descenso significativo con la edad, mientras que el volumen de la sustancia blanca se incrementa (Lebel y cols., 2008). Esto es así debido a que la dinámica madurativa del cerebro es el resultado de la actuación conjunta de fenómenos tanto proliferativos como regresivos de los tejidos neurales.

Figura 17.2 Volumen cerebral medido con resonancia magnética en función de la edad. Adaptada de Lebel *et al.*, *NeuroImage*; fig. 7, 2008



Como consecuencia, el estudio de los cambios estructurales y funcionales que se producen en el cerebro humano con la edad es necesariamente complejo. La caracterización de las trayectorias de desarrollo está determinada principalmente por la variable dependiente empleada (p. ej., densidad de la corteza cerebral, integridad de los tractos de materia blanca, conectividad entre estructuras, etc.) para examinar dichos cambios. Cada una de estas medidas puede aportar información relevante y complementaria sobre el desarrollo cerebral. No obstante, considerar estas medidas de manera aislada únicamente puede proporcionar una visión incompleta de la maduración del cerebro. Uno de los principales retos de la NC en general, y de la NCD en particular, es la integración de métodos y técnicas lo que permitirá adquirir un conocimiento más preciso de la dinámica madurativa cerebral.

3.1 Desarrollo estructural de la corteza cerebral

El carácter no invasivo de los métodos de neuroimagen utilizados con

población infantil constituye una ventaja importante para los estudios de desarrollo, ya que pueden ser utilizados en repetidas ocasiones en un mismo individuo. De este modo, se han realizado investigaciones longitudinales con resonancia magnética sobre cambios en el volumen de materia gris y grosor de la corteza cerebral desde el nacimiento o los primeros años de vida hasta la edad adulta. Los resultados de estos estudios han puesto de manifiesto dos características generales del desarrollo estructural del cerebro humano. Por un lado, que las áreas filogenéticamente más antiguas maduran antes que las más recientes. Por otro lado, que las estructuras de la corteza sensorial y somatosensorial primaria maduran primero, y las áreas asociativas superiores encargadas de integrar la información procesada por estas (p. ej., corteza prefrontal) se desarrollan posteriormente (Gogtay y cols., 2004). La evidencia empírica desde distintas áreas (p. ej., estudios *post mortem*, MRI) sugiere que los mecanismos neurales implicados en estos cambios en sustancia gris son debidos a la plasticidad neural dependiente de la experiencia. La sobreproducción inicial de neuronas y de conexiones sinápticas durante la temprana y mediana infancia, son seguidas por un refinamiento de la actividad neural por medio de la poda sináptica que se produce hasta bien avanzada la adolescencia (Tsujimoto, 2008). Este proceso se dice que es dependiente de la experiencia en tanto que se asume que las conexiones que se pierden son las menos efectivas.

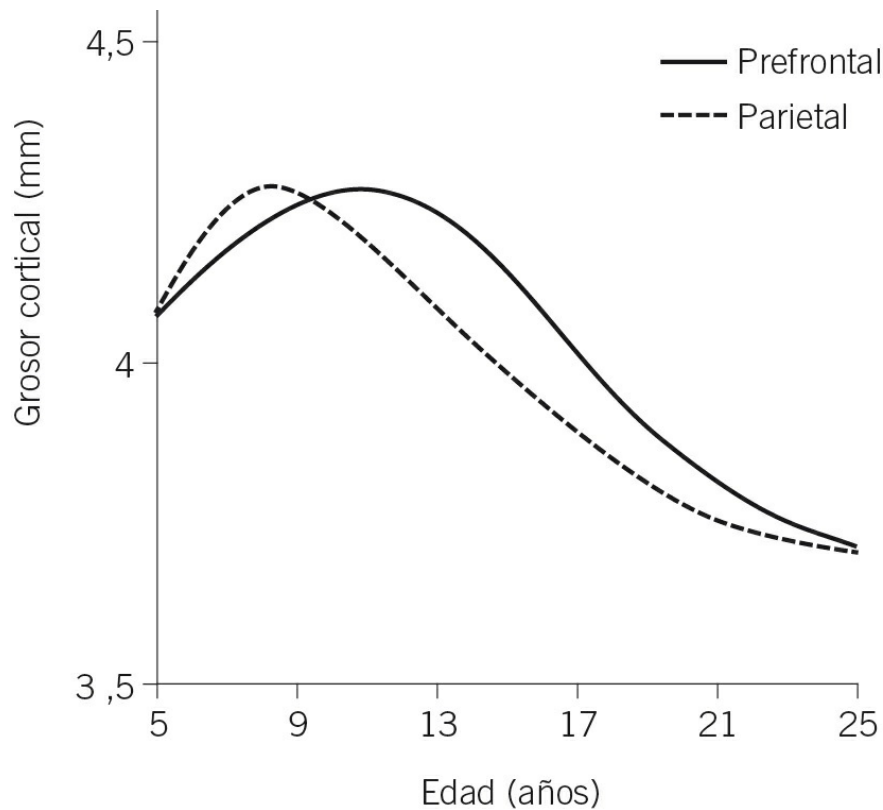
En un estudio reciente realizado con niños de 0 a 2 años de edad se muestra que el mayor incremento en el volumen de sustancia gris se produce durante el primer año de vida (106%), y disminuye considerablemente (18%) en el segundo año de vida (Gilmore y cols., 2010). Además, en estos primeros años, el crecimiento volumétrico de la corteza cerebral es más rápido para áreas asociativas superiores y más lento en la corteza sensorial y motora primaria. Este patrón puede deberse a que las estructuras de procesamiento sensorial primario experimentan mayor desarrollo durante el período prenatal. Los sistemas motor, somatosensorial y auditivo funcionan desde antes del nacimiento y es sabido que los bebés recién nacidos pueden procesar información en todas las modalidades sensoriales, incluida la visión (Johnson, 2005). Sin embargo, las funciones de orden superior relacionadas con estructuras de asociación, como la memoria de trabajo o la percepción

del habla, se desarrollan sustancialmente durante los primeros años de vida. De hecho, las áreas asociativas que experimentan un crecimiento mayor durante el primer año de vida son las relacionadas con el procesamiento del lenguaje (giro frontal inferior y el giro angular), el procesamiento visual de formas y rostros (giro temporal superior y giro fusiforme), y otras estructuras como la ínsula, implicada en una variedad de funciones somatosensoriales complejas entre las que se incluyen la consciencia de sensaciones interoceptivas (posición corporal, dolor, etc.), motoras (apraxia del habla) y emocionales. Durante el segundo año de vida, sin embargo, el incremento de materia gris es mayor en regiones parietales y frontales coincidiendo con la mayor capacidad de los niños para controlar la atención tanto a estimulación ambiental como a pensamientos internos.

