

Tirapu Ustárruz J. [1]
Grandi F. [2]

Sobre la memoria de trabajo y la memoria declarativa: propuesta de una clarificación conceptual.

Working memory and declarative memory: need for conceptual clarification.

Memória de Trabalho e a Memória Declarativa: Proposta de uma clarificação conceitual.

[1] Neuropsicólogo. Responsable Neuropsicología Fundación Argibide. Director técnico y científico de Fundación Argibide. Pamplona, Navarra.

[2] Psicogerontólogo. Doctor en formación. Facultad de Psicología, Universidad Complutense, Madrid.

Correspondencia. J. Tirapu Ustárruz. Fundación Argibide Iturrama, 7. 31007 Pamplona. Navarra. España. E-mail: javitirapu@ono.com

RESUMEN

Introducción: El debate sobre la conceptualización de la memoria a corto plazo y la memoria de trabajo, junto a las diferentes formas de entender la memoria declarativa, según el tipo de información y el gradiente temporal, sigue presente en la actualidad, generando cierta confusión conceptual.

Desarrollo: La memoria de trabajo, a diferencia de la memoria a corto plazo, permite mantener y manipular la información, por lo que los recursos cognitivos, necesarios en el desenvolvimiento cotidiano, serán mayores. En el contexto de la memoria declarativa, se incluye la memoria retrospectiva, la cual involucra diferentes circuitos neuronales, dependiendo del tipo de información requerida (episódica y semántica) y del gradiente temporal correspondiente (reciente y remota).

Introduction: The debate about conceptually of the short-term memory and working memory, with the different ways to understand the declarative memory, according to the information and the temporary gradient its common nowadays creating conceptual confusion.

Development: working memory, in different with short-term memory, allow to keep and manipulate the information, so the cognitive resources needed for the to act in its way will be bigger. At the declarative memory context, it is included the retrospective memory, which involved different neural circuits, according to the information required (episodic and semantic) and the temporary gradient (recent and remote). In fact, declarative memory includes prospective memory, which requires executive functions and episodic memory in order to access the content of future actions.

Introdução: O debate sobre a conceitualização da memória a curto prazo e a memória de trabalho, junto às diferentes formas de entender a memória declarativa, segundo o tipo de informação e o gradiente temporal, segue presente na atualidade, gerando certa confusão conceitual.

Desenvolvimento: a memória de trabalho, a diferença da memória a curto prazo, permite manter e manipular a informação, pelos quais os recursos cognitivos, necessários no desenvolvimento cotidiano, serão maiores. No contexto da memória declarativa, se inclui a memória retrospectiva, a qual envolve diferentes circuitos neuronais, dependendo do tipo de informação requerida (episódica e semântica) e do gradiente temporal correspondente (recente e remota). Assim

Asimismo, la memoria declarativa incluye, también, la memoria prospectiva, la cual, junto con las funciones ejecutivas, precisa de la memoria episódica con el fin de acceder al contenido de las acciones que pretenden llevarse a cabo en el futuro.

Conclusiones: El objetivo de este trabajo es proponer una clarificación conceptual, distinguiendo entre memoria a corto plazo y memoria de trabajo, así como el tipo de información declarativa (episódica y semántica), teniendo en cuenta los diferentes gradientes temporales (retrospectiva y prospectiva v/s reciente y remota).

Palabras clave: Memoria declarativa. Memoria de trabajo. Memoria episódica. Memoria prospectiva. Memoria reciente. Memoria remota. Memoria retrospectiva. Memoria semántica

Conclusions: the objective of this work is propose a conceptual clarification, distinguish between short-term memory and working memory, and the type of declarative information (episodic and semantic) considering the different temporary gradients (retrospective and prospective/ recent and remote).

Keywords: Prefrontal cortex; Executive functions; Declarative memory; Working memory; Episodic memory; Prospective memory; Recent memory; Remote memory; Retrospective memory; Semantic memory.

mesmo, a memória declarativa inclui, também, a memória prospectiva, a qual, junto com as funções executivas, precisa da memória episódica com a finalidade de acessar o conteúdo das ações que pretendem levar a cabo no futuro.

Conclusões: O objetivo deste trabalho é propor uma clarificação conceitual, distinguindo entre memória a curto prazo e memória de trabalho, assim como o tipo de informação declarativa (episódica e semântica), tendo em conta os diferentes gradientes temporais (retrospectiva e prospectiva versus recente e remota).

