

# **Neurofisiología – cátedra 1**

Prof. Reg. Adj. a cargo: Nancy China

## **Cerebro y memoria**

2025

## Índice

Preguntas para guiar la lectura.....	página 3
Introducción. Aprendizaje y memoria.....	página 4
Estructuras, procesos y fases temporales de la memoria.....	página 7
El paciente HM. Los efectos de la lesión del lóbulo temporal medial.....	página 11
Sistemas de memoria en humanos.....	página 22
Bibliografía consultada y referencias.....	página 33

## Preguntas para guiar la lectura

A continuación, se plantea una serie de preguntas para dirigir la lectura del presente material; léelas atentamente. Es posible que no tengas los conocimientos suficientes para responder algunas (o muchas de ellas). Sin embargo, podés reflexionar sobre qué se está preguntando y anotar las ideas que te van surgiendo, aunque no constituyan una respuesta formal.

Activar los conocimientos previos, aunque sean insuficientes, es una parte muy importante para aprender nuevos conceptos. ¿Por qué? Porque aprender conceptos implica asociar nuevas ideas a las ideas preexistentes, estructurarlas y darles una nueva organización.

1. ¿Qué es la memoria?
2. ¿Qué se entiende por procesos de la memoria?
3. ¿Qué tipo de información almacena la memoria?
4. ¿Cuántos sistemas de memoria existen?
5. ¿Qué tienen en común la memoria de humanos y animales?
6. ¿Se puede alterar la memoria de diferentes formas?

## Cerebro y memoria

### Introducción. Aprendizaje y memoria

Nuestra especie tiene una sorprendente capacidad de aprendizaje y memoria. Conocemos el sonido y el significado de miles de palabras, guardamos el recuerdo de innumerable cantidad de objetos, rostros, lugares, voces, olores, sonidos naturales y melodías, aprendemos y utilizamos una enorme cantidad de movimientos con los que manipulamos objetos del mundo en el que vivimos inmersos, almacenamos el recuerdo de miles de situaciones que experimentamos a lo largo de nuestra vida. La memoria es una propiedad extraordinariamente importante para la psiquis humana. Permite recordar la experiencia personal, aprehender los hechos del mundo, desarrollar el conocimiento conceptual, reconocer estímulos complejos (objetos, rostros, palabras), recuperar y sostener la información necesaria para resolver problemas, adquirir habilidades y hábitos. Todos los aspectos de la conducta humana son afectados por el aprendizaje y la memoria, desde las habilidades motoras y perceptuales hasta la motivación, la formulación de metas y el desarrollo de estrategias. Sin el soporte de las formas más complejas de la memoria humana, no sería posible la autoconsciencia y el sentimiento de ser uno mismo (conocido como el sentimiento de “self”).

Sin embargo, la memoria no es un fenómeno exclusivamente humano ni mucho menos. No hay especie animal que no modifique su conducta por medio del aprendizaje y la memoria. La conducta de los organismos vivos está siempre modelada por la herencia y el ambiente. Las especies animales, incluida la humana, comienzan su vida provistas con patrones de conducta útiles para la supervivencia. A través de mecanismos a los que llamamos aprendizaje y memoria, el ambiente modela cambios en la conducta y la cognición que modifican y complementan los patrones conductuales genéticamente determinados. Los organismos complejos vienen dotados de poderosos sistemas de aprendizaje, a través de los cuales, poco tiempo después del nacimiento, adquirirán la mayor parte de los conocimientos. También son sorprendentes las capacidades de aprendizaje y memoria que la investigación ha puesto en evidencia en especies menos complejas; desde el aprendizaje condicionado en insectos hasta la expresión flexible de la memoria en roedores. Las habilidades de memoria y aprendizaje de cada especie son el resultado de una historia evolutiva que ha conservado adaptaciones exitosas y ha acumulado modificaciones a lo largo de la filogenia, para resolver las demandas a las que se fueron enfrentando sus ancestros.

La memoria y el aprendizaje son un medio por el cual los organismos vivos nos adaptamos mejor al ambiente que nos rodea. Para Tulving (1996), la memoria es un “regalo de la naturaleza”, una habilidad que permite a los seres animados conservar y utilizar

información. Es un “truco” de la evolución que permite “comprimir” el tiempo físico y actuar más adecuadamente en un tiempo posterior, gracias a experiencias adquiridas en un tiempo anterior.

En este texto, nos referiremos al aprendizaje y la memoria como al conjunto de procesos a través de los cuales, las experiencias modifican el sistema nervioso y la conducta. En los organismos biológicos, la memoria y el aprendizaje son inseparables: la memoria siempre implica adquisición de información (aprendizaje), y no habría aprendizaje sin retención (memoria). Por eso, nos referiremos frecuentemente a sistemas (mecanismos o habilidades) de aprendizaje y memoria, utilizando muchas veces ambos términos de manera indistinta.

### ***Memoria: ¿una o varias?***

Hasta la década de 1970, el término “memoria” se aplicaba indistintamente a muchas facetas de la conducta humana: a una habilidad motora (¿recordás cómo andar en patines? ¿aprendiste a andar en bicicleta?), a una tarea de retención a corto plazo (¿podés repetir estos siete números?), a una tarea de escritura (¿recordás cómo se escribe la palabra “ambiente”?), a un conocimiento general (¿recordás cuál es la capital de Guatemala?) o a una experiencia personal (“recuerdo que en mi último cumpleaños...”). Una pregunta clave es si la retención de información en todas estas actividades está a cargo de un dispositivo único e indivisible o si, por el contrario, eso que llamamos memoria es en realidad un conjunto de sistemas diferentes.

En el estudio de la memoria, siempre confrontaron un enfoque unitario y otro no unitario. El primer enfoque sostiene que la memoria es una sola y, en cuanto a su sustrato biológico, generalmente adopta una posición globalista que considera que la memoria no está localizada en alguna región circunscripta del cerebro, sino que es una propiedad de todo el cerebro. La visión no unitaria sostiene que existen distintos tipos de memoria, y se apoya más en una concepción localizacionista, ya que afirma que estos sistemas están relacionados con diferentes estructuras circunscriptas del cerebro. Para el enfoque no unitario, la memoria no es una entidad monolítica, sino el resultado de un número de sistemas, separados e interactivos, que sirven a la función común de hacer posible la retención y utilización de conocimiento adquirido.

El enfoque no unitario actual se apoya en dos desarrollos conceptuales recientes: el concepto de los **procesos de memoria** y el de los **sistemas de memoria**. El concepto de procesos de memoria es un aporte de la psicología cognitiva y fue elaborado en el marco del paradigma del procesamiento de la información; propone que, en el estudio de la memoria, deben distinguirse procesos tales como la codificación, el almacenamiento y la recuperación. El concepto de sistemas de memoria es un aporte de la era de la neurociencia

cognitiva de la memoria y sostiene que existen diferentes sistemas de memoria, disociables entre sí.

### ***El enfoque neurocognitivo***

Los desafíos de las neurociencias en este dominio son identificar a) los sistemas, con sus regiones corticales y conexiones, b) los circuitos y c) los mecanismos básicos (celulares, sinápticos y moleculares) que intervienen en el aprendizaje y la memoria.

En la investigación de la memoria humana, los dos desarrollos conceptuales mencionados (procesos de memoria y sistemas de memoria) imponen un cambio en el objetivo. La búsqueda de un sustrato neural de la memoria cambia hacia la búsqueda de los sustratos neurales de los procesos (codificación, almacenamiento y recuperación) de cada uno de los diferentes sistemas de memoria. Esta reformulación es la que asume la neurociencia cognitiva y que se caracteriza por el estudio interdisciplinario de la memoria. Hay una convergencia creciente entre la psicología cognitiva, la neuropsicología y la neurociencia cognitiva, cuyos métodos relevantes son:

- 1) El método de la psicología experimental, utilizado por la psicología cognitiva, pone a prueba modelos de procesamiento de la información (por ejemplo, un modelo de memoria de trabajo) mediante tareas (pruebas) de memoria especialmente diseñadas, aplicadas a sujetos sanos.
- 2) El método lesional de la neuropsicología, pone a prueba esos mismos modelos, a través del estudio del rendimiento de personas con lesiones cerebrales espontáneas en tareas de memoria y del estudio de la localización de las lesiones.
- 3) Los estudios que utilizan imágenes funcionales (tomografía por emisión de positrones [PET] y resonancia magnética funcional [RMf]) ponen a prueba esos mismos modelos a través del estudio de la localización de las áreas activadas en el cerebro de personas normales cuando realizan tareas experimentales.
- 4) Otros métodos utilizados son el psicofarmacológico, que estudia el efecto de drogas sobre la memoria en pacientes que reciben medicación o en voluntarios sanos, y el método neurofisiológico, que estudia cambios en la actividad eléctrica cerebral durante las tareas de memoria.

Con respecto a los niveles de organización del sistema nervioso en el estudio de la memoria, se puede hacer una distinción entre estudios en animales y en humanos. Las investigaciones en animales de experimentación (como se vio en los estudios sobre habituación y sensibilización en *Aplysia*) permiten abordar los niveles de organización del SN más básicos, de menor escala espacial: los niveles neuronal, sináptico y molecular. En cambio, el nivel de organización más abordado en el estudio de las bases neurales de la memoria humana corresponde mayoritariamente al nivel de sistemas (uno de los niveles

de mayor escala espacial), y el mayor esfuerzo está dirigido a identificar las áreas cerebrales que se relacionan con los componentes de cada sistema de memoria. Los estudios neuropsicológicos y de imágenes funcionales son los que corresponden a este nivel de organización del SN. Los niveles neuronal, sináptico y molecular también son estudiados en humanos, pero con muchas más restricciones que en animales.

## **Estructuras, procesos y fases temporales de la memoria**

En el estudio psicológico de la memoria, se han propuesto modelos cognitivos que distinguen y/o privilegian tres categorías de componentes: estructuras, procesos y representaciones (Vega, 1984). Las **estructuras** son los componentes relativamente estáticos de los modelos de memoria y tienen propiedades específicas tales como el tipo de información con el que operan, la capacidad de almacenamiento, el tiempo de retención y el formato de la información que contienen. Los **procesos** son el aspecto dinámico, las operaciones, cambios o computaciones que se realizan sobre la información: la información se codifica, se analiza, se combina, se agrupa, se almacena, se recupera, etc. Las **representaciones** se refieren al formato simbólico que tiene la información de la memoria (representaciones fonológicas, semánticas, visuales, espaciales, etc.).

### ***Estructuras de la memoria***

Un típico modelo estructural de la memoria es el clásico modelo de Atkinson y Shiffrin (1968), representado esquemáticamente en la figura 1. Es un modelo multicomponente que incluye tres estructuras denominadas almacenes:

- a) Un almacén o memoria sensorial de duración muy breve (memoria icónica para la información visual, y memoria ecoica para la información auditiva) que forma parte de los procesos perceptivos.
- b) Un almacén o memoria a corto plazo (MCP) en la que se almacena y manipula la información. La capacidad de almacenamiento de la MCP es limitada y de breve duración, de unos pocos segundos, salvo que medie un proceso de repaso. En la MCP se llevan a cabo procesos cognitivos complejos, como el razonamiento y la resolución de problemas.
- c) Un almacén o memoria a largo plazo (MLP) en el que la información se retiene por períodos mucho más largos. El flujo de la información propuesto por el modelo asume que la MCP es un paso obligado para el ingreso y la salida de información hacia y desde la MLP. Además, la probabilidad de trasvasar información a la MLP depende del tiempo en que la información se mantiene en la MCP.