Más allá de los dos años, distintas estructuras de la corteza cerebral siguen trayectorias de desarrollo diferentes. En un estudio longitudinal con 375 participantes de entre 3 y 33 años de edad, Shaw y cols. (2008) encontraron que las estructuras filogenéticamente más antiguas, como el sistema límbico, muestran trayectorias de crecimiento cortical más simples. Estas trayectorias generalmente consisten en curvas lineales de crecimiento en las que se observa una disminución de grosor cortical con la edad, con toda probabilidad debido al proceso de poda neural. Sin embargo, áreas asociativas superiores y áreas multisensoriales presentan curvas de desarrollo más complejas (cuadráticas y cúbicas) en las que se alcanza un pico máximo de grosor cortical que disminuye posteriormente. Como puede verse en la figura 17.3, distintas estructuras de la corteza alcanzan su pico máximo de grosor a diferentes edades, lo cual es indicativo de la heterogeneidad en los cursos temporales de maduración de las distintas regiones de la corteza cerebral. El pico de grosor cortical se alcanza más temprano en la corteza visual primaria (entre los 7 y 8 años de edad) y en la corteza motora (aprox. a los 9 años), seguido por regiones multisensoriales de la corteza parietooccipital (entre los 9 y 10 años). A estas estructuras, les siguen el área motora suplementaria y zonas frontales anteriores (10 años). Finalmente, las estructuras que alcanzan el pico de grosor cortical más tarde (alrededor de los 11 años de edad) son el córtex prefrontal medial y dorsolateral y la corteza cingular, todas ellas regiones relacionadas con procesos cognitivos de orden

superior como la función ejecutiva, la inteligencia o la cognición social. Otros estudios que han examinado cambios en la densidad de materia gris entre individuos, extendiendo el rango de edad a la vejez, han mostrado que estructuras de la corteza temporal posterior, principalmente en el hemisferio izquierdo, muestran el patrón de desarrollo más prolongado de toda la corteza cerebral (Sowell y cols., 2003). La dilación en el curso madurativo de esta región puede estar relacionada con el hecho de que las habilidades de comprensión del lenguaje y representación del significado, función en la que estas estructuras están implicadas, continúan desarrollándose más allá de la edad adulta.

Figura 17.3 Curva de grosor cortical para dos regiones diferentes del cerebro. Adaptada de Shaw *et al.*, *J. Neuroscience*, 2008



De lo expuesto hasta el momento, se puede concluir que existe un gran paralelismo entre el desarrollo neuroanatómico y las principales etapas de maduración cognitiva. Existen también datos que muestran que distintas trayectorias de crecimiento cortical se relacionan con diferencias individuales en la manifestación de capacidades cognitivas. Por ejemplo, niños con diferentes niveles de inteligencia presentan cursos de crecimiento cortical distintos en estructuras relacionadas con esta función cognitiva. Concretamente, niños con cociente intelectual superior alcanzan más tarde el pico máximo de grosor cortical en la zona rostrolateral de la corteza prefrontal en comparación con niños de menor inteligencia, lo que puede estar relacionado con un periodo crítico de maduración más extenso (Shaw y cols., 2006).

3.2 Organización funcional. Desarrollo de circuitos neurales

Aparte de los cambios de volumen de materia gris que se producen a lo largo del desarrollo, el cerebro experimenta cambios en el grado y modo en que las distintas estructuras están conectadas entre sí. Estos cambios están relacionados con la densidad y estructura de la sustancia blanca. Hasta hace unos años, el estudio del desarrollo de los tractos de conexión neural estaba limitado al empleo de métodos anatómicos experimentales con otras especies animales, como el rastreo anterógrado y retrógrado de las proyecciones de axones, y a exámenes *post mortem* en humanos (Petrides y cols., 2012). Basándose en el grado de mielinización de los haces de fibras, la investigación puso de manifiesto un patrón general de maduración con progreso en las direcciones inferior-superior, caudal-rostral y desde las estructuras centrales a las periféricas (Kinney y cols., 1988). Además, al igual que ocurre con la sustancia gris, se observó que el ritmo de maduración difiere para distintas vías de conexión: las vías sensoriales se mielinizan antes que las motoras, las fibras de proyección antes que las de asociación, y las de las regiones occipitoparietales antes que las temporofrontales.

Sin embargo, el desarrollo tecnológico que han experimentado los métodos de neuroimagen en los últimos años hace posible examinar la estructura de conexiones del cerebro *in vivo* (ver capítulo de métodos). La técnica DTI (del inglés *Diffusion Tensor Imaging*) proporciona información sobre la microestructura de la sustancia blanca por medio de la medición de la difusión de moléculas de agua a través del tejido nervioso. Con la técnica DTI se obtienen medidas de la magnitud media de difusión del agua y su direccionalidad (Anisotropía Fraccional, AF). Estas medidas proporcionan información sobre crecimiento axonal y el grado de mielinización de las fibras nerviosas, además de la direccionalidad de los tractos neurales. En general, se observa que la medida de AF aumenta con la edad. Este incremento es debido al mayor grado de mielinización e integridad de las fibras, lo cual incrementa el grado en que la difusión se produce preferentemente en una dirección particular. Con DTI se pueden identificar los haces de fibras más prominentes desde el nacimiento, y diversos estudios han examinado la maduración de los tractos de conexión hasta la edad adulta.