Palavras-chave: Córtex pré-frontal; Funções executivas; Memória declarativa; Memória de trabalho; Memória episódica; Memória prospectiva; Memória recente; Memória remota; Memória retrospectiva; Memória semântica

ABSTRACT

RESUMO

Introducción

La memoria es considerada como uno de los aspectos fundamentales de la vida, puesto que refleja nuestra experiencia del pasado, permite adaptarnos a cada una de las situaciones que se nos plantean en el presente y también proyectarnos hacia el futuro. Durante años, la investigación científica ha puesto de manifiesto que la memoria no es un sistema unitario, sino que existen diferentes sistemas de memoria, con contenidos diferenciados y relacionados con estructuras cerebrales distintivas.

En este sentido, se puede afirmar que la memoria (o las memorias) son sistemas con una estructura cerebral organizada, cuyos resultados se traducen en procesos mentales y en conducta. La finalidad principal de clasificar la memoria es realizar un análisis de la misma como una asamblea estructurada de sistemas cerebrales separables que interactúan estrechamente, y cuyo funcionamiento integrado se expresa en experiencia consciente, conducta y cognición.

Los diferentes sistemas de memoria, se caracterizan, pues, por encontrarse al servicio de funciones cognitivas y conductuales diferenciadas, se hallan conformados por estructuras neurales diversas y presentan un desarrollo ontogénico y filogenético distintivo, interactuando entre ellos. Innumerables intentos clasificatorios de la memoria se han realizado sobre la base de su sustrato anatómico. Sin embargo, dos aproximaciones destacan sobre las demás, una basada en el tiempo de almacenamiento y otra en los contenidos de la memoria. En cuanto al tiempo de almacenamiento, la distinción clásica divide la memoria en memoria a corto plazo (MCP) y memoria a largo plazo (MLP). La primera hace referencia al almacenamiento de información durante un breve periodo de tiempo (30-40 segundos), permaneciendo, en la actualidad, el debate de si MCP y memoria de trabajo (MT) son constructos que reflejan el mismo tipo de memoria. Por otro lado, la MLP hace referencia a la capacidad de codificación,

almacenamiento y recuperación, tanto de conocimientos como de episodios autobiográficos que abarcan un espacio temporal mayor, esto es, minutos, horas, días, semanas, hasta recuerdos y conocimientos de toda nuestra vida, lo que ha cuestionado a este concepto como una entidad única.

El propósito de este trabajo es abordar la diferenciación entre MCP y MT, así como el constructo de memoria declarativa, según el tipo de información y los diferentes gradientes temporales (reciente y remoto v/s retrospectivo y prospectivo), con el fin de plantear una nueva clasificación y reducir la confusión terminológica, a la luz de los conocimientos científicos.

Desarrollo

¿Memoria de trabajo o trabajando con la memoria?

En las últimas décadas, nuestra concepción de la MT ha sufrido diferentes modificaciones. Dicho constructo se define como un sistema que mantiene y manipula la información de manera temporal, por lo que interviene en procesos cognitivos muy complejos como la comprensión del lenguaje, la lectura y el razonamiento. Este modelo fue desarrollado inicialmente por Baddeley y Hitch [1]. Sin embargo, a lo largo de los años, ha sufrido diferentes reformulaciones [2,3], fragmentando la MT en subcomponentes diferenciados: el bucle fonológico, la agenda viso-espacial, el "buffer" episódico y el sistema ejecutivo central.

El bucle fonológico hace referencia a un proceso de control basado en el repaso articulatorio, actuando como un sistema de almacenamiento provisional que le permite utilizar el sistema subvocal. La agenda viso-espacial opera de forma similar al bucle fonológico, sólo que su cometido se centra en mantener y manipular contenido viso-espacial. Gracias a este componente podemos orientarnos en el espacio, producir y manipular imágenes, etc.

La inclusión del “buffer” episódico” procede de los datos que ponen de relieve que la información fonológica y viso-espacial se combina de algún modo, integrando además la información proveniente de la MLP. Se trata, en definitiva, de un sistema en el que se almacena simultáneamente la información procedente de los dos primeros componentes y de la MLP, de modo que se crea una representación multimodal y temporal de la situación actual. Este componente no está localizado en un área específica del cerebro, sino que se debe a la descarga sincrónica de diferentes grupos de neuronas en una red ampliamente distribuida [4].