Este modelo fue muy importante en la investigación psicológica. Sin embargo, una serie de datos empíricos y cuestionamientos teóricos han minado su influencia. Entre otras, hay dos evidencias que lo cuestionan: 1) la demostración de que la profundidad de la

codificación influye más en la conservación a largo plazo que el tiempo en que la información permanece en la MCP, y 2) los casos de pacientes lesionados cerebrales que rendían mal en las pruebas típicas de MCP, pero que a pesar de ello eran capaces de trasvasar información a la MLP.

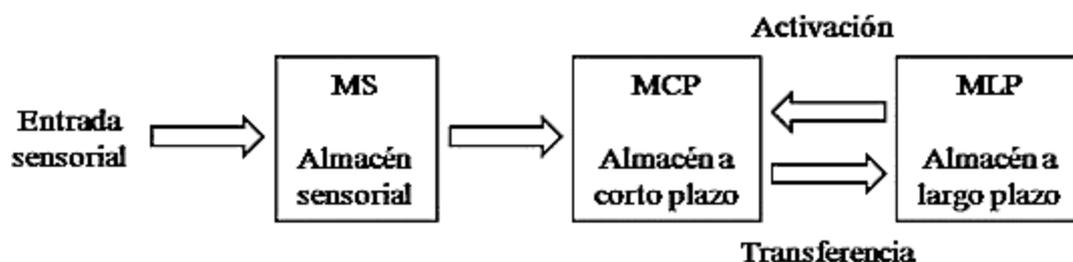


Figura 1. Modelo multialmacén de Atkinson y Shiffrin (1968)

### ***Procesos de la memoria***

Un enfoque alternativo al de los modelos estructurales fue el de los procesos de la memoria que pone más énfasis en el estudio de los aspectos dinámicos del tratamiento de la información, que en la descripción de estructuras. La memoria se presenta como una serie de operaciones bien definidas, al menos conceptualmente, tales como la codificación, el almacenamiento y la recuperación. Estos procesos se describen mejor a través del análisis de una prueba de memoria construida sobre la base de este enfoque teórico. Una típica tarea experimental de memoria (y también algunos tests clínicos diseñados para evaluar la memoria de los pacientes) está compuesta básicamente por tres partes: 1) la presentación al sujeto de algún tipo de material para ser recordado, 2) un intervalo de retención y 3) una prueba de restitución del material presentado para medir cuánta información se retuvo. Estas tres partes se corresponden con los tres procesos de la memoria: la codificación, el almacenamiento y la recuperación.

En la primera parte de la prueba, se le presenta al paciente una serie de estímulos para ser recordados: puede ser una lista de palabras, una serie de dibujos de objetos (libro, perro, tenaza, etc.), o una sucesión de fotografías de rostros desconocidos. Previamente se le dan las instrucciones, que pueden ser de distinta naturaleza y tienen notable influencia en la tarea; por ejemplo: “le voy a decir algunas palabras, preste atención porque luego de un tiempo le voy a pedir que las recuerde” o “le voy a dar una serie de palabras, clasifíquelas en seres vivos y objetos inanimados”, o “copie esta figura” sin advertirle que luego se le pedirá que la dibuje de memoria. La naturaleza del material y las instrucciones de la tarea influyen en la codificación, son variables importantes para el ingreso y la organización de la información en un almacén de memoria. Esta primera parte de la prueba corresponde al proceso de **codificación**, es decir, al proceso de ingreso de la información a un almacén de memoria.

La segunda parte de la prueba corresponde al proceso de **almacenamiento** (o de retención) y es el período de tiempo durante el cual la información debe ser retenida. Algunos tests especifican la duración de esta parte en 10 o 20 minutos. Para controlar experimentalmente esta fase, resulta crucial que el sujeto no continúe tratando la información (por ejemplo, repitiendo mentalmente la lista de palabras, denominando los dibujos, o repasando en su mente las imágenes de los rostros que acaba de ver). Para evitar que el sujeto continúe recodificando la información, se le suele dar otra tarea que ocupe su atención; de esta manera se impide el repaso mental de la información. En la práctica clínica, se aprovecha ese tiempo para tomar otro test.

La tercera y última parte consiste en la **recuperación** de la huella de memoria. Se trata de comprobar cuánto conserva el sujeto de la información codificada en la primera parte. Hay diferentes maneras de hacerlo:

- Mediante el **recuerdo o evocación libre**. El paciente debe referir qué información recuerda, sin ninguna facilitación por parte del entrevistador. Habitualmente se le pide que diga las palabras que recuerda o que dibuje los objetos que se le mostraron.
- Mediante el **reconocimiento**. Por ejemplo, se le presentan varias palabras (algunas presentadas previamente y otras no presentadas) y el paciente debe indicar cuáles estaban en la lista presentada en la primera parte. De manera similar, cuando se evalúa el recuerdo de dibujos o rostros, tiene que reconocer si los que se le muestran en esta instancia se le presentaron previamente. Lógicamente, en las listas para el reconocimiento se incluyen los “blancos”, es decir, estímulos presentados en la lista original, y “distractores”, estímulos no presentados en la lista original.

La recuperación es un proceso de carácter activo. Esto se pone de manifiesto en el hecho de que la cantidad de información recuperada a través del recuerdo o evocación libre es siempre menor que la recuperada a través del reconocimiento, tanto en sujetos normales como en pacientes.

La información no se conserva por siempre; las huellas experimentan una disminución progresiva de su almacenamiento a la que se denomina **olvido**. Recordamos muchos detalles de un acontecimiento en los días siguientes, muchos menos a los dos meses, y muy pocos a los dos años, salvo que volvamos sobre él reiteradamente. La velocidad del olvido depende también de la naturaleza de la información (hay recuerdos que conservamos algunas semanas y otros que nos acompañan toda la vida). Además, las huellas de memoria pueden remodelarse mediante la aparición de nuevas huellas que interactúan con las anteriores. Una de las causas de la modificación de las huellas es la propia rememoración, porque crea una nueva huella y refuerza la anterior. La **recodificación** es un concepto proveniente de la experimentación psicológica y se refiere al proceso activo de remodelación de la huella, que depende de la actividad realizada por el sujeto.

En síntesis:

- 1) La **codificación** es el proceso mediante el cual la información es introducida y organizada (codificada) en un almacén de memoria. Es el proceso que permite la formación de las huellas de memoria. Esta etapa depende de la calidad del proceso perceptivo y de la profundidad de la codificación; también está modulada por factores no específicos, pero cruciales, como la atención o la motivación.
- 2) El **almacenamiento** es el sostenimiento de la información en el almacén durante el intervalo de retención. Es el proceso por el cual se conserva la información y se previene su olvido.
- 3) La **recuperación** es el uso de la información retenida. Es el proceso que permite acceder a las huellas almacenadas.

### **Fases temporales de la memoria**

Los modelos de fases temporales de la memoria son utilizados con frecuencia en las investigaciones neurobiológicas del aprendizaje y la memoria. El aspecto principal que enfocan es el del tiempo que tarda en desvanecerse la huella de memoria (la duración de la retención del aprendizaje). Así se distinguen memorias breves, a corto plazo, a mediano plazo, a largo plazo y permanentes, según que la huella de memoria dure respectivamente segundos, minutos a horas, muchas horas a días, semanas a años, y muchos años.

El modelo de fases temporales de la memoria, aunque tiene cierta semejanza con el modelo estructural psicológico de Atkinson y Shiffrin (1968), se diferencia de éste porque no asume cada fase como una estructura (psicológica o fisiológica) diferente, ni asume una relación determinada entre las distintas fases. Las fases temporales se interpretan como estadios sucesivos de un mismo proceso de formación de una huella de memoria (figura 2).



**Figura 2. Modelo de fases temporales de la memoria como estadios sucesivos**

Los modelos de fases temporales recogen un aspecto importante del modelo de Atkinson y Shiffrin: el procesamiento serial de la información. En estos modelos, una huella de memoria almacenada a largo plazo debió pasar previamente por los estadios breve inicial, de corto y de mediano plazo, para constituirse, finalmente, en una memoria de largo plazo. La investigación neurobiológica intenta dilucidar los mecanismos subyacentes a

estos estadios y, en particular, los mecanismos de la consolidación. Con el término **consolidación**, se alude al mecanismo por el cual una huella de memoria a corto plazo se estabiliza como huella de memoria a largo plazo. Rosenzweig (1997) remarca que, aunque algunas memorias duren segundos y otras meses, esto no prueba que las memorias de corto plazo y de largo plazo estén basadas en mecanismos biológicos distintos. En cambio, otros autores, como hemos visto en los experimentos con *Aplysia*, asumen que la duración a corto y largo plazo depende de mecanismos sinápticos y moleculares diferentes.

## **El paciente HM: los efectos de la lesión del lóbulo temporal medial**

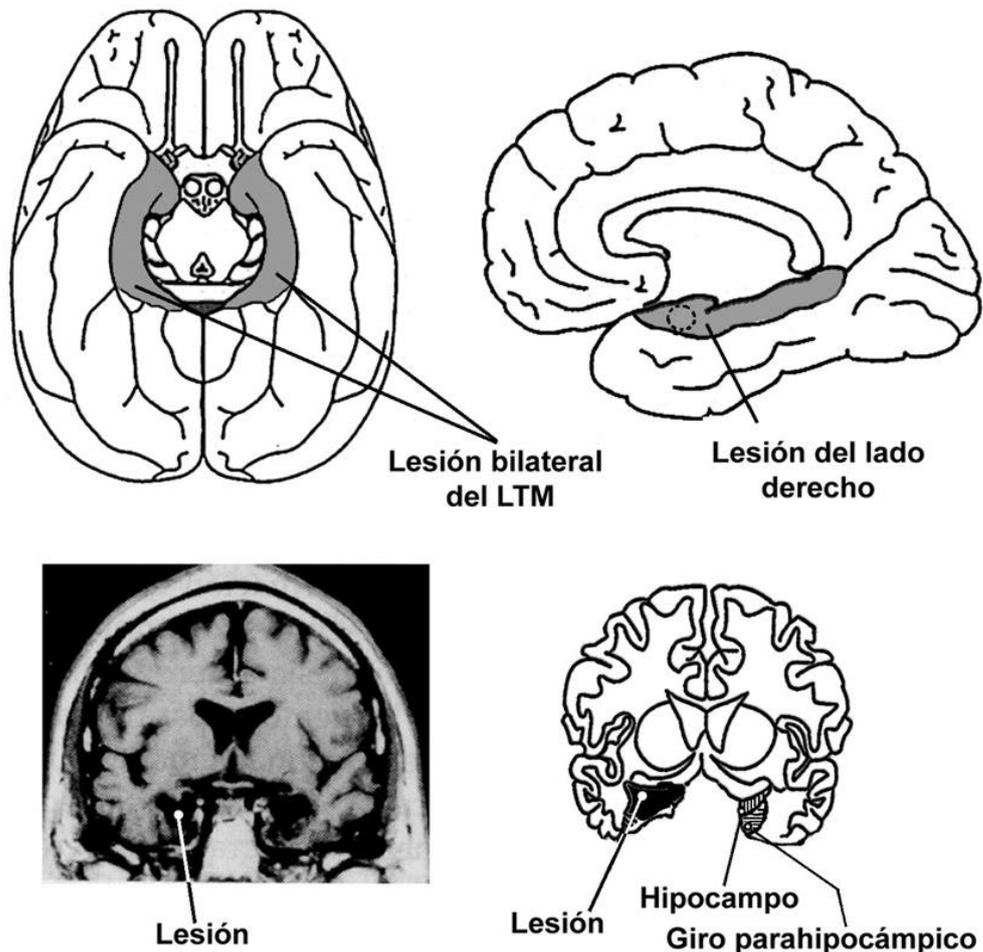
El caso del paciente HM es el más famoso de la historia de la neuropsicología de la memoria. Nos detendremos en él porque su estudio fue crucial para desarrollar muchas de las ideas actuales sobre el funcionamiento de la memoria (Parkin, 1996).