En estos estudios, se ha observado que el valor de AF aumenta aproximadamente un 200% entre el nacimiento y los 5 años de edad, produciéndose el mayor incremento en los primeros 24 meses (Hermoye y cols., 2006). Además, como ya sugerían las técnicas de estudio tradicionales, estudios longitudinales con DTI muestran que las curvas de desarrollo desde la edad preescolar hasta la edad adulta difieren para los distintos tractos de conexión. Determinados tractos nerviosos en la dirección inferior-superior, como el fornix, apenas cambian su nivel de AF en ese rango de edad, mientras que otros tractos muestran incrementos progresivos alcanzando el máximo valor de AF a distintas edades. Tractos de conexión interhemisférica como el splenium y el genu alcanzan su madurez a final de la infancia (11 años aprox.). Sin embargo, los fascículos frontooccipitales y el fascículo longitudinal superior continúan incrementando el nivel de AF durante la adolescencia (entre 13 y 20 años). Los tractos con una curva más lenta de maduración son los frontotemporales, como el cingulum y el fascículo arqueado, así como el tracto corticoespinal, los cuales continúan madurando en la edad adulta (Lebel y cols., 2008).

Las regiones del cerebro que no están conectadas directamente entre sí por medio de trazos de materia blanca pueden, sin embargo, actuar conjuntamente como parte de una red cerebral distribuida. A su vez, algunas regiones que están anatómicamente conectadas de un modo directo pueden no estar totalmente integradas en una red común en ciertos momentos del desarrollo. Por ello, en el marco de la NCD, también se emplea el análisis de conectividad funcional. Este tipo de análisis permite identificar patrones de asociación en el tiempo de activación entre distintas regiones corticales. Estos análisis pueden realizarse bien en estado de reposo o bien durante la ejecución de tareas cognitivas. Estudios de conectividad funcional en estado de reposo han puesto de manifiesto que, con la edad, se produce un decremento en la cantidad de conexiones entre regiones cerebrales próximas entre sí (de corto alcance), junto con un incremento en el número de conexiones de largo alcance (Fair y cols., 2007). Esto da lugar al desarrollo de circuitos funcionales en los que se integra el trabajo de estructuras distribuidas por todo el cerebro. La eficacia funcional asociada con el desarrollo de estos circuitos está sin duda relacionada con el incremento en la

velocidad de conexión propiciado por la mayor mielinización de las fibras neurales. Así, la función de un sistema neurocognitivo determinado es el resultado tanto de la actividad de las estructuras que lo componen, como de la dinámica de las conexiones que se establecen entre ellas. Por tanto, la integración de distintas medidas de conectividad cerebral será de gran importancia de cara a entender el desarrollo de los circuitos neurales que propician funciones cognitivas concretas.

3.3 Plasticidad

La plasticidad es una propiedad intrínseca del SN central que permite responder de un modo dinámico al ambiente y experiencia por medio de la modificación de circuitos neurales. Evidencia empírica reciente muestra una estrecha relación entre la modificación de los mapas neurales y la conducta (Anderson, Spencer-Smith y Wood, 2011). En general, la plasticidad es considerada como un factor beneficioso, permitiendo la adaptación del individuo y su conducta al ambiente que le rodea. De hecho, los niños que han sufrido alteraciones tempranas que afectan al hemisferio cerebral izquierdo pueden adquirir habilidades lingüísticas a edades similares a las de niños con desarrollo típico, pudiendo estar exentos de los síntomas afásicos que se observan ante lesiones similares producidas en la edad adulta. Asimismo, accidentes cerebrovasculares que ocurren a edades tempranas pueden no comprometer el desarrollo de competencias cognitivas y académicas normales (Ballantyne *et al.*, 2008).

Sin embargo, también existen datos que sugieren que la infancia puede ser un periodo de mayor vulnerabilidad. Accidentes cerebrales generalizados y de amplia duración durante la infancia predicen una recuperación más lenta, y con peores resultados, que cuando los mismos accidentes ocurren en la edad adulta (Hessen y cols., 2007). Otro factor ambiental, el estrés prenatal, está asociado a una reducción sustancial en la complejidad de la corteza prefrontal (Murmu y cols., 2006), y puede influir negativamente en el desarrollo normal de funciones motoras y cognitivas (Halliwell, 2011). Aunque en ocasiones los resultados de los estudios sobre plasticidad y recuperación de accidentes y lesiones cerebrales en distintos momentos del desarrollo arrojan datos de

naturaleza aparentemente contradictoria, es importante considerar que múltiples factores (p. ej., naturaleza, gravedad, edad en la que ocurre el accidente, y también factores como el estatus social o el acceso a rehabilitación/intervención) pueden determinar el resultado final en términos de recuperación.

Una línea emergente de investigación también relacionada con la plasticidad cerebral es el estudio de los efectos que tienen programas educativos o de entrenamiento cognitivo en la función cerebral y la cognición. Varias investigaciones han puesto de manifiesto que programas diseñados para mejorar habilidades, como la memoria de trabajo o la atención, producen efectos beneficiosos, observables tanto en la ejecución de tareas o pruebas de inteligencia como en la activación de los circuitos cerebrales que están en la base de las habilidades cognitivas entrenadas (Olesen, Westerberg y Klingberg, 2004). Se han descrito beneficios de este tipo de intervención tanto en niños (Rueda y cols., 2005) como en adultos (McNab y cols., 2009), lo que hace pensar que la capacidad plástica del cerebro se extiende más allá de su periodo de maduración durante la infancia y adolescencia.