El sistema ejecutivo central (SEC) es un sistema por medio del cual se llevan a cabo operaciones de control, supervisión y selección de estrategias. En este sentido, el propio Baddeley reconoce las dificultades de cara a definir el concepto de SEC, así como los procesos implicados en el mismo, por lo que recurre al modelo de Sistema Atencional Supervisor (SAS) de Norman y Shallice [5], un sistema o conjunto de sistemas de orden superior encargado de detectar las situaciones novedosas y responder ante ellas poniendo en funcionamiento procesos ejecutivos de anticipación, planificación y monitorización.

Una vez revisados los antecedentes de la MT, debemos reconocer que presenta varias modificaciones que se han de tener en cuenta: a) no se trata de un sistema de memoria sino de un sistema atencional operativo que “trabaja u opera” con los contenidos de la memoria, b) el SEC no almacena información, sino que guía, de forma estratégica, la conducta de las personas, c) se añade un tercer sistema esclavo denominado “buffer episódico”.

Desde un punto de vista neuropsicológico, la pregunta central, en este contexto, es ¿qué aporta el córtex prefrontal a la MT? Goldman-Rakic ha propuesto una comprensión de la MT, basado en las implicaciones del córtex prefrontal, el cual desempeña un papel preponderante en las funciones de la MT y, por tanto, debería entenderse como una red de integración de

áreas, cada una de las cuales estaría especializada en un dominio específico. Así, cada subsistema de la memoria de trabajo se encontraría interconectado con diferentes áreas corticales de dominio específico. Este modelo alternativo plantea que el sistema ejecutivo central coactiva múltiples procesadores de dominio específico, cada uno de los cuales contendría sus propios módulos de control. Aunque este modelo no resuelve las dudas sobre cómo opera el SEC, sí arroja algo de luz sobre cómo sistemas independientes y simples pueden trabajar, conjuntamente, para dar lugar a una conducta compleja. En relación a este punto, son numerosos los trabajos que ponen de relieve el papel del córtex prefrontal en los procesos asignados al SAS o SEC [6,7,8].

Algunas investigaciones han contribuido a clarificar la influencia del funcionamiento ejecutivo en la evaluación de las personas con problemas de memoria [9,10,11,12], mediante la realización de una tarea Sternberg. Los hallazgos demuestran que, si una persona aprende tres letras para una tarea de reconocimiento posterior, se activa el cortex prefrontal ventrolateral izquierdo. Sin embargo, si esta persona tiene que aprender seis letras se activa el cortex prefrontal dorsolateral. Rypma ha propuesto que el córtex prefrontal dorsolateral se activa cuando debemos mantener información que excede la capacidad de la MT.

Determinadas lesiones corticales pueden producir la disociación inversa a la observada en la amnesia, esto es, una MLP preservada frente a una MCP severamente alterada. Estos déficits son selectivos, afectando generalmente al mantenimiento y manipulación de un sólo tipo de información, generalmente verbal o visoespacial. Shallice y Warrington [13] estudiaron a K.F., un paciente que sólo era capaz de repetir uno o dos dígitos leídos por el examinador, y prácticamente incapaz de repetir pseudopalabras. Sin embargo, su memoria a largo plazo era normal. Los déficits de memoria a corto plazo se han observado también con otros tipos de materiales. Por ejemplo, un paciente con una lesión en la cisura de

Silvio derecha puede sufrir alteraciones en la memoria operativa únicamente para material visoespacial [14]. En definitiva, como señalan Jonides y Smith [15] a la luz de estos resultados, parece probable que cada sistema sensorial tiene subsistemas de MCP, de modo que puede afectarse, selectivamente, el repaso y mantenimiento de una información específica.

En estudios con técnicas de neuroimagen funcional, se observa que el córtex prefrontal dorsolateral es esencial para mantener la actividad cognitiva compleja, esto es, cuando la información que debe ser recordada excede la capacidad de la memoria de trabajo se activa el córtex prefrontal dorsolateral, lo que sugiere que esta región puede facilitar la codificación de la información. Durante el subsiguiente periodo de demora, cuando la información no es accesible al sujeto, el sector ventromedial y el

dorsolateral son activados simultáneamente [16,17,18]. Ver figura 1.