HM nació en 1926. A los 7 años de edad sufrió un traumatismo de cráneo que le provocó una pérdida de consciencia de cinco minutos de duración. Tres años después, tuvo su primera crisis epiléptica; las crisis fueron aumentando en frecuencia y severidad hasta comprometer su vida cotidiana. A los 16 años, dejó la escuela secundaria y comenzó a trabajar como mecánico. En ese momento, tenía 10 crisis de tipo *petit mal* por día (crisis de ausencias durante las cuales perdía el contacto con el entorno) y una crisis de tipo *grand mal* (convulsiones y pérdida de la conciencia) por semana. Su cuadro no respondía a las medicaciones utilizadas; fue empeorando progresivamente hasta comprometer su calidad de vida. Sus médicos consideraron que una operación neuroquirúrgica era la única forma de aliviar la enfermedad.

La cirugía de la epilepsia se iniciaba en esos tiempos como un tratamiento experimental. Se había observado que la extirpación de la corteza medial del lóbulo temporal (en adelante, lóbulo temporal medial, LTM) aliviaba a los pacientes con crisis epilépticas, cuyo foco epileptógeno se localizaba en esa región. Pero aún no se habían medido adecuadamente los efectos sobre la memoria que producían las lesiones del LTM; tampoco se había prestado atención a la literatura neuropsicológica previa que, aunque escasa, sí los había reportado. Dado que, en HM, el electroencefalograma no había mostrado una franca lateralización del foco epileptógeno, se decidió realizar una extirpación bilateral de la corteza temporal medial. El paciente fue operado en el Instituto Neurológico de Montreal en septiembre de 1953; la extirpación abarcó las siguientes estructuras mediales de ambos lóbulos temporales: dos tercios del hipocampo incluyendo el uncus, el giro parahipocámpico y el núcleo amigdalino (figura 3).

Como resultado de la cirugía, la epilepsia mejoró significativamente, necesitó menos medicación, las crisis de tipo *grand mal* se presentaron sólo una vez por año y las crisis de tipo *petit mal* ya no afectaban su vida cotidiana. Sin embargo, la extirpación bilateral de la

corteza temporal medial produjo un déficit de memoria severo e irreversible. La memoria de HM dejó de almacenar nuevos recuerdos, aunque sí recordaba gran parte de su pasado. También podía realizar múltiples tareas complejas, por ejemplo, leer el diario y comentar las noticias con otras personas; pero en cuanto enfocaba su atención en otra cosa, olvidaba lo leído y con quién lo había comentado.



**Figura 3. La ablación bilateral del lóbulo temporal medial en HM**

Arriba a la izquierda: esquema de la base del cerebro en el que se muestra la lesión bilateral del lóbulo temporal medial (LTM). Arriba a la derecha: esquema de la cara interna del hemisferio derecho que muestra la lesión de ese lado y la ubicación del núcleo amigdalino en la profundidad del lóbulo temporal (no visible en la superficie).

Abajo a la izquierda: imagen de resonancia magnética nuclear (RMN) del cerebro de HM (Corkin y cols., 1996), corte frontal, que muestra la ausencia de tejido cerebral en la región del hipocampo y del giro parahipocámpico de ambos lados (sólo se señala un lado). Abajo a la derecha: esquema de un corte frontal que muestra, de un lado, la ubicación del hipocampo y del giro parahipocámpico, y del otro lado, la ubicación de la lesión en un corte frontal (la lesión fue bilateral).

Un año y medio después de la cirugía, HM comenzó a ser evaluado por la psicóloga Brenda Milner. Los estudios en HM sometieron a prueba los principales supuestos sobre la memoria planteados por la teoría psicológica, en especial algunas diferenciaciones

dicotómicas que caracterizaron el estudio reciente de la memoria tales como: memoria de corto plazo/de largo plazo, memoria semántica/episódica, memoria explícita/implícita. El caso también aportó evidencia sobre la independencia de los procesos de memoria como la codificación, el almacenamiento y la recuperación. El relato del caso HM nos servirá para desarrollar el concepto de los procesos de memoria y utilizaremos las dicotomías para introducir la idea de múltiples sistemas de memoria que retomaremos más adelante en una sección específica.

### ***Alteración pura de la memoria sin compromiso del cociente intelectual***

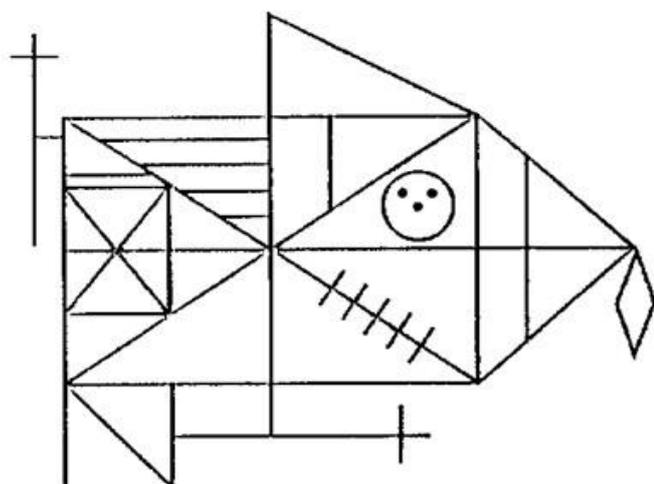
La extirpación bilateral de ambos LTM aparentemente sólo afectó la memoria de HM. Las funciones motoras y sensitivas no resultaron alteradas, el lenguaje estaba conservado al igual que los procesos perceptivos (visuales, táctiles y auditivos), y sólo se constató un déficit en el olfato. Su cociente intelectual (CI) luego de la cirugía era de 122, normal, incluso más alto que el CI antes de la cirugía, probablemente debido a la influencia negativa de las crisis epilépticas frecuentes y/o la cantidad de medicación que recibía. En cambio, las medidas formales de memoria eran muy bajas; en la escala de memoria de Wechsler, alcanzó un cociente de memoria (CM) de 67, muy bajo, si se lo compara con el de la población normal (media de 100, desvío estándar de 15).

HM también falló en muchas otras pruebas de memoria. En la copia y el recuerdo de la figura compleja de Rey-Osterrieth (figura 4), pudo realizar sin ningún problema la primera parte de la prueba, que consiste en copiar un dibujo lineal abstracto con múltiples detalles. Sin embargo, unos minutos después, no podía reproducir nada de memoria (sin el modelo presente) y ni siquiera recordaba que lo había copiado. La realización correcta de la copia mostraba que HM conservaba sus habilidades perceptivas visuales y visuoconstructivas, que disponía de estrategias adecuadas (por ejemplo, copiar primero los componentes más globales de la figura y luego los detalles) y que podía codificar la información visual a ser recordada. Esto contrastaba con la pérdida total de esa información tan sólo unos minutos después, lo que reflejaba una falla en el almacenamiento.

Otras pruebas mostraron que la amnesia era global, es decir, afectaba el almacenamiento de todo tipo de información, independientemente de su modalidad (visual, auditiva, espacial, táctil, verbal, de rostros y de objetos), aunque el tratamiento de esos tipos de información, en sí mismo, no estaba alterado.

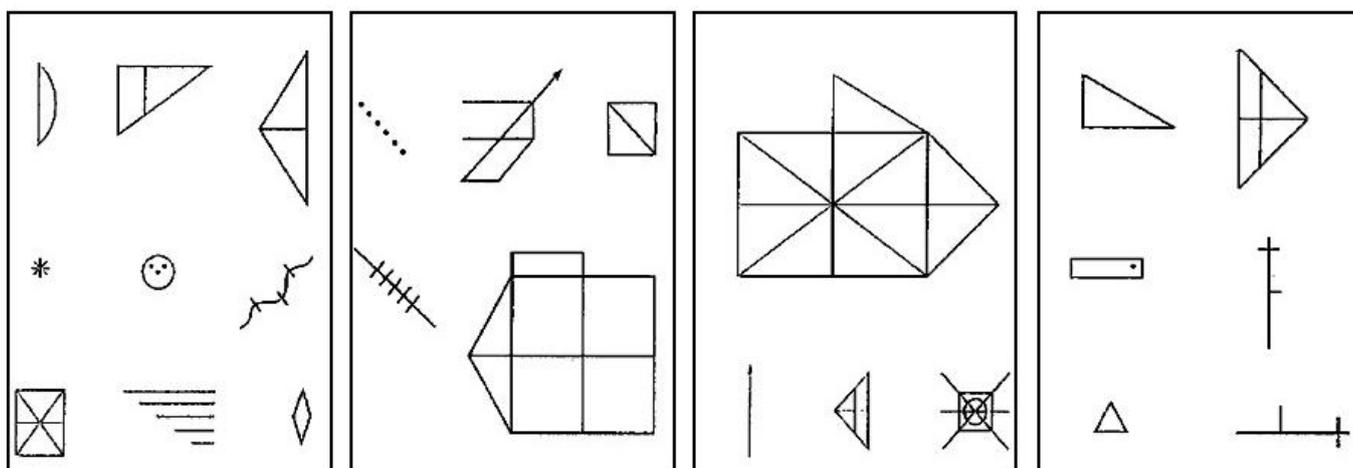
La severidad de la amnesia de HM, en contraste con la conservación de otras funciones intelectuales, aportó fuerte evidencia para sostener que la memoria es una función discreta, separable de otras funciones, como el lenguaje o la atención. También permitió refutar la idea de que la memoria dependía o era una propiedad de la actividad global de la corteza. La amnesia global y severa como resultado del daño de regiones cerebrales

circunscriptas sólo puede explicarse si se acepta que la memoria depende de la actividad de componentes neurales localizados.



**Figura 4. Prueba de la figura compleja de Rey-Osterrieth**

La prueba consta de cuatro partes: 1) copia, 2) recuerdo inmediato (3 minutos después de finalizada la copia), 3) recuerdo diferido (30 minutos después de finalizada la copia), y 4) reconocimiento (el paciente tiene que elegir entre varios dibujos, aquéllos que pertenecen a la figura. Arriba a la izquierda: el modelo utilizado para la copia. Abajo: láminas con opciones para el reconocimiento.



### ***Amnesia anterógrada/amnesia retrógrada; almacenamiento/almacén/recuperación***

El déficit de memoria que presentó HM después de la cirugía se conoce como **amnesia anterógrada** y se define como la dificultad o incapacidad para *almacenar* nueva información a partir del momento de la lesión. Es una “pérdida a medida”, pues a medida que ingresa la información, se pierde. Esta dificultad para almacenar nuevos recuerdos contrastaba con la conservación de su memoria de la mayoría de los acontecimientos experimentados antes de la cirugía. Se denomina **amnesia retrógrada** a la “dificultad o incapacidad para recuperar información ya adquirida, previamente a la lesión”. HM tenía una severa amnesia anterógrada y sólo una pequeña amnesia retrógrada, ya que podía recuperar la mayoría de los eventos experimentados en su pasado; sólo estaban afectados los eventos de un período de uno a dos años previos a la cirugía.