4. Desarrollo atípico

Como resulta obvio a padres y educadores, existen grandes diferencias en los patrones de desarrollo que presentan los niños. Mientras unos niños comienzan a hacer uso del lenguaje alrededor de los 12-18 meses de edad, otros no lo hacen hasta bien entrado el segundo año de vida. La mayor parte de las veces, estas diferencias individuales responden a la propia idiosincrasia del proceso madurativo del niño o a la de las circunstancias en las que este se produce. Sin embargo, en ocasiones el proceso de desarrollo puede desviarse del considerado como normal y dar lugar a alteraciones del comportamiento o dificultades de aprendizaje que son consideradas patológicas.

Revisar los distintos modos en que se producen alteraciones del desarrollo no es nuestro objetivo en este capítulo. Sin embargo, en esta sección presentamos dos formas de desarrollo atípico, la hiperactividad infantil y la

dislexia, como ejemplo de alteraciones en las que la NCD ha demostrado ser de gran utilidad tanto para la comprensión de la patología como para orientar en el diseño de programas de intervención. Por un lado, la hiperactividad infantil es una patología que tiene efectos globales que afectan a funciones esenciales para cualquier aprendizaje. Por otro lado, la dislexia es una alteración que afecta al aprendizaje de una habilidad específica, la lectoescritura que, a su vez, es herramienta de aprendizaje. Ambos están entre los trastornos del desarrollo más frecuentes y son de interés para un amplio número de padres y profesionales de la educación.

4.1 Hiperactividad infantil

«Se distrae con una mosca, no para de hablar, se mueve continuamente, es desordenado y nunca termina las tareas que empieza, tiene malas calificaciones escolares, olvida y pierde cosas necesarias para las actividades que realiza, le cuesta relacionarse con niños de su edad...». Los padres de niños que presentan el Trastorno por Déficit de Atención con o sin Hiperactividad (TDAH) suelen repetir frases como estas para describir el comportamiento de sus hijos. Sin embargo, para comprender estos comportamientos es importante recordar siempre que el TDAH es una alteración del desarrollo. Eso implica que aunque su etiología no esté aún perfectamente identificada, hay evidencias de su origen biológico, probablemente genético, y, como se ha mencionado en apartados anteriores, en estos casos el patrón de desarrollo estructural y funcional del SN central puede desviarse del considerado como normal. Por tanto, las conductas que manifiestan estos niños son el resultado de esas anomalías; aunque, obviamente, un ambiente familiar poco estructurado y sin disciplina, o un currículum escolar no adaptado pueden exacerbar esas conductas. Además, como en otras alteraciones del desarrollo, la detección e intervención tempranas mejoran el pronóstico del trastorno.

El TDAH se considera el trastorno más frecuente en población infantil. Su prevalencia se estima entre 5%-8%, aunque a veces se considera que puede estar sobredimensionado al incluir a niños en los que la hiperactividad o el déficit de atención son secundarios a otras patologías u obedecen a causas

diferentes. Suele presentarse antes de los 7 años y perdura a lo largo de la vida, aunque pueden cambiar sus manifestaciones clínicas.

Se distinguen tres tipos principales de TDAH: 1) el *inatento*, en el que predominan las dificultades para mantener la atención; 2) el *hiperactivo*, con predominio de hipercinesia e impulsividad; y 3) el *combinado*, que presenta déficit de atención e hiperactividad y suele ser el más común. Además de su clínica típica, el TDAH tiene una elevada comorbilidad con otros trastornos psicopatológicos, trastornos de conducta o dificultades de aprendizaje. Aunque la mayor parte de estos niños tiene una inteligencia normal, el rendimiento académico suele estar siempre por debajo de su grupo normativo.

Las pruebas médicas rutinarias no suelen mostrar ningún patrón específico de alteración cerebral. Sin embargo, los resultados de las investigaciones con neuroimagen apuntan, sobre todo, a anomalías en los circuitos frontobasales, la corteza cingulada y el cerebelo (Bush, 2010). Las alteraciones cerebrales que aparecen en estudios de neuroimagen en niños con TDAH correlacionan con la gravedad de los déficits funcionales que se observan (Krain y Castellanos, 2006). En relación con estos déficits funcionales, la evaluación neuropsicológica ha identificado un perfil muy heterogéneo que incluye alteraciones en memoria de trabajo, control inhibitorio, detección y corrección de errores y planificación, entre otros. Además de las alteraciones cognitivas, el TDAH se asocia también con déficits motivacionales, que correlacionan con la mejor ejecución que se observa en estos niños en tareas que les interesan y con sus dificultades para tolerar demoras. Las dificultades en control inhibitorio y la baja tolerancia a las demoras parecen ser dos de los primeros signos predictores del trastorno. La detección temprana en la edad preescolar podría ser esencial para intervenir y disminuir la prevalencia del TDAH en etapas evolutivas posteriores (Pauli-Pott y Becker, 2011).

Aunque la descripción de todo este conjunto de síntomas clínicos es útil para formular un diagnóstico, la caracterización del TDAH requiere profundizar en cada uno de los procesos afectados y en sus correlatos neuroanatómicos. En este sentido, el estudio de la atención, uno de los síntomas claves del trastorno, desde la perspectiva de la Neurociencia cognitiva puede contribuir a explicar algunas de las alteraciones cognitivas y

de funcionamiento cerebral que se observan en TDAH. La investigación en atención ha desvelado las redes neurales subyacentes a un funcionamiento atencional adecuado (véase capítulo 5). El uso de tareas empleadas en el estudio de redes atencionales muestra que los niños con TDAH presentan las siguientes diferencias con respecto a población control: 1) patrones anormales de activación en las zonas relacionadas con las redes atencionales propuestas; 2) menores tiempos de reacción y mayor número de errores en tareas que requieren control ejecutivo; 3) mayor número de omisiones de respuesta en condiciones de alerta fásica; 4) mayor efecto de alerta fásica en niños con diagnóstico de TDAH de tipo inatento que en aquellos con diagnóstico de TDAH combinado; y 5) mayores beneficios de las señales auditivas y del *feedback* que les ayudan a orientar su atención (Casagrande y cols., 2012).