El córtex prefrontal no sólo está interconectado con estructuras temporales y diencefálicas. Ruchkin et al. señalan, en estudios de resonancia magnética funcional, que cuando realizamos tareas de MT se activan también áreas cerebrales posteriores relacionadas con aspectos sensoriales de la información, junto con la activación de las representaciones a largo plazo [19]. Partiendo de esta investigación, Baddeley [20] reformula nuevamente su modelo de MT, haciendo especial hincapié en la interacción dinámica, flexible y compleja, entre los aspectos perceptivos de la información (visual, auditivo, etc.), la MLP declarativa y el ejecutivo central, siendo este último componente, el responsable de supervisar todo el proceso. Ver figura 2.

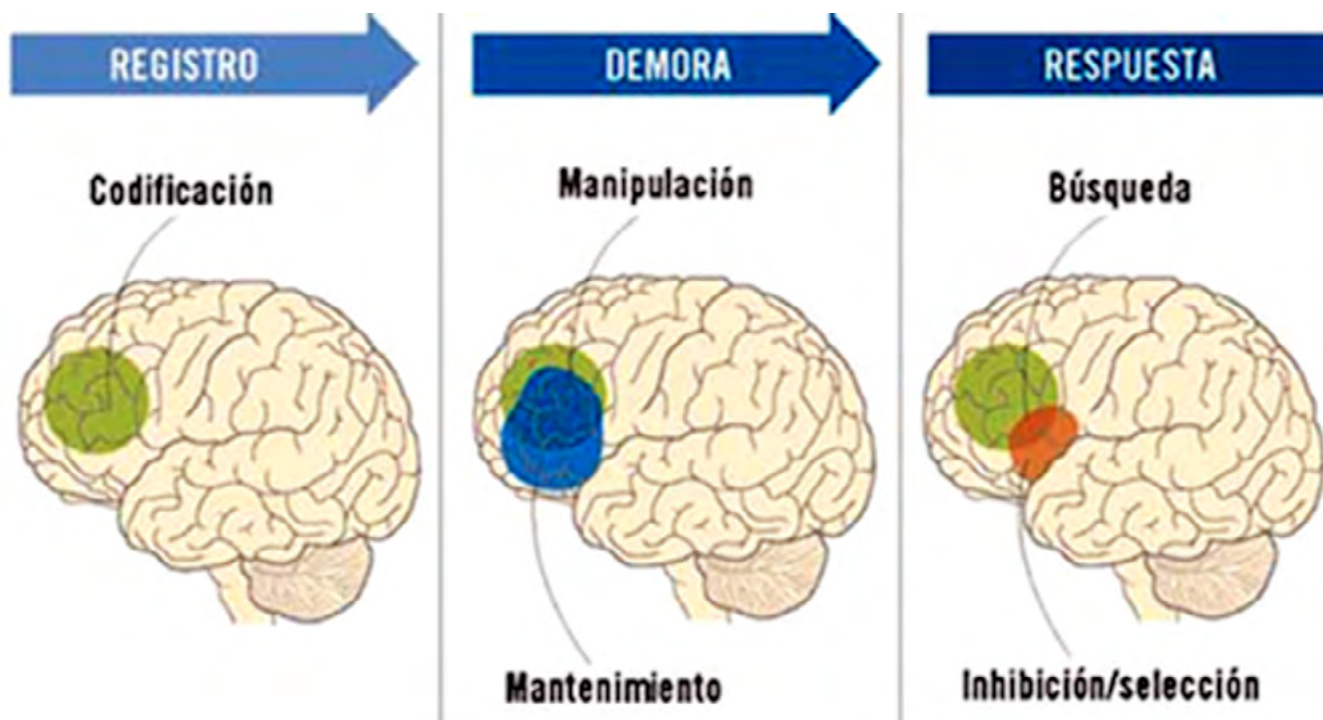


Figura 1. Trabajando con la memoria.

Recogida del artículo: Memoria y funciones ejecutivas, de: J. Tirapu-Ustároz & J.M. Muñoz-Céspedes. Revista de Neurología (2005).

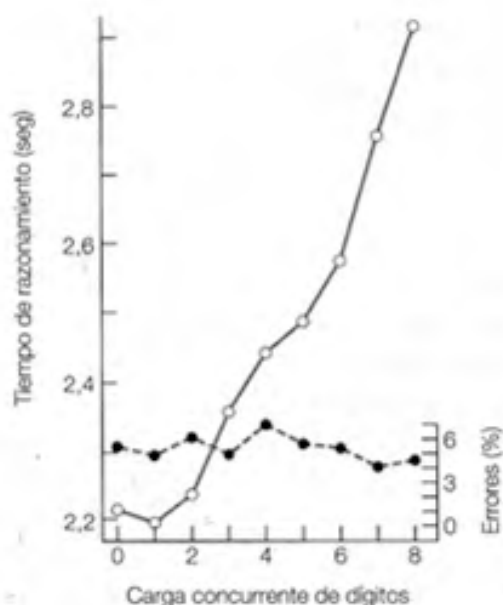


Figura 3. Resultados memoria a corto plazo. Baddeley (1986).