Durante la internación posterior a la cirugía, HM podía fácilmente inferir que estaba en un hospital, pero no recordaba cómo había llegado hasta allí. Sabía su nombre, fecha y lugar de nacimiento, su dirección, su oficio, a qué escuela había concurrido, cómo se

llamaban sus padres y otros familiares, y muchos otros datos autobiográficos ocurridos desde dos años antes de la cirugía hacia atrás. En cambio, luego de la cirugía, no podía reconstruir qué había hecho el día anterior, qué había comido o quién lo había visitado unas horas antes. Sabía la fecha de su cumpleaños, pero no cuál era su edad actual. En abril de 1955 dio como fecha, marzo del 1953, y como edad, 27 años (ya tenía 29 años). Años más tarde, cuando se le preguntaba su edad respondía siempre una cifra equivocada, mucho menor que la verdadera. No pudo aprender su nueva dirección (se mudó poco después de la cirugía), ni aprender el camino que lo llevaba a su nueva casa, no podía reconocer objetos nuevos, aunque los utilizara frecuentemente, no podía recordar dónde los colocaba, ni siquiera la ubicación de los muebles en su nueva casa. No pudo aprender el nombre de sus médicos y psicólogos, ni reconocer sus rostros, ni recordar que lo habían evaluado una y otra vez. No recordaba el fallecimiento de su madre producido varios años después de la cirugía y no podía decir quién cuidaba de él, cuando finalmente quedó internado en un geriátrico. Releía muchas veces revistas viejas sin que su contenido le resultara familiar. Para decir la hora y cuál era la estación del año, miraba por la ventana tratando de orientarse por la luz y el clima. Sin memoria que registre el curso de los acontecimientos, se encontraba desorientado en el tiempo. Sin aprender y recordar los nuevos lugares y los nuevos itinerarios, sin saber dónde estaba unos momentos antes y cómo había llegado al lugar en que se encontraba, también estaba desorientado en el espacio. Parecía una persona que tomaba consciencia de su entorno sin comprender plenamente la situación; llegó a comentar “es como despertar de un sueño, es como si todo acabara de ocurrir”. La amnesia anterógrada de HM resultó irreversible y persistía cuando fue reevaluado muchos años después; ya no podía ingresar en su memoria los episodios de su vida, todas las experiencias nuevas se perdían en cuanto el paciente cambiaba su foco de atención. Para HM, después de la extirpación bilateral del LTM, todo ocurría por primera vez, su reloj se había detenido para siempre.

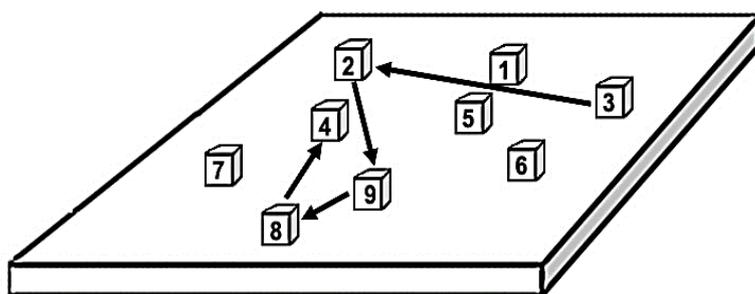
El contraste entre la severa incapacidad para formar nuevos recuerdos (amnesia anterógrada severa) y la conservación de la mayoría de los recuerdos adquiridos antes de la lesión (amnesia retrógrada leve) constituye evidencia a favor de la independencia de los procesos de codificación, almacenamiento y recuperación. En efecto, mientras que el almacenamiento de nueva información le resultaba imposible, HM tenía conservados sus procesos de codificación (por ejemplo, la copia de la figura de Rey-Osterrieth) y de recuperación (podía buscar y referir acontecimientos experimentados mucho tiempo antes de la lesión). Además, se hizo evidente que las estructuras del LTM eran esenciales para el almacenamiento de la memoria episódica, pero que no constituían el almacén mismo; si HM aún disponía de los recuerdos adquiridos antes de la lesión, las huellas de memoria, por lo tanto, debían estar localizadas en otras estructuras cerebrales.

## **Memoria a corto plazo (MCP)/memoria a largo plazo (MLP)**

Un hecho notable en HM era su capacidad para operar con información compleja durante un breve período de tiempo. Por ejemplo, podía leer las noticias y comentarlas de manera pertinente con otros, pero en cuanto cambiaba el foco de atención, olvidaba las noticias y también el episodio de haberlas comentado. Esta capacidad de HM para sostener la información durante un breve período de tiempo, en contraste con su severa amnesia anterógrada, constituye una disociación entre la conservación de su MCP y la alteración en su capacidad para transferir nuevas huellas a la MLP.

Una manera de medir la capacidad de la memoria de corto plazo es la llamada **amplitud o span de dígitos** (digit span). La prueba se utiliza para determinar el número máximo de dígitos aleatorios, presentados una única vez, que una persona puede repetir correctamente. En la prueba, se le pide a la persona evaluada que repita una serie creciente de dígitos (por ejemplo: 3-5, luego 2-7-4, después 9-6-8-1, etc.). Cada combinación de dígitos se presenta una única vez, no se repite. Los sujetos normales pueden reproducir  $7 \pm 2$  dígitos (es decir, de 5 a 9 dígitos), luego de una única presentación. HM tenía un span de dígitos de 6, es decir, una amplitud normal.

En la MCP, también pueden conservarse otros tipos de información, por ejemplo, información visuoespacial. En la prueba de Corsi, utilizada para evaluar la amplitud (span) visuoespacial, se pone al paciente frente a una tabla sobre la que se ubican cubos (figura 5), los cubos están numerados, pero los números no están visibles para el paciente, sino sólo para el experimentador. Se le pide al paciente que recuerde y reproduzca la secuencia con la que el experimentador toca los cubos. El experimentador realiza secuencias de movimientos (toques) siempre diferentes, y va aumentando el número de toques cuando la persona evaluada responde de manera correcta; se mide la cantidad de movimientos correctos que la persona puede retener y reproducir siguiendo el mismo orden. Lo que la tarea demanda es recordar una serie creciente de localizaciones en el espacio. HM, igual que los sujetos normales, logró reproducir secuencias de alrededor de 5 movimientos.



**Figura 5. Prueba de Corsi**

Se utiliza para evaluar la amplitud (span) visuoespacial. El evaluador realiza secuencias crecientes de movimientos; en este ejemplo, 5 toques: 3-2-9-8-4. El paciente no ve los números y debe repetir la secuencia. Se mide la cantidad de movimientos correctos que el paciente puede retener y reproducir respetando el orden. Lo que se retiene son localizaciones espaciales. También se puede solicitar al paciente que realice los movimientos en un orden inverso al del evaluador; de esta manera se evalúa no sólo la retención, sino también la manipulación mental de la información.

En lo que suele denominarse MCP hay dos aspectos importantes, uno es que la información se conserva durante un breve período de tiempo y sólo mientras se mantiene la atención en la tarea. El otro aspecto, tanto o más relevante, es que en este espacio de memoria de corta duración se realizan operaciones cognitivas. Cuando HM leía las noticias o las comentaba, no sólo conservaba la información, sino que además realizaba operaciones de comparación, evaluación, inferencia, etc. La denominación “memoria de trabajo” describe mejor que el término MCP la naturaleza de lo que, como veremos más abajo, parece ser un sistema de memoria diferenciado. Tanto el span de dígitos como el visuoespacial se pueden tomar de manera inversa (el paciente tiene que reproducir la secuencia presentada por el examinador al revés), de esta manera se involucra a la memoria de trabajo más directamente, ya que además de retener la información, el paciente debe manipularla mentalmente, realizar la operación mental de invertir la secuencia para responder correctamente. Habitualmente la reproducción en orden inverso muestra una amplitud algo menor que la reproducción en orden directo.

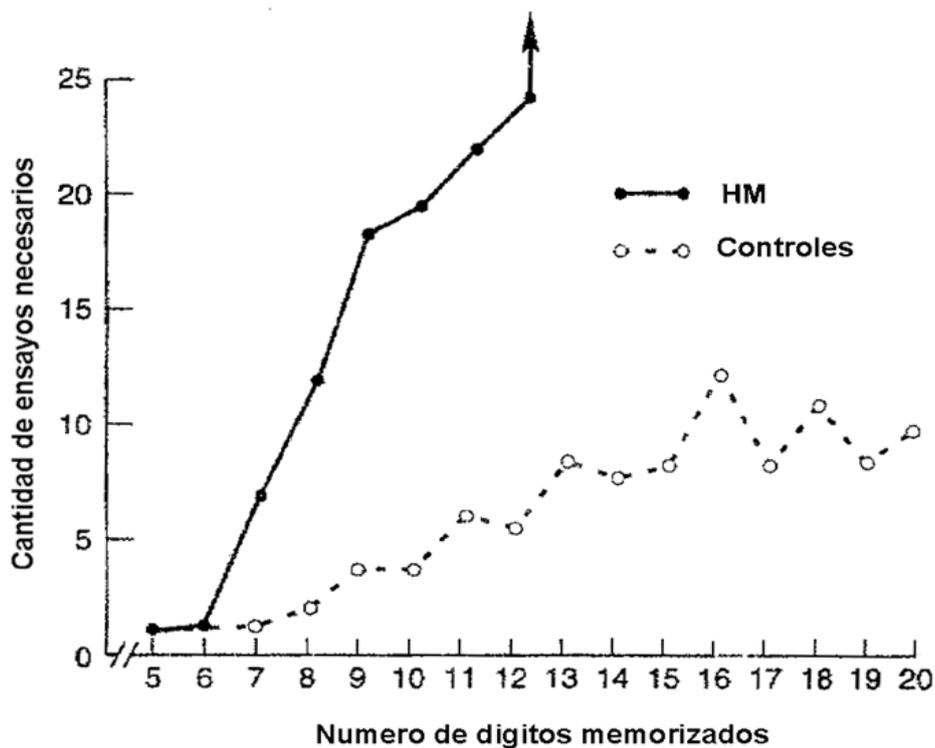
El contraste entre la MCP conservada y el almacenamiento en la MLP alterado también fue estudiado en HM mediante otras pruebas (figura 6, en la siguiente página).

### ***Memoria episódica (ME)/Memoria semántica (MS)***

La memoria episódica (ME) se refiere a la conservación a largo plazo de los eventos experimentados por el sujeto. La memoria semántica (MS) se refiere a la conservación a largo plazo de los conocimientos generales del mundo (conceptos) que van adquiriendo los sujetos. En la ME, el “contexto” de la información, es decir, el tiempo, el lugar y otros aspectos que acompañan al evento que experimentamos, forma parte de la huella de memoria y resulta crucial para la misma; por ejemplo, el recuerdo de que “en 1982, visité a mi hermano en París, donde se encontraba exiliado después del golpe de estado” es una típica huella de memoria episódica que guarda información sobre el tiempo, el lugar y el significado personal de la información. No ocurre así con las huellas de MS. El concepto de “manzana” o el de “París es la capital de Francia” no va acompañado de los datos sobre el tiempo y el lugar en que fue adquirido dicho conocimiento, la información contextual no forma parte de las huellas de la MS.

HM también aportó evidencias para la discusión sobre la dicotomía ME/MS. El dato objetivo destacado fue la discrepancia entre su cociente de inteligencia (CI) que era normal y su cociente de memoria (CM) que era extremadamente bajo. Se considera que un buen rendimiento en la escala de inteligencia de Wechsler (WAIS), que arroja un puntaje de CI, requiere un buen funcionamiento semántico conceptual, y dado que el CI de HM era normal, se concluyó que tenía un buen funcionamiento semántico. Se considera que un mal rendimiento en la escala de memoria de Wechsler refleja una alteración de la memoria

episódica, y dado el bajo CM de HM, se concluyó que tenía una alteración de la ME. Es decir, una disociación entre CI conservado y CM disminuido.