Hasta ahora, el tratamiento del TDAH suele ser, en la mayoría de los casos, solo farmacológico. El metilfenidato es el fármaco más prescrito desde su comercialización en 1957. Actúa inhibiendo la recaptación de la dopamina y la noradrenalina en el SN central, dos de los transmisores más importantes implicados en las conexiones neuroanatómicas del circuito cerebral afectado de TDAH. La mayor parte de los genes implicados en la etiología del TDAH se relacionan también con receptores, transportadores o enzimas relacionadas con la dopamina o la serotonina. Se piensa que la genética puede explicar hasta un 80% del trastorno y ser responsable de la alta concordancia que se observa en gemelos monocigóticos (50%-80%) y de la presencia de rasgos típicos de TDAH en familiares de primer y segundo grado (Durstun, 2008).

Para controlar los síntomas comórbidos que aparecen junto al TDAH también se prescriben antidepresivos y agonistas alfaadrenérgicos. Un fármaco de reciente elección es la atomoxetina, un potente inhibidor de la recaptación de noradrenalina, que se comercializó en Estados Unidos en 2003. Tiene menos efectos adversos que el metilfenidato y es más eficaz en los trastornos comórbidos (Swanson, Baler y Volkow, 2011). Aunque los fármacos se han mostrado efectivos en la reducción de síntomas, la mayor efectividad en el control de la sintomatología del TDAH la consiguen los métodos de intervención en los que se combina la farmacología con las técnicas de modificación de conducta y las actuaciones psicopedagógicas

(Fabiano y cols., 2009). En la actualidad, ha cobrado especial relevancia una técnica procedente también de la Neurociencia cognitiva, el *neurofeedback* (Gevensleben y cols., 2010). A través del *neurofeedback* el niño aprende a reducir el exceso anómalo de ritmos cerebrales lentos y a incrementar su déficit en actividad rítmica cerebral de rápida frecuencia, desarrollando estrategias de autorregulación que se transfieren a las actividades de su vida diaria. Con pocas sesiones, la mejoría se mantiene al menos seis meses después. Aunque el *neurofeedback* esté empezando a contemplarse como una técnica de rehabilitación eficaz, se requieren más investigaciones que constaten su efectividad a través de medidas neuropsicológicas y funcionales (rendimiento académico y comportamiento) y que estudien el mantenimiento de sus efectos a más largo plazo.

4.2 Dislexia

La adquisición de la habilidad lectora es un hito en el desarrollo del niño. Son necesarios años de trabajo para que en el cerebro del lector se vayan implementando una serie de circuitos y mecanismos que hasta hace unas décadas eran un misterio a desvelar. La lectura no es un acto natural: el cerebro debe aprender a leer. Mientras que el lenguaje oral está biológicamente determinado, no hay «instrucciones» prefijadas para leer. En realidad, para aprender a leer es necesario adaptar los circuitos de lenguaje ya existentes en el hemisferio cerebral izquierdo y hacerse consciente de la materia prima que compone el lenguaje oral: las palabras, las estructuras silábicas, los fonemas. El cerebro se va especializando en decodificar un nuevo tipo de estímulos visuales y en poner en relación esos estímulos escritos con los conocimientos lingüísticos. Años de práctica hacen que la lectura parezca simple, sin esfuerzo, pero se necesita un largo recorrido para que los símbolos escritos en una página se hagan lenguaje. El resultado final es un sistema lector donde los procesos cognitivos que subyacen a la lectura fluida se hacen automáticos. Aunque la inmensa mayoría de los aprendices lectores consiguen implementar ese sistema, un reducido número de niños experimentan problemas, siendo la dislexia el trastorno lector más conocido. Hablar de dislexia evolutiva es sinónimo de dificultad específica en el

reconocimiento de palabras visuales, no en comprensión lectora.

Las estimaciones sobre su prevalencia son muy variables. Dependiendo de la fuente consultada, varían entre el 5 y el 17%, ya que su incidencia depende de la exigencia en los criterios adoptados e incluso de la propia transparencia de la lengua. En España, estudios realizados en las islas Canarias señalan una prevalencia de un 3,2%. Parece que afecta en mayor grado a los hombres y que existe alta comorbilidad con otros trastornos, principalmente discalculia y TDAH.

La definición de dislexia más utilizada y consensuada es la de la International Dyslexia Association (IDA, 2002), que establece que es un «problema específico de aprendizaje que tiene un origen neurobiológico. Se caracteriza por dificultades de precisión y fluidez en el reconocimiento de palabras escritas y por problemas de decodificación y de escritura de palabras. Estas dificultades son normalmente causadas por un déficit en el componente fonológico del lenguaje; tienen un carácter inesperado, dado que otras habilidades cognitivas se desarrollan con normalidad y la enseñanza es adecuada. Como consecuencia, las personas con dislexia pueden presentar dificultades de comprensión lectora y una experiencia lectora reducida, lo que puede obstaculizar el incremento de su vocabulario y de su base de conocimientos». Aunque los pioneros Morgan, Hinshelwood y Orton la consideraron principalmente como una patología visual («ceguera congénita para las palabras»), actualmente se considera que el problema cognitivo clave reside en el procesamiento fonológico (Hulme y Snowling, 2009). No se descartan explicaciones alternativas, como problemas en el ámbito de la percepción visual o en los procesos atencionales, entre otros, pero la evidencia es mucho más débil.