Recogido del libro: Memoria de trabajo, pensamiento y acción. Cómo trabaja la memoria. De Alan Baddeley. Traducción: María Soledad Herrera Martín (2016). Editorial: Machado Grupo de Distribución, Madrid.

plazo, que es la responsable de mantener y manipular de forma simultánea la información cuando ésta satura al sistema cognitivo.

De hecho, Cowan [23] plantea que la distinción principal entre MCP y MT es que esta última supone un reto para nuestros procesos de control atencional, de manera que el repaso sub-vocal del bucle fonológico permanece bloqueado al estar inmersos simultáneamente en una tarea con alta carga cognitiva (e.g. Paradigma Brown-Peterson), lo que no ocurre en una tarea de MCP (e.g. Repetir tres dígitos en orden directo). Conjuntamente, este autor señala que las tareas de MT correlacionan de forma positiva con puntuaciones en pruebas de inteligencia y

funciones ejecutivas, a diferencia de las puntuaciones obtenidas en pruebas de MCP.

Memoria declarativa

La memoria declarativa permite “verbalizar” nuestras experiencias personales y el conocimiento del mundo. Sin embargo, dicha memoria se clasifica, según su gradiente temporal, en memoria retrospectiva y memoria prospectiva. Ver figura 4.

La memoria retrospectiva permite evocar nuestras experiencias personales (memoria episódica) y conocimiento del mundo (memoria semántica), haciendo un viaje en el pasado, con el fin de acceder a las huellas de memoria previamente almacenadas. La memoria prospectiva permite planificar eventos futuros, esto es, la persona tiene la intención de hacer “algo concreto” (memoria episódica) en los próximos minutos, horas, días, etc, por lo que requiere poner en marcha un plan de acción.

Memoria episódica retrospectiva

La organización de los contenidos en la memoria episódica, está sujeta a parámetros espacio-temporales, esto es, los eventos que se recuerdan representan

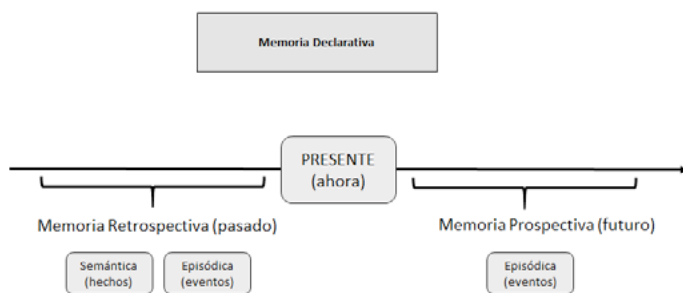


Figura 4. Distinción memoria retrospectiva y memoria prospectiva.

Creada por los autores

los momentos y lugares en que ocurrieron. Aunque hablaremos de memoria semántica en apartados posteriores, conviene recalcar que la memoria episódica y semántica, si bien representan dos sistemas de memoria declarativa, son, anatómica y funcionalmente diferentes. Esta idea fue, inicialmente, establecida por Tulving [36] el cual describió el caso de un paciente amnésico llamado K.C. que en 1981 padeció un grave traumatismo craneoencefálico. K.C. se mostraba incapaz de recordar su pasado. Sin embargo, su conocimiento del mundo estaba preservado. En concreto, este paciente describe adecuadamente la casa de campo de sus padres en Ontario, la localiza en un mapa y sabe lo que sucedió en aquel lugar. Sin embargo, no recuerda ninguna anécdota de lo que allí sucedió. Este caso avalaría la idea de que la memoria semántica y episódica son dos sistemas diferenciados, interconectados y dependientes de distintos sistemas neurales. Ver figura 5.

(A) Las áreas del cerebro involucradas en la memoria episódica se muestran en una visión medial del cerebro. Los lóbulos temporales, incluido el hipocampo y el córtex parahipocámpal, son regiones críticas para el funcionamiento de la memoria episódica, así como otras regiones cerebrales señaladas en azul (B) Las áreas del cerebro que participan de forma significativa en la memoria semántica, procedimental y episódica se muestran en una visión lateral del cerebro. Las áreas del lóbulo temporal implicadas en la memoria semántica son diferentes de las que participan en la memoria episódica. Las regiones cerebrales involucradas en la memoria procedimental no se superponen con aquellas que sustentan la memoria episódica y semántica. El córtex prefrontal juega un rol fundamental en la memoria de trabajo, así como en la codificación y la recuperación de la información de la memoria a corto y a largo plazo.