**Figura 6. Amplitud de dígitos + 1**

El contraste entre el estado de la MCP y el almacenamiento en la MLP puede estudiarse mediante la prueba llamada “amplitud de dígitos + 1”. En esta prueba, se le presenta al sujeto una secuencia de dígitos (por ejemplo, 2-8-5-4-9-1) y se le repite la misma secuencia hasta que la puede reproducir correctamente. Cuando lo logra, se le agrega un dígito a esa secuencia (por ejemplo, 2-8-5-4-9-1-7) y así sucesivamente. Se mide la cantidad de repeticiones necesarias para que el sujeto repita cada secuencia de dígitos. HM y los sujetos normales lograron reproducir 6 dígitos con una sola presentación. En cambio, mientras que los sujetos normales lograban aprender secuencias de 20 dígitos con menos de 15 ensayos, HM necesitó 17 ensayos para aprender una secuencia de 9 dígitos. Cuando se supera la capacidad de la MCP ( $7 \pm 2$  dígitos), la posibilidad de repetir una secuencia mayor depende del aprendizaje a largo plazo que, en esta prueba, se logra a través de la repetición. El rendimiento de HM y de los sujetos normales fue diferente cuando la secuencia superaba la capacidad de la MPC; los sujetos normales desarrollaron una curva de aprendizaje y HM no pudo hacerlo. Lo mismo sucedió con la variante visuoespacial de esta tarea, la prueba llamada “amplitud de toques de cubos + 1”, en la que se debe aprender, a través de repeticiones, secuencias de localizaciones espaciales. HM sólo logró aprender una secuencia de 7 (un toque más que su span visuoespacial) luego de 12 repeticiones.

Sin embargo, no todo el procesamiento semántico estaba conservado porque, si bien HM conservaba los conceptos adquiridos antes de la lesión, tenía alterado el almacenamiento de nuevas memorias semánticas. Por ejemplo, era incapaz de adquirir nuevos términos y su vocabulario estaba congelado en la década de 1950. Veinte años después de su cirugía, sólo había incorporado un puñado de nuevas palabras (entre ellas

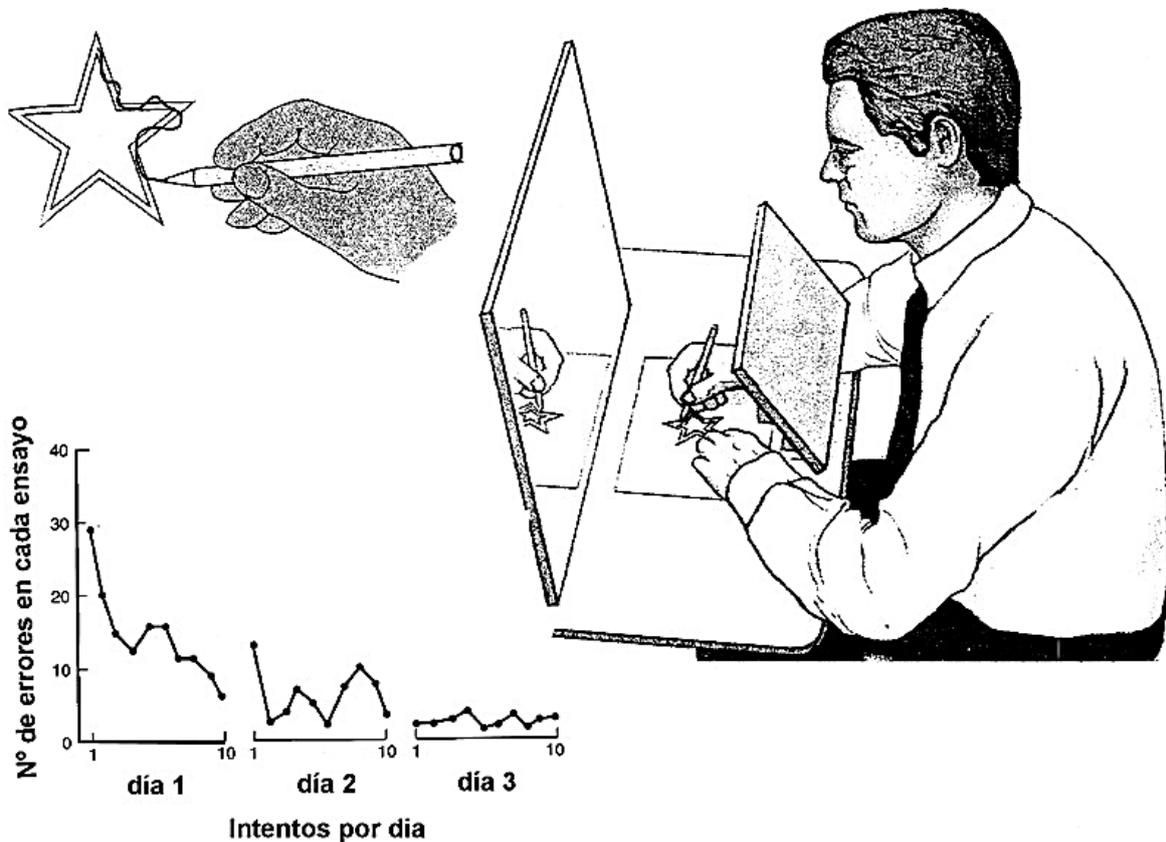
“rock’n roll” y “ayatola”). Por lo tanto, pese a la discrepancia entre el rendimiento en la escala de inteligencia y la escala de memoria, HM no parecía mostrar una verdadera disociación entre ME y MS. En ambos tipos de memoria, mostraba conservación de huellas adquiridas antes de la lesión e imposibilidad de almacenar nuevas huellas.

### ***Amnesia severa/conservación de Memoria procedural (MP)***

Una pregunta importante era si HM conservaba alguna capacidad de almacenar nueva información a largo plazo. Ya hemos visto que no podía almacenar nuevas memorias episódicas ni nuevas memorias semánticas. A pesar de esto ¿era capaz de almacenar alguna nueva información a largo plazo?

Brenda Milner respondió a estas preguntas mediante experimentos que evaluaban la memoria procedural y la memoria perceptiva en HM. Sus resultados mostraron que, pese a su severa amnesia anterógrada, HM conservaba su capacidad para aprender y conservar a largo plazo muchas habilidades motoras y sensoriomotoras.

La memoria procedural fue evaluada mediante la tarea del dibujo en espejo. Esta prueba consiste en darle al paciente un dibujo en doble línea de una estrella y pedirle que trace con un lápiz una línea entre las dos del modelo, evitando cruzarlas. Esta tarea es sencilla si la realizamos bajo el control visual directo. Pero la prueba consiste en realizarla bajo el control visual indirecto, a través de un espejo. En estas condiciones, el espejo distorsiona la imagen del movimiento, sobre todo para el trazado de diagonales (figura 7, en la siguiente página). Las dificultades que entraña esta tarea son reconocidas por toda persona que aprende a afeitarse, a maquillarse o a cortarse el pelo frente al espejo. Al principio, se cometen muchos errores, pero progresivamente se logra aprender el control visual de los movimientos manuales a través del espejo. En esta prueba, HM logró un rendimiento similar a los sujetos normales: mostró una disminución de los errores a medida que realizaba los ensayos y conservó la nueva habilidad aún luego de varias semanas, es decir a largo plazo (Milner, 1965). Lo contrastante era que, en cada ensayo, el paciente no recordaba haber sido sometido a la prueba anteriormente. La lesión impedía que HM pudiera almacenar estos eventos en su memoria episódica, pero no le impedía almacenar a largo plazo las nuevas habilidades sensoriomotoras. Esto sugiere que, en los sujetos normales, en tareas de este tipo (o situaciones cotidianas de naturaleza semejante), hay dos sistemas de memoria actuando simultáneamente en paralelo: un sistema almacena información sobre el evento (ME), y el otro almacena la nueva habilidad sensoriomotriz (MP). HM también rindió normalmente en otros aprendizajes de tipo procedural, por ejemplo, en la adquisición de reflejos condicionados.



**Figura 7. Dibujo de la estrella en espejo**

Arriba a la derecha: dispositivo utilizado para la prueba. El sujeto puede ver su mano sólo a través del espejo; esto distorsiona el control visual del movimiento, ya que el espejo invierte los movimientos de aproximación y alejamiento al mismo. Esto hace muy intrincado el seguimiento de las diagonales. Arriba a la izquierda: detalle del rendimiento en la prueba, que muestra la forma de contabilizar los errores; cada cruce de la doble línea de la estrella cuenta como un error. Abajo a la izquierda: rendimiento de HM en los 10 ensayos llevados a cabo durante tres días consecutivos. Se observa una curva de aprendizaje (produce cada vez menos errores) y la conservación del mismo a largo plazo.

La conservación de distintas formas de aprendizaje y memoria procedural, en contraste con la severa amnesia anterógrada en HM, fue otra evidencia sólida para sostener que existen distintos sistemas de memoria.

### ***Formas explícita/implícita de recuperación de la memoria***

HM mostró una disociación sorprendente entre su dificultad para recuperar la información de manera explícita y la conservación de la recuperación implícita, automática, no consciente. Esa disociación se observó en la prueba del espejo en la cual HM no podía recuperar de manera explícita la huella episódica (no recordaba haberla realizado) ni tenía conciencia de poseer esa habilidad, pero ponía de manifiesto de manera implícita que conservaba la huella de memoria procedural al resolver correctamente la tarea. La

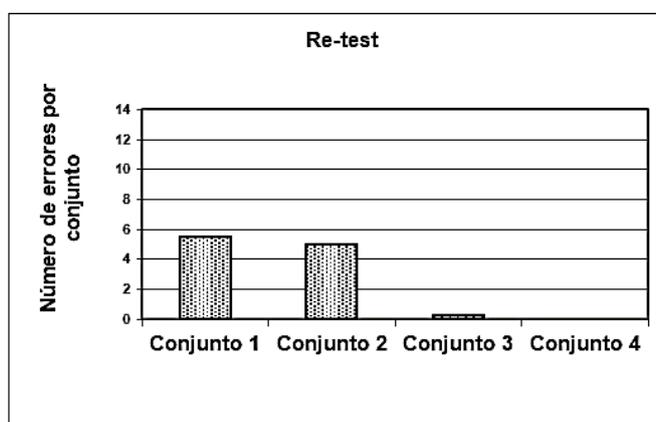
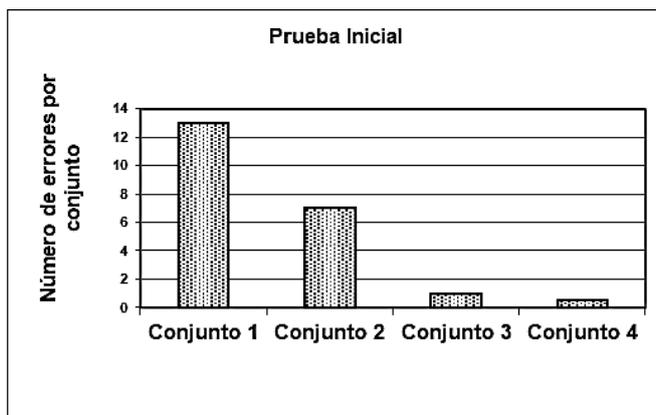
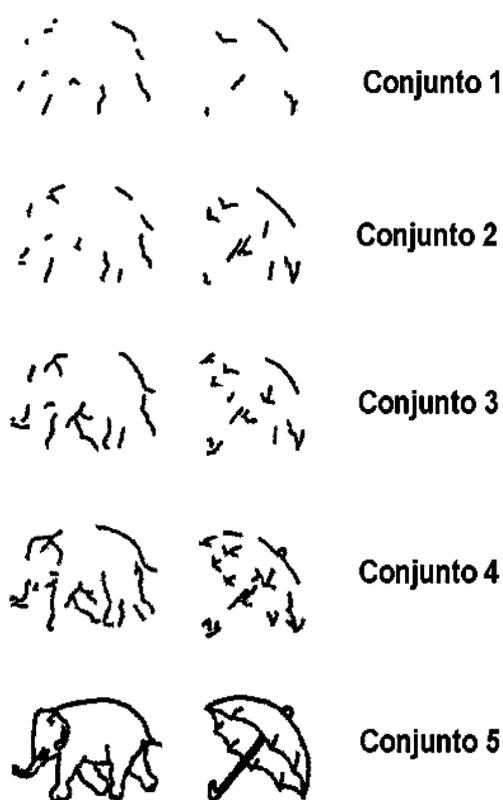
ejecución correcta mostraba que había adquirido implícitamente y conservaba la nueva habilidad sensoriomotora a largo plazo.