¿De dónde surge ese déficit cognitivo? Desde que se informa de los primeros casos de dislexia se apunta a su origen neurobiológico. La dislexia es un trastorno considerado altamente hereditario (Gabrieli, 2009). Desde los años cincuenta se va confirmando su origen genético ya que se dan altas tasas de concordancia en estudios de familias con dislexia y de gemelos. Ahora bien, no parece existir un único gen responsable de este trastorno sino que se considera pluricausado por una combinación de ellos (Galaburda, LoTurco, Ramus, Fitch y Rosen, 2006; Grigorenko, 2003), la mayoría implicados en la

regulación de la migración neuronal y en el desarrollo cerebral, lo que indicaría que la dislexia podría ser consecuencia de una migración neuronal anómala en el cerebro en desarrollo.

Por otra parte, se han hecho progresos considerables sobre los mecanismos y estructuras cerebrales que podrían estar asociados con esta dificultad. Diversos estudios muestran que las estructuras y funciones del hemisferio cerebral izquierdo presentan anomalías en las personas con dislexia, lo cual es esperable ya que los procesos de lenguaje, principalmente en el ámbito fonológico, están alterados en la dislexia. Galaburda y colaboradores han mostrado la existencia de anomalías que afectan principalmente a la corteza parietotemporal izquierda: ectopias, displasias o alteraciones en su forma, tamaño u organización y también pequeños pliegues o cicatrices en la región frontal producidas por lesiones isquémicas (Galaburda, Sherman, Rosen, Aboitiz y Geschwind, 1985). Adicionalmente, los individuos con dislexia muestran anomalías en las vías magnocelulares, así como ausencia de asimetría en el Plano Temporal, dato confirmado por Eckert (2004) con técnicas de neuroimagen. La literatura informa de malformaciones estructurales más extensas y complejas en otras zonas del cerebro disléxico, como reducción en el volumen de materia gris, y anomalías en la materia blanca.

Por otra parte, también se observan alteraciones funcionales. Paulesu y cols. (2001), mostraron actividad cerebral reducida en el lóbulo temporal izquierdo en adultos con dislexia. También se ha descrito una menor activación en niños con dislexia, sobre todo en la zona parietotemporal, donde se produciría el procesamiento fonológico (Shaywitz, 2003) y la relación transmodal entre procesos visuales y auditivos. Igualmente, la activación es menor en niños disléxicos en una zona occipitotemporal denominada área de la forma visual de las palabras (VWFA, del inglés *Visual Word Form Area*), que se hace más activa a medida que los niños crecen y se hacen mejores lectores (Cohen y Dehaene, 2004; Maurer y cols., 2007). También se observa menor activación en una zona frontal, cerca del área de Broca (Hruby y Goswami, 2011).

En resumen, en la dislexia se observan anomalías estructurales y un patrón anormal de funcionamiento, principalmente de las conexiones entre los

sistemas cerebrales posteriores del hemisferio izquierdo con las otras áreas lingüísticas. Existen ya indicadores de este atípico funcionamiento cerebral en edades tempranas, en niños con riesgo de dislexia, tal como muestra el estudio longitudinal de Jyväskylä. De manera compensatoria, los disléxicos parecen activar en mayor medida redes neuronales en el giro frontal inferior en ambos hemisferios, que se asocian más con memoria, y en la zona occipitotemporal derecha (Shaywitz, 2003).

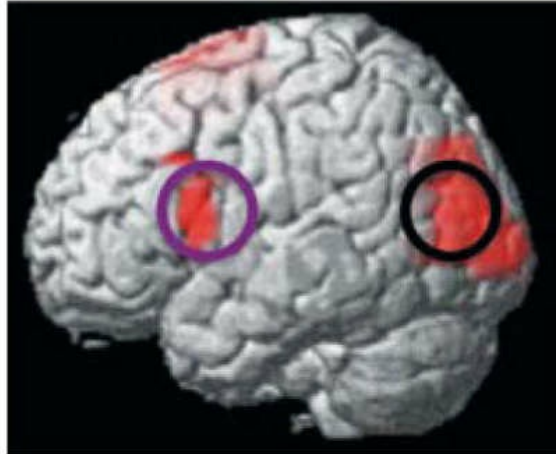
El conjunto de datos sobre los orígenes y determinantes de la dislexia podría llevar a cierto pesimismo en cuanto a la intervención. No obstante, estudios recientes muestran la plasticidad del cerebro, de forma que los afectados por este trastorno responden a programas de intervención efectivos, basados principalmente en la mejora del procesamiento fonológico (McCandliss y cols., 2001; Temple y cols., 2003). Estos estudios muestran que la actividad en el hemisferio izquierdo parece normalizarse en los niños disléxicos tras la intervención (véase figura 17.4). No obstante, a pesar de los enormes avances, todavía queda camino para desentrañar la neurociencia de la lectura y de la dislexia y poder integrar las aportaciones desde las diferentes perspectivas de estudio (neurobiológica, cognitiva y conductual).

De acuerdo con Johnson y Pennington (1999), la NCD pretende alcanzar una comprensión integradora de la cognición, algo que no puede lograrse sin comprender tanto el desarrollo normal como el desarrollo atípico del cerebro humano. Comprender el funcionamiento del sistema cognitivo adulto requiere entender cómo este se va construyendo con el desarrollo; a su vez, ese proceso de construcción tampoco puede ser entendido en su totalidad si no es posible explicar qué ocurre cuando el desarrollo sigue un patrón desviado. En este sentido, consideramos que la aproximación integradora de la NCD está en el buen camino y, en palabras de Antonio Machado, hace camino al andar.

Figura 17.4 Cambios en activación cerebral en niños con dislexia en regiones relacionadas con el lenguaje tras realizar una intervención que entrena el procesamiento fonológico. Adaptada de la fig. 1 de Temple *et al.*, *PNAS*, 2003.