La misma disociación puede observarse en una tarea de aprendizaje perceptivo como la prueba de dibujos incompletos (figura 8, en la siguiente página). En esta prueba se le presenta al paciente 20 dibujos lineales de objetos (elefante, paraguas, etc.). Para cada dibujo, hay cinco versiones (conjuntos 1 a 5) que van desde lo más incompleto (en el conjunto 1, la línea del dibujo tiene muchos segmentos borrados) hasta el dibujo con el trazo completo (conjunto 5). En la prueba inicial, se le muestra al paciente el conjunto 1 de los 20 dibujos más fragmentados; si el paciente reconoce algún objeto, se retiran las siguientes versiones, menos fragmentadas, de ese objeto. A continuación, se le muestran los dibujos del conjunto 2 en los que cometió errores. Si identifica nuevos dibujos, se procede a retirar sus versiones menos fragmentadas en el conjunto 3, pero se dejan aquellos en los que no logra la identificación y así sucesivamente hasta que identifica el dibujo. Se contabiliza el número de errores que el paciente comete por cada conjunto y lógicamente hay menos errores a medida que los dibujos están más completos. Se repite la toma (re-test) con intervalos de una hora o más, y se miden los errores de la misma forma, comparando el rendimiento entre la prueba inicial y los sucesivos re-tests. En los sujetos normales, se observa un aprendizaje que se refleja en la disminución del número de errores. En HM también se observó una franca mejoría en el re-test que se mantenía aún cuatro meses después. El mejor rendimiento en el re-test se debe al contacto anterior con los dibujos. Aquí, la recuperación de la información previa es indirecta, automática, no consciente (implícita). HM mejoraba en la tarea de reconocer dibujos, pese a que no podía recuperar consciente y voluntariamente (de manera explícita) esa misma información, ni siquiera recordaba haber realizado la prueba una hora antes (Milner, Corkin & Teuber, 1968).

### ***Relevancia del caso HM***

Es una dramática paradoja que, aunque HM nunca pueda recordarlo, es el paciente que más ha contribuido al desarrollo de la investigación de la memoria. La relevancia del caso de HM se debe a la relativa pureza del trastorno, al conocimiento preciso de la lesión que produjo sus déficits y también al estudio minucioso que se pudo realizar en él. Fue estudiado por destacados psicólogos, neurólogos y neuropsicólogos. Fue sometido a muchísimas pruebas y siempre se mostró afable, paciente y bien dispuesto a llevarlas a cabo. Es cierto que cada vez que se le tomaba una prueba, para él era la primera vez, ya que tan pronto como terminaba la prueba o cambiaba de actividad, olvidaba el episodio. Pero también, y tal vez relacionado con la extirpación bilateral de los núcleos amigdalinos, raramente se quejaba de algo, tenía cierta dificultad para reportar e interpretar sus estados internos y sobre todo mostraba una naturaleza plácida y afable, que no siempre se observa en los pacientes amnésicos. Desde el punto de vista de la investigación, es importante

señalar la influencia que puede llegar a tener el estudio de un único caso aislado cuando ideas teóricas fundamentadas se contrastan mediante pruebas cuidadosamente diseñadas.



**Figura 8. Prueba de los dibujos incompletos**

A la izquierda: versiones 1 a 5 de los dibujos del elefante y del paraguas, dos de los 20 estímulos de la prueba. A la derecha: rendimiento de HM en la prueba inicial y en el re-test. Se observa una disminución en el número de errores en el re-test, lo cual se atribuye al contacto previo con los estímulos, a pesar de que HM no recordaba haber sido sometido a la prueba inicial.

## Sistemas de memoria en humanos

La hipótesis de múltiples sistemas de memoria fue propuesta por Endel Tulving (1984), pero forma parte de una visión no unitaria de la memoria que reconoce antecedentes filosóficos, psicológicos y neuropsicológicos mucho más antiguos. Sobre la base de evidencia convergente proveniente de la investigación psicológica, neuropsicológica y neurofisiológica de los últimos 20-30 años, la hipótesis de múltiples sistemas de memoria sostiene que la memoria no es una entidad monolítica indivisible, sino que, por el contrario, existen múltiples sistemas de almacenamiento y uso de la información. Estos sistemas pueden distinguirse porque: a) llevan a cabo diferentes funciones cognitivas y conductuales, b) procesan diferentes tipos de información, c) tienen diferentes principios de procesamiento, d) tienen diferentes sustratos neurales, y e) aparecen en distintos momentos a lo largo de la evolución filogenética y el desarrollo ontogenético. Desde una

perspectiva evolutiva, los distintos sistemas de memoria parecen haber evolucionado porque dieron una mejor respuesta que el/los sistemas anteriores a las nuevas demandas ambientales. En organismos como los seres humanos, eso que llamamos memoria y que intuitivamente parece un fenómeno único, es el producto de la actividad de un número de sistemas separados e interactivos, apoyados en la actividad de distintas regiones y combinaciones de regiones del cerebro. Todos los sistemas tienen una función común: hacer posible la utilización de conocimiento adquirido y almacenado para mejorar la respuesta del individuo a las demandas del ambiente.

Se utilizan tres criterios para caracterizar un sistema de memoria (Eichenbaum y cols., 1999): i) es un conjunto interrelacionado de procesos que permiten almacenar y recuperar un tipo específico de información, ii) puede ser descrito como una lista de propiedades que rigen su modo de operación, y iii) puede ser disociado de otros sistemas de memoria sobre la base de evidencia convergente proveniente de estudios psicológicos y neurocientíficos. Con estos criterios a la vista, se han postulado cinco sistemas de memoria en los seres humanos (Tulving 1984; Schacter y Tulving, 1994; Tulving 1996; Eichenbaum y col., 1999; Markowitsch, 2000). Ellos son: 1) la memoria procedural, 2) los sistemas de representación perceptual, 3) la memoria semántica, 4) la memoria de trabajo y 5) la memoria episódica (tabla 1). No es un número definitivo; la investigación futura puede encontrar nuevas subdivisiones, sobre todo dentro de lo que se reúne bajo la denominación de memoria procedural.

**Tabla 1. Sistemas de aprendizaje y memoria humanos (Tulving, 1995)**

Sistema	Otras denominaciones	Subsistemas	Forma de recuperación
Procedural (MP)	No declarativa	Aprendizaje no asociativo simple Condicionamiento simple Habilidades motoras Habilidades cognitivas	Implícita
Sistemas de representación perceptual (SRP)	No declarativa	Forma auditiva de las palabras Forma visual de las palabras Descripción estructural	Implícita
Semántica (MS)	Genérica, factual Conocimiento	Espacial Relacional	Implícita
Memoria de trabajo (MdT)	Primaria Inmediata	Visual Auditiva	Explícita
Episódica (ME)	Personal Autobiográfica De eventos		Explícita

Nota: otros autores (Squire & Zola-Morgan, 1996) consideran que la memoria semántica y la memoria episódica forman parte de un único sistema al que llaman “memoria declarativa”.

## **Memoria procedural (MP)**

El sistema de MP es el más antiguo filogenéticamente y su amplia difusión entre las especies refleja su alto valor adaptativo; parece apropiado para adaptar a los individuos a los aspectos menos variables del medio ambiente. Ha sido explorado más temprana e intensamente en animales que en humanos, y habitualmente se incluye dentro del mismo a los siguientes subsistemas: a) el aprendizaje no asociativo (como la habituación y la sensibilización estudiadas en invertebrados como la *Aplysia*, pero también en mamíferos), b) el aprendizaje asociativo (como el condicionamiento clásico estudiado en invertebrados y mamíferos, y el condicionamiento operante estudiado en mamíferos); c) los hábitos motores complejos o habilidades conductuales y d) las habilidades cognitivas. Como vemos, Tulving incluye bajo el término MP a una amplia variedad de formas de memoria y aprendizaje, con lo que la categoría resulta bastante heterogénea. Pese a ello, hay algunas características comunes a todos los subsistemas de MP. En primer lugar, operan largamente fuera de la consciencia. Estos sistemas permiten adquirir y activar (codificar y recuperar) respuestas adecuadas a determinados estímulos, o resolver un enigma mecánico de manera refleja o automática, sin participación de actividades cognitivas complejas como la evaluación, la inferencia o la toma de decisiones. La adquisición es gradual, generalmente por repetición, muchas veces por ensayo y error, y la recuperación es implícita (automática, no consciente). En un reflejo condicionado (condicionamiento clásico), por ejemplo, la respuesta se adquiere por repetición y se activa automáticamente ante la presencia del estímulo condicionado, no es generada de manera “voluntaria o consciente” por parte del animal, ni es el resultado de una evaluación cognitiva del estímulo.

En sus formas más simples, los contenidos de la MP consisten en la modulación de respuestas motoras a estímulos sensoriales; la sensibilización y la habituación son ejemplos de este tipo. Los subsistemas más complejos, como los hábitos motores, pueden ser descritos como algoritmos complejos que rigen secuencias de operaciones motoras bajo el control de información sensorial. Por ejemplo, andar en bicicleta requiere coordinar la secuencia y/o la simultaneidad de los movimientos de los cuatro miembros (pedaleo y control del manubrio) y de los músculos del tronco para asegurar la posición del cuerpo sobre el asiento, todo bajo control multisensorial: vestibular (equilibrio), visual, propioceptivo y táctil. Por cierto, en este ejemplo, la habilidad procedural consiste sólo en la coordinación de movimientos, y no incluye aspectos como la decisión de subirse a la bicicleta, elegir un trayecto o definir un punto de llegada, que son aspectos de la tarea que implicarían un control consciente.

Las personas estamos provistas de formas de aprendizaje y memoria asociativos y no asociativos, y el subsistema de los hábitos motores alcanza niveles muy sofisticados. Sin embargo, existe una diferencia importante entre la MP de los animales y la de las personas. Muchos mamíferos poseen un subsistema de hábitos motores muy desarrollado, incluso

se los puede entrenar para andar en bicicleta, tal como vemos en el circo. Pero en los humanos, a diferencia de los animales, los algoritmos procedurales también operan con representaciones cognitivas. Por ejemplo, leer en voz alta una secuencia de letras es una habilidad cognitiva de tipo procedural en la que un conjunto de reglas (unas 50 para el español) regulan las correspondencias entre letras y sonidos; la adquisición de gramáticas artificiales también ha sido señalada como una habilidad procedural cognitiva.

La información almacenada en los subsistemas de MP se expresa siempre mediante una respuesta conductual abierta o manifiesta; por eso, se los ha llamado sistemas “de acción conductual” (por oposición a los otros sistemas de memoria llamados “de representación cognitiva”). Aún en las personas, animales dotados de consciencia y lenguaje, el contenido de la MP permanece inaccesible a la descripción consciente y no puede expresarse en oraciones declarativas, como sí pueden expresarse los contenidos de otros sistemas de memoria. Por ejemplo, la habilidad para sostener el palo de una escoba en la punta del dedo, la de dibujar bajo control visual a través de un espejo, o la habilidad para mantener el equilibrio sobre una bicicleta, sólo se expresan mediante la acción conductual manifiesta y los sujetos no pueden describir verbalmente en qué consiste la habilidad.

Otro aspecto distintivo de la MP es que su almacenamiento no incluye el contexto espacio-temporal en el que ocurre el aprendizaje. El sujeto aprende y almacena la información necesaria para “hacer algo”, pero no dónde, cuándo, y cómo lo aprendió. Esta información contextual es irrelevante para los fines adaptativos de la MP; no importa cuándo, dónde y cómo aprendí a andar en bicicleta para evitar caerme; tampoco es importante cuándo, dónde y cómo un animal adquiere un reflejo condicionado para que el estímulo condicionado juegue su rol de señalar la probabilidad de que ocurra un peligro o de que aparezca una fuente de alimento.

### *Estructuras neurales relacionadas con la MP*

¿Qué estructuras cerebrales forman parte del sustrato neural de la MP? Como se trata de una categoría bastante heterogénea, con varios subsistemas, es probable que haya también una variedad de subsistemas neurales. Los datos anatómicos son inferidos a partir del estudio de personas con lesiones cerebrales, de las imágenes cerebrales funcionales (PET y RMf) en personas normales y de estudios con lesiones experimentales en animales.

Las estructuras neurales relacionadas con distintas formas de memoria procedural son, por un lado, los componentes del sistema motor: los **núcleos grises de la base**, la **corteza motora**, el **cerebelo** y, por el otro, componentes de los sistema emocionales que intervienen en los reflejos condicionados aversivos como los **núcleos amigdalinos**.

## ***Sistemas de representación perceptual (SRP)***

Estos sistemas se relacionan con el aprendizaje y la memoria de información perceptual. El término perceptual destaca que la información sensorial procesada no consiste en estímulos aislados (como son los “estímulos señal” estudiados por los etólogos o los estímulos incondicionados y condicionados estudiados por Pavlov). En cambio, la información que procesan los SRP consiste en conjuntos complejos de estímulos sensoriales, que pueden ser descriptos como un agrupamiento de rasgos en patrones estructurados, como el conjunto de rasgos que forman una cara o la forma visual de un objeto o una letra.

Los SRP se relacionan con el fenómeno denominado ***priming*** (efecto de primacía o facilitación). El priming de repetición describe algunas de las características de operación del sistema. El *priming de repetición* consiste en que la identificación de un estímulo resulta facilitada por la exposición a ese estímulo en un encuentro anterior. Por lo tanto, la frecuencia de ocurrencia del estímulo es importante. Los experimentos muestran que cuanto más se frecuenta un estímulo, menos tiempo y menos rasgos perceptivos se necesitan para identificarlo, tal como surge de la prueba con dibujos incompletos referida más arriba.

Dentro de los SRP, se han descrito varios subsistemas de dominio específico: el sistema de las formas visuales de las palabras, el de las formas auditivas de las palabras y el de la descripción estructural de los objetos; también se ha propuesto un subsistema para las formas de los rostros. En cuanto al contenido de información que almacenan estos sistemas, se considera que son representaciones de su forma y estructura perceptual, no de su significado. Estos subsistemas son pre-semánticos, operan con y dependen del procesamiento de la forma y la estructura de las palabras y objetos, y no operan con ni dependen de sus propiedades semánticas. Así, las formas visual y auditiva de las palabras se refieren a la secuencia de letras y sonidos de las palabras, y no al significado de las mismas.

La codificación y la recuperación de las huellas de los SRP son de naturaleza implícita, automática, no consciente. Una persona normal no puede evitar que la repetición de un estímulo facilite su percepción posterior, ni puede eludir la identificación perceptual de un estímulo conocido.

En términos generales, se considera que el sustrato neural de los SRP incluye como componentes críticos a las ***áreas corticales secundarias de la parte posterior del cerebro***, que rodean a las áreas de proyección sensorial primaria visual y auditiva.

## ***Memoria semántica (MS)***

En la década de 1970, la idea dominante era que sólo existía una única memoria a largo plazo (MLP). Tulving (1972) propuso distinguir dos formas de MLP: la memoria semántica (MS) y la memoria episódica (ME). De esta manera, retomaba una antigua distinción entre el conocimiento de los objetos del mundo y los recuerdos verdaderos; por ejemplo, la distinción entre el conocimiento de que París es la capital de Francia, y el recuerdo de un viaje realizado a París. En el enfoque de múltiples sistemas de memoria, se considera que la MS y la ME son dos sistemas independientes, aunque tienen estrechas relaciones y comparten componentes de procesamiento.

El sistema de MS permite adquirir y almacenar información sobre los hechos del mundo en un sentido amplio. Incluye los conocimientos y creencias que la gente elabora, posee y usa. Este sistema almacena de manera estructurada conocimientos generales (“animales y vegetales son seres vivos”) y específicos (“Buenos Aires es la capital de Argentina”, “Picasso era un pintor español”), concretos (los conceptos de “casa”, “martillo”) y abstractos (los conceptos de “malicia”, “bondad”), obtenidos de manera espontánea (“el fuego quema”) o por transmisión cultural (“San Martín y Bolívar fueron líderes de la emancipación latinoamericana”). La memoria semántica es plástica en el sentido de que los conceptos se van modificando con la experiencia o con nuevas informaciones enciclopédicas; su desarrollo en la infancia se refleja, por ejemplo, en el aumento del vocabulario.

La representación estructurada del conocimiento semántico constituye un modelo interno del mundo real. Estos conocimientos son el material necesario para el pensamiento. Los conocimientos semánticos no contienen los datos sobre el tiempo y el lugar particular en que fueron adquiridos. Esto contrasta a la MS con la ME; el conocimiento de que París es la capital de Francia no incluye el momento y el lugar en que fue adquirido, mientras que el recuerdo de un viaje realizado a París está claramente insertado en coordenadas de tiempo, espacio y circunstancias personales. En este sentido, la MS está constituida por los conocimientos compartidos por los miembros de una cultura, tales como el significado de las palabras, las propiedades de los objetos y los hechos de dominio colectivo.

La MS suele explorarse mostrándole dibujos de objetos a la persona que se está evaluando y pidiéndole que los nombre, ya que la representación semántica es el nexo necesario entre el dibujo y el nombre del objeto: el reconocimiento perceptual del dibujo permite el acceso al concepto y el concepto permite activar su nombre (o etiqueta verbal). También puede explorarse pidiéndole a la persona que defina una palabra, un objeto dibujado, o que diga si el estímulo pertenece o no a una categoría, si posee o no un atributo (por ejemplo, ¿qué es un loro?, ¿es un animal?, ¿tiene plumas?).

Con respecto a los sustratos neurales relacionados con el sistema de MS: 1) las **estructuras del LTM** parecen jugar un papel importante en la *codificación* de nuevas memorias semánticas, 2) el *almacén* mismo, el “lugar” en que se almacenan los conceptos requiere la integridad de las **áreas de asociación multimodal** (regiones terciarias parieto-temporales, regiones laterales del lóbulo temporal y prefrontal) y, 3) las **áreas prefrontales laterales del hemisferio izquierdo** son importantes para la *recuperación* de la MS.

### **Memoria episódica (ME)**

La ME nos permite codificar, almacenar y recuperar acontecimientos específicos experimentados personalmente; por ejemplo, a qué escuela primaria fuimos, con quién nos encontramos en la fiesta familiar la semana pasada, qué le contamos confidencialmente nuestro mejor amigo en el último encuentro, qué preguntas nos hicieron en el examen final, qué trayecto recorrimos para llegar a la facultad. La ME nos permite almacenar información sobre episodios o eventos experimentados personalmente.

Las huellas de ME son representaciones multimodales y multidominio porque están compuestas por representaciones cognitivas elaboradas sobre la base de información sensorial de diversa modalidad (visual, táctil, olfativa, propioceptiva), que pertenecen a distintos dominios (semántico, verbal, de objetos, de rostros, de relaciones espaciales y temporales). Además, están incluidas en una matriz de tiempo subjetivo; por ejemplo, “nos conocimos cuando cursaba mi último año de estudio, a los seis meses le propuse matrimonio y al año nos casamos”. Las huellas contienen los datos esenciales del acontecimiento (el casamiento) y el contexto, es decir las coordenadas de tiempo y lugar que permiten su inclusión en una matriz de otros acontecimientos personales. También, con un esfuerzo cognitivo adicional, es posible recuperar otra serie de datos anexos de diferente relevancia (dónde se celebró la boda, quiénes concurren, qué ropas vestían, etc.).

Para que un contenido se codifique en la ME, no sólo debe referirse a un acontecimiento. Comparemos dos frases: “San Martín cruzó los Andes y derrotó a los realistas españoles en Chile” y “en 1982, visité a mi hermano en París donde se había exiliado escapando de los secuestros que siguieron al golpe de estado de 1976”. Ambas frases relatan acontecimientos, pero la primera no se refiere a un acontecimiento personalmente experimentado y, por lo tanto, no tiene, según palabras de William James, el “calor y la intimidad” que identifica a los recuerdos episódicos como experiencias personales. La primera frase expresa conocimiento semántico, culturalmente adquirido, de un acontecimiento histórico (MS). La segunda frase expresa el recuerdo episódico de una experiencia personal (ME). Incluso el relato de un acontecimiento ocurrido a distancia puede formar parte de una memoria episódica personal: “recibí un llamado telefónico

antes de salir para el trabajo, alguien me dijo que mi hijo se había accidentado, que había caído con su bicicleta desde un puente y estaba herido junto a la ruta”. Las memorias episódicas se distinguen por la “consciencia auto-noética”, que es la capacidad que nos permite percibir conscientemente que un recuerdo corresponde a una experiencia de nuestro propio pasado personal.

La memoria episódica es esencial para orientarnos en el tiempo y el espacio. La consciencia que tenemos del lugar en el que nos encontramos se ve considerablemente reforzada al saber cómo hemos llegado a él, lo que a su vez contribuirá en gran medida a guiarnos hacia nuestro objetivo. La pérdida de la orientación temporal y espacial es una de las características más invalidantes de la amnesia.

La codificación y la recuperación de la ME son explícitas, requieren la participación de la consciencia y de procesos cognitivos complejos. La recuperación de la ME es singularmente diferente de la de otros sistemas de memoria porque implica una recolección consciente de los acontecimientos experimentados en el pasado personal. Es la única que nos permite viajar mentalmente a través del tiempo subjetivo, desde el presente al pasado y al futuro. La recuperación de la ME nos permite volver a experimentar o revivir experiencias previas y proyectarlas a experiencias similares en el futuro. Como señala Tulving, es el único sistema de memoria que “mira al pasado”; la recuperación de las huellas de otros sistemas no permite visitar el pasado porque estas huellas no contienen información sobre las circunstancias del aprendizaje (contexto). Cuando hacemos uso de un concepto (MS), cuando una huella de un SRP nos facilita el reconocimiento de un objeto, o cuando utilizamos una habilidad procedural para resolver una tarea motora, aunque esos aprendizajes ocurrieron en el pasado, en ninguno de estos casos la huella nos lleva a reexperimentar el pasado, ni necesita hacerlo para cumplir su función adaptativa. Lo adquirido en el pasado simplemente ha mejorado las condiciones del organismo para actuar en el presente, sin la necesidad (ni la posibilidad) de reexperimentar (revivir) el pasado. Sólo la ME es una reexperimentación del pasado.