Activación cerebral durante la realización
de una tarea de rimas (procesamiento fonológico).
Hemisferio izquierdo

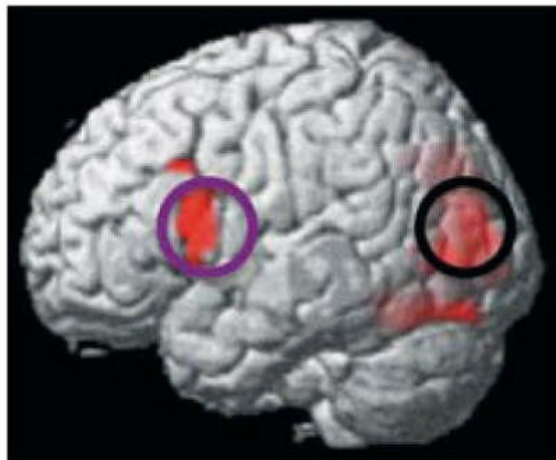
a) Niños lectores
con desarrollo típico



b) Niños lectores
con dislexia antes
de la intervención



c) Niños lectores
con dislexia después
de la intervención



Lecturas recomendadas

- Arnedo, M., Montes, A., Bembibre, J. y Triviño, M. (2015) *Neuropsicología infantil. A través de casos clínicos*. Madrid: Editorial Panamericana.
- Johnson M. H. y Haan M. de (2010). *Developmental Cognitive Neuroscience*. 3.^a ed. Hoboken, NJ: Willey-Blackwell.
- Nelson C. A. y Luciana, M. (2008) *Handbook of Developmental Cognitive Neuroscience*. 2.^a ed. Cambridge, MA: MIT Press.
- Peterson, R. L. y Pennington, B. F. (2012). Developmental dyslexia. *The Lancet*, 379 (9830): 1997-2007.

Referencias bibliográficas

- Anderson, V., Spencer-Smith, M. y Wood, A. (2011). Do children really recover better? Neurobehavioural plasticity after early brain insult. *Brain*, 134(8): 2197-2221.
- Ballantyne, A. O., Spilkin, A. M., Hesselink, J. y Trauner, D. A. (2008). Plasticity in the developing brain: intellectual, language and academic functions in children with ischemic perinatal stroke. *Brain*, 131(11): 2975-2985.
- Bunge, S. A. (2008). Changing minds, changing brains. *Human Development*, 51: 162-164.
- Bush, C. (2010). ADHD and attention networks. *Neuropsychopharmacology Reviews*, 35: 278-300.
- Cohen, L. y Dehaene, S. (2004). Specialization within the ventral stream: the case for the visual word form area. *NeuroImage*, 22, 466-476.
- Durston, S. (2008). Converging methods in studying attention-deficit/hyperactivity disorder: What can we learn from neuroimaging and genetics? *Development and Psychopathology* 20, 1133-1143.
- Eckert, M. (2004). Neuroanatomical markers for dyslexia: A review of dyslexia structural imaging studies. *The Neuroscientist*, 10, 362-371.
- Fabiano, G. A., Pelham Jr., W. E., Coles, E. K., Gnagy, E. M., Chronis-Tuscano, A. y O'Connor, B. C. (2009). A meta-analysis of behavioral treatments for attention-deficit/hyperactivity disorder. *Clinical Psychology Review*, 29, 129-140.
- Fair, D. A., Dosenbach, N. U. F., Church, J. A., Cohen, A. L., Brahmbhatt, S., Miezin, F. M. *et al.* (2007). Development of distinct control networks through segregation and integration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(33): 13507-13512.
- Gabrieli, J. D. (2009). Dyslexia: A new synergy between education and cognitive neuroscience. *Science*, 325, 280-283.
- Galaburda, A. M., LoTurco, J., Ramus, F., Fitch, R. H. y Rosen, G. D. (2006). From genes to behavior in developmental dyslexia. *Nature Neuroscience*, 9(10), 1213-1217.
- Galaburda, A., Sherman, G., Rosen, G., Aboitiz, F. y Geschwind, N. (1985). Developmental dyslexia: Four consecutive patients with cortical anomalies. *Annals of Neurology*, 18(2), 222-233.
- Gevensleben, H., Holl, B., Albrecht, B. Schlamp, D. Kratz, O., Studer, P., Rothenberger, A., Moll, G. H. y Heinrich, H. (2010). Neurofeedback training in children with ADHD: 6-month follow-up of a randomised controlled trial. *Eur Child Adolesc Psychiatry*, 19: 715-724.
- Gilmore, J. H., Shi, F., Woolson, S. L., Knickmeyer, R. C., Short, S. J., Lin, W. *et al.* (2012). Longitudinal development of cortical and subcortical gray matter from birth to 2 years. *Cerebral Cortex*, 22(11): 2478-2485.