Se considera a la ME como el sistema de memoria de aparición más reciente en la filogenia (evolución) de las especies y probablemente en los humanos tenga características muy singulares por su relación con la consciencia. Schacter y Tulving (1994) consideran que ha surgido de la memoria semántica a través de la memoria de trabajo. Es el sistema que madura más lentamente en el niño y el que se ve más tempranamente afectado en los ancianos. Los niños y los ancianos muestran que tienen conservada la adquisición semántica (nuevos conceptos), mientras que no pueden reportar el episodio en que se adquiere la información (ME).

En la clínica, la ME puede explorarse pidiéndole al paciente el relato de los acontecimientos personales recientes o autobiográficos, que deben verificarse a través de

un informante confiable (generalmente, un familiar próximo, sano). También se puede evaluar pidiéndole un relato de los acontecimientos de dominio público más o menos recientes (acontecimientos deportivos, políticos, artísticos, incluso información banal de dominio público “¿cómo fue que una argentina llegó a ser princesa?”). Los datos autobiográficos que proporcione un paciente pueden resultar engañosos si no se tiene en cuenta que la memoria autobiográfica incluye tanto aspectos episódicos como semánticos. Por ejemplo, un paciente puede haber perdido los recuerdos de su vida estudiantil, su graduación y su experiencia laboral, pero puede “saber” que es ingeniero, esta última información no sería un recuerdo sino un conocimiento semántico (propio, de sí mismo). Para una exploración más objetiva, en la clínica y en el laboratorio experimental, se diseñan pruebas que son “acontecimientos miniatura”. En estas pruebas, habitualmente se le presenta al paciente una lista de palabras, o una serie de dibujos de objetos o de fotografías de rostros, para pedirle, luego de un intervalo de tiempo, que repita las palabras o reconozca los dibujos o fotografías. También puede explorarse presentándole al paciente pequeños textos (una breve historia no conocida que reúne una serie de acontecimientos, como, por ejemplo, el relato de una familia que compra un coche) y luego de un lapso de tiempo (retardo o demora) se le pide que lo recuerde.

Las bases neuroanatómicas de los procesos de la ME son aún conjeturales en muchos aspectos, pero los datos disponibles ofrecen un panorama provisorio que podría resumirse así: 1) las **estructuras del LTM** son necesarias para la *codificación* y para la *transferencia a largo plazo* de la ME, pero no son el almacén a largo plazo mismo ni son imprescindibles para la recuperación; 2) **varias áreas prefrontales y posteriores bilaterales** participan en la *codificación* de ME; 3) la *recuperación* de la ME se relaciona con **áreas prefrontales anteriores sobre todo derechas**; 4) se supone que las *huellas* de ME están almacenadas de manera ampliamente distribuida en la **corteza asociativa**, y que las **regiones del polo temporal** podrían contener *información crítica para acceder* a la misma (¿tal vez contienen el fichero del almacén?).

### **Memoria de trabajo (MdeT)**

El término “memoria de trabajo” (del inglés *working memory*) se utiliza para referirse de una manera más actual y detallada a fenómenos también incluidos bajo los términos “memoria a corto plazo” (Atkinson y Shiffrin, 1968), “memoria inmediata” y “memoria primaria” (William James).

Para introducir el concepto de MdeT, utilizaremos un ejemplo que dio Alan Baddeley en el año 2000, durante una conferencia pronunciada en la Facultad de Psicología de la UBA: “si alguien me pide que refiera cuántas ventanas y puertas hay en mi casa, es probable que yo recupere desde la memoria a largo plazo una imagen de mi casa, centre la atención en una de las habitaciones y la sostenga mentalmente mientras cuento cada una de las

aberturas; luego, paso a la habitación siguiente y renuevo la cuenta, y así de seguido hasta obtener un número para dar la respuesta”. Este es el tipo de operaciones que se realizan en la MdeT: el sostén temporario de la información mientras se realizan operaciones cognitivas. La MdeT es un sistema de capacidad limitada, que almacena información a corto plazo y, simultáneamente, la manipula, es decir, lleva a cabo sobre ella operaciones cognitivas.

La cantidad de información que puede sostenerse en este sistema es reducida, si bien puede optimizarse mediante el uso de esquemas y diversas formas de agrupamiento. En este sentido, contrasta con la capacidad, en teoría ilimitada, de los sistemas a largo plazo (notemos la cantidad de palabras, conceptos, formas de objetos, rostros y acontecimientos que almacenan los sistemas de memoria a largo plazo). La capacidad limitada de la MdeT se pone de manifiesto en la prueba denominada span de dígitos (descrita cuando se relató el caso HM), que en la población normal es de  $7 \pm 2$  dígitos.

Mientras todos los otros sistemas de memoria retienen información a largo plazo, en un rango que se extiende desde minutos hasta años, la MdeT retiene información por períodos breves, en el rango de los segundos. Esta duración puede extenderse, con la condición de que opere alguna forma de reposición o repaso de la información que, a su vez, depende del sostenimiento de la atención en la tarea. Si el foco de la atención cambia, el contenido de la información que está en la MdeT se renueva, y si la información no se transfirió a la memoria de largo plazo, se pierde, tal como le ocurría a HM luego de leer y comentar las noticias del diario.

La función de la MdeT es la de proveer algo así como un espacio de trabajo para llevar a cabo actividades cognitivas como la comprensión del lenguaje, el razonamiento o la solución de problemas. Este sistema de memoria es indispensable para la comunicación interindividual y para la comunicación intraindividual (hablar con nosotros mismos).

Las principales características de la MdeT son: a) el *tiempo breve* durante el cual se sostiene la información, b) la *alta accesibilidad* de la información (proveniente de la memoria de largo plazo, del exterior, y desde distintos dominios cognitivos: verbal, visual, visuoespacial), c) la *capacidad limitada* para el sostenimiento de la información, y d) el *control consciente* de los recursos de procesamiento. Se la ha comparado con la memoria RAM de las computadoras: un espacio de trabajo al que se trae información para su procesamiento. En la visión clásica de William James, la MdeT (él la llamaba “memoria primaria”) es un dispositivo que subyace a toda experiencia consciente.

Baddeley y Hitch (1974) propusieron un modelo de tres componentes de la MdT, que es el que recibe mayor consenso en la actualidad (figura 9). Los tres componentes son: 1) un ejecutivo central, y dos sistemas subsidiarios: 2) el bucle fonológico y 3) la agenda

visuoespacial. El ***ejecutivo central*** es un sistema estratégico, responsable de la selección, la planificación y el control ejecutivo. En el ejemplo de contar el número de aberturas de nuestra casa, el ejecutivo central tendría a su cargo la coordinación entre la recuperación de la representación visuoespacial de la primera habitación, la decisión de iniciar el conteo y suspenderlo luego de completada la tarea, la recuperación de la representación de la segunda habitación y el reinicio del conteo, etc. hasta culminar la tarea. En la primera versión del modelo, el ejecutivo central coordina la actividad de dos sistemas subsidiarios: el bucle fonológico y la agenda visuoespacial. El ***bucle fonológico*** sostiene información fonológica (verbal, es decir del sonido de las palabras); en nuestro ejemplo, sería el componente que realiza el conteo. La ***agenda visuoespacial*** sostiene información visual y espacial y es el nexo con la memoria de largo plazo visual y espacial. En nuestro ejemplo, la agenda visuoespacial sería el nexo para recuperar la representación de una habitación y el componente en el que esa representación se sostendría hasta pasar a la representación de la siguiente habitación.



Figura 9. Modelo de memoria de trabajo de Baddeley y Hitch (1974)

Los estudios con neuroimágenes funcionales (PET, RMf) muestran que, durante tareas que requieren la participación de la *agenda visuoespacial* (como el span visuoespacial), se observa la activación de la ***corteza parietal inferior del hemisferio derecho***. Este dato coincide con el hecho de que pacientes con lesiones en estas áreas tienen afectado su rendimiento en tareas de MdeT visuoespaciales. Simétricamente, la lesión de la ***corteza parietal inferior del hemisferio izquierdo*** (circunvolución supramarginal) altera la realización de tareas que requieren la participación del *bucle fonológico* (como el span de dígitos), y esta misma área se activa en estudios con PET de sujetos normales mientras realizan correctamente la tarea. El *ejecutivo central* está relacionado con ***diversas áreas prefrontales***, a juzgar por el efecto de las lesiones y los datos con PET.

## Bibliografía consultada y referencias

- Atkinson, R. C. & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. En Spence, K. W. & Spence, J. T. (Eds.), *The Psychology of Learning and Motivation: Advances in Research & Theory, Vol. 2* (pp. 89-195). Nueva York: Academic Press.
- Baddeley, A. (2003). Working memory and language: an overview. *Journal of Communication Disorders*, 36, 189-208.
- Dansilio, S. (1992). Los síndromes amnésicos. En F. Dalmás (Ed.), *La memoria desde la Neuropsicología* (pp. 168-191). Montevideo: Roca Viva.
- De Vega, M. (1984). *Introducción a la Psicología Cognitiva*. Alianza. Madrid.
- Eichenbaum, H., Dudchenko P., Wood E., Shapiro M. & Tanila H. (1999). The hippocampus, memory, and place cells: Is it spatial memory or a memory space?. *Neuron*, 23, 209-226.
- Markowitsch, H. J. (2000). The anatomical bases of memory. En M. Gazzaniga (Ed.), *The New Cognitive Neurosciences* (pp. 781-796). Cambridge MA: MIT Press.
- Milner, B. (1965). Memory disturbances after bilateral hippocampal lesions. En P. Milner & S. Glickman (Eds.), *Cognitive Processes in the Brain*, (pp. 97-111). Princeton: Van Nostrand.
- Milner, B. Corkin, S., & Teuber, H. (1968). Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14 year follow-up study of HM. *Neuropsychologia*, 6, 317-338.
- Parkin, A. (1996). HM: the medial temporal lobes and memory. En C. Code, C-W. Wallesch, Y. Joannette, & A.R. Lecours (Eds.). *Classic cases in Neuropsychology*, (pp. 337-347). Hove: Psychology Press.
- Pellegrini, M. (1998). Abordaje neuropsicológico de la demencia vascular. *Actualidad Neurogeriátrica*, 8.
- Rosenzweig, M. & Leiman, A. (1997). *Psicología Fisiológica*. McGraw-Hill. Madrid.
- Schacter, D. & Tulving, E. (1994). What are the memory systems of 1994?. En D. Schacter & E. Tulving (Eds.), *Memory Systems 1994*, (pp. 1-38). Cambridge. MIT Press.
- Squire, L. & Zola-Morgan, S. (1996). Structure and function of declarative and nondeclarative memory system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 93, 13515-22.

- Tulving, E. (1972). Episodic and semantic memory. En E. Tulving & W Donalson (Eds.) *Organization of Memory*, (pp. 381-403). Academic Press. New York.
- Tulving, E. (1984). Multiple learning and memory systems. En K. M. J. Lagerspetz & P. Niemi (Eds.), *Psychology in the 1990's*, (pp. 163-184). North-Holland: Elsevier Science Publishers B.V.
- Tulving, E. (1995). Organization of memory: Quo vadis? En M. Gazzaniga (Ed.), *The Cognitive Neurosciences*, (pp. 839-847). Cambridge MA: MIT Press.
- Tulving, E. (1996). Brain/mind correlates of human memory. En M. Sabourin, F. I. M. Craik, & M. Robert (Eds.), *Advances in psychological science Vol 2: Biological and cognitive aspects*, (441-460). East Sussex, UK: Psychology Press.