- Gogtay, N., Giedd, J. N., Lusk, L., Hayashi, K. M., Greenstein, D., Vaituzis, A. C. *et al.* (2004). Dynamic mapping of human cortical development during childhood through early adulthood. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101(21): 8174-8179.
- Hermoye, L., Saint-Martin, C., Cosnard, G., Lee, S. K., Kim, J., Nassogne, M. C. *et al.* (2006). Pediatric diffusion tensor imaging: normal database and observation of the white matter maturation in early childhood. *NeuroImage*, 29: 493-504.
- Hessen, E., Nestvold, K., y Anderson, V. (2007). Neuropsychological function 23 years after mild traumatic brain injury: a comparison of outcome after pediatric and adult head injuries. *Brain Injury*, 21(9): 963-979.
- Hruby, G. G. y Goswami, U. (2011). Neuroscience on reading: A review for reading education researchers. *Reading Research Quarterly*, 46 (2): 156-172.
- Hulme, C. y Snowling, M. (2009). *Developmental Disorders of Language, Learning and Cognition*. Chichester: Wiley-Blackwell.
- IDA, International Dyslexia Association (2002). Página web <http://www.interdys.org/FAQ.htm>.
- Johnson, M. H. (2005) *Developmental Cognitive Neuroscience*. 2.^a ed. Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- y Pennington B.F. (1999). Series foreword. En H. Tager-Flusberg (ed.), *Neurodevelopmental Disorders*, p. ix. Cambridge, MA: MIT Press.
- Kinney, H. C., Brody, B. A., Kloman, A. S. y Gilles, F. H. (1988). Sequence of central nervous system myelination in human infancy. II. Patterns of myelination in autopsied infants. *Journal of Neuropathological Experimental Neurology*, 47(3): 217-234.
- Krain, A.L. y Castellanos, F.X. (2006). Brain development in ADHD. *Clinical Psychology Review*, 26: 433-444.
- Lebel, C., Walker, L., Leemans, A., Phillips, L. y Beaulieu, C. (2008). Microstructural maturation of the human brain from childhood to adulthood. *NeuroImage*, 40: 1044-1055.
- Lenroot, R. K. y Giedd, J. N. (2006). Brain development in children and adolescents: insights from anatomical magnetic resonance imaging. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 30(6): 718-729.
- Maurer, U., Brem S., Kranz F., Bucher K., Benz R., Steinhausen H-C. y Brandeis D. (2007): Impaired tuning of a fast occipito-temporal response for print in dyslexic children learning to read. *Brain*, 130, 3200-3210.
- McCandliss, B. D., Sandak, R., Beck, I. y Perfetti, C. (2003). Focusing attention on decoding for children with poor reading skills: Design and preliminary tests of the Word Building intervention. *Scientific Studies of Reading*, 7(1), 75-105.
- McNab, F., Varrone, A., Farde, L., Jucaite, A., Bystritsky, P., Forssberg, H., *et al.* (2009). Changes in cortical dopamine D1 receptor binding associated with cognitive training. *Science*, 323(5915): 800-802.
- Murmu, M. S., Salomon, S., Biala, Y., Weinstock, M., Braun, K. y Bock, J. (2006). Changes of spine density and dendritic complexity in the prefrontal cortex in offspring of mothers exposed to stress during pregnancy. *European Journal of Neuroscience*, 24(5): 1477-1487.
- Olesen, P. J., Westerberg, H. y Klingberg, T. (2004). Increased prefrontal and parietal activity after training of working memory. *Nature Neuroscience*, 7(1): 75-79.
- Paulesu, E., Demonet, J. F., Fazio, F., McCrory, E., Chanoine, V., Brunswick, N., Cappa, S. F., Cossu, G., Habib, M., Frith, C. D. y Frith, U. (2001). Dyslexia: cultural diversity and biological unity. *Science*, 291, 2165-2167.
- Pauli-Pott, U. y Becker, K. (2011) Neuropsychological basic déficits in preschooler at risk for ADHD: A meta-analysis. *Clinical Psychology Review*, 31, 626-637.
- Pennington, B. F. y Olson, R. K. (2005). Genetics of dyslexia. En M. Snowling y C. Hulme (eds.), *The Science of Reading: A Handbook* (pp. 453-472). Oxford: Blackwell.

- Petrides, M., Tomaiuolo, F., Yeterian, E. H. y Pandya, D. N. (2012). The prefrontal cortex: comparative architectonic organization in the human and the macaque monkey brains. *Cortex*, 48: 46-57.
- Rueda, M. R., Rothbart, M. K., McCandliss, B. D., Saccomanno, L. y Posner, M. I. (2005). Training, maturation, and genetic influences on the development of executive attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 102(41): 14931-14936.
- Shaw, P., Greenstein, D., Lerch, J., Clasen, L., Lenroot, R., Gogtay, N. *et al.* (2006). Intellectual ability and cortical development in children and adolescents. *Nature*, 440(7084): 676-679.
- , Kabani, N. J., Lerch, J. P., Eckstrand, K., Lenroot, R., Gogtay, N. *et al.* (2008). Neurodevelopmental trajectories of the human cerebral cortex. *Journal of Neuroscience*, 28(14): 3586-3594.
- Shaywitz, S. (2003). *Overcoming dyslexia: A new and complete science-based program for reading problems at any level*. Nueva York: Alfred A. Knopf.
- Sowell, E. R., Peterson, B. S., Thompson, P. M., Welcome, S. E., Henkenius, A. L. y Toga, A. W. (2003). Mapping cortical change across the human life span. *Nature Neuroscience*, 6(3): 309-315.
- Swanson, J., Baler, R. D. y Volkow, N. D. (2011) Understanding the effects of stimulant medications on cognition in individuals with ADHD: A decade of progress. *Neuropsychopharmacology Reviews*, 36, 207-226.
- Temple, E., Deutsch, G. K., Poldrack, R. A., Miller, S. L., Tallal, P., Merzenich, M. M. y Gabrieli, J. D. E. (2003). Neural deficits in children with dyslexia ameliorated by behavioral remediation: Evidence from functional MRI. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 100, 2860-2865.
- The Jyväskylä Longitudinal Study of Dyslexia (JLD)* (2012). Finnish Center of Excellence in Learning and Motivation Research
https://www.jyu.fi/ytk/laitokset/psykologia/huippututkimus/en/research/JLD_main.
- Tsujimoto, S. (2008). The prefrontal cortex: functional neural development during early childhood. *Neuroscientist*, 14: 345-358.
- Yeo, W. y Gautier, J. (2004). Early neural cell death: dying to become neurons. *Developmental Biology*, 274(2): 233-244.

Edición en formato digital: 2016

© Sociedad Española de Psicología Experimental, 2016

© Alianza Editorial, S. A., Madrid, 2016

Calle Juan Ignacio Luca de Tena, 15

28027 Madrid

alianzaeditorial@anaya.es

ISBN ebook: 978-84-9104-234-1

Está prohibida la reproducción total o parcial de este libro electrónico, su transmisión, su descarga, su descompilación, su tratamiento informático, su almacenamiento o introducción en cualquier sistema de repositorio y recuperación, en cualquier forma o por cualquier medio, ya sea electrónico, mecánico, conocido o por inventar, sin el permiso expreso escrito de los titulares del Copyright.

Conversión a formato digital: REGA

www.alianzaeditorial.es