Blumenfeld y Ranganath [37] examinaron los resultados neuropsicológicos y de neuroimagen en humanos, presentando, con ello, un marco para explicar cómo las diferentes regiones del córtex prefrontal contribuyen a la formación de la MLP. La idea central es

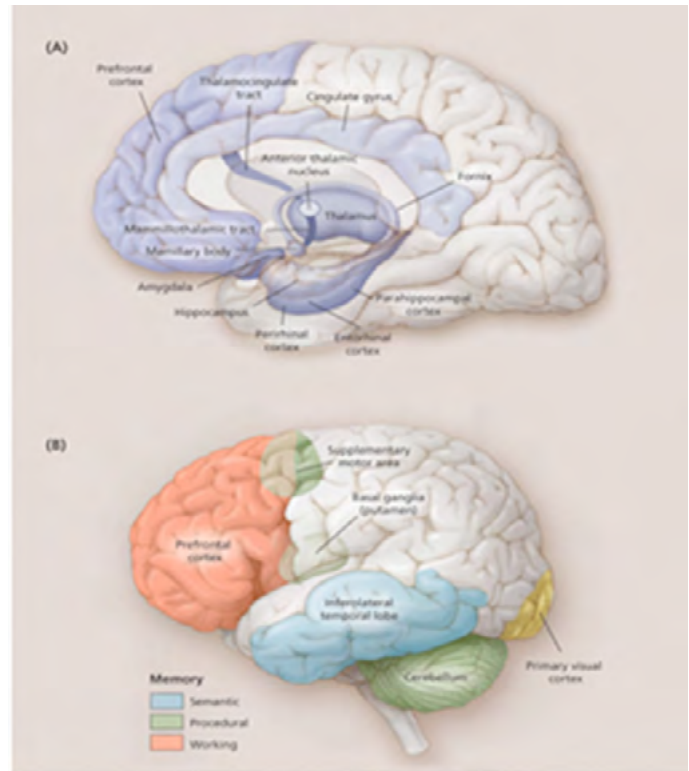


Figura 5.

Recogida de "Hacia un modelo de la memoria". Revista *Mente y Cerebro*, número 43. (2010)

que diferentes regiones del córtex prefrontal implementan variados procesos de control, dependiendo de ciertos aspectos de un evento en particular. Estos autores sugieren que las regiones ventrolaterales contribuyen a la capacidad de seleccionar información sobre el elemento principal de un episodio, fortaleciendo, de esta manera, la representación a largo plazo. Por otro lado, regiones dorsolaterales del córtex prefrontal pueden contribuir a la capacidad de organizar múltiples elementos de información a través de la memoria de trabajo, estableciendo asociaciones entre los elementos, lo que

facilita la transferencia de la información a la MLP. Nuestra comprensión sobre la naturaleza de estas interacciones, se encuentra todavía en una fase temprana, por lo que la especificación de los procesos involucrados es todavía imprecisa. Actualmente se continua investigando al respecto, con el fin de caracterizar cómo el córtex prefrontal y las regiones temporales mediales pueden variar durante los diferentes procesos mnésicos. A pesar de ello, sabemos que las áreas prefrontales trabajan con otras zonas de la neocorteza para posibilitar el recuerdo del “dónde” y “cuándo” sucedió un acontecimiento [38].

A nivel neuroanatómico, el funcionamiento de la memoria episódica depende de la integridad del hipocampo, giro dentado o circunvolución dentada, amígdala y núcleos talámicos, además de la interconexión entre estas áreas con el lóbulo temporal, área diencefálica medial y la corteza prefrontal [39, 40, 41, 42, 43, 44]. Asimismo, Sandrini [45] et al, proponen que el procesamiento a largo plazo de nuestras vivencias, involucraría, de forma asimétrica, la corteza prefrontal durante la codificación y la recuperación de la información.

Durante muchos años, la investigación neurocognitiva se ha centrado en el estudio de la memoria episódica ligada al pasado. Sin embargo, hoy en día sabemos que, gracias a nuestras experiencias vividas, podemos organizar y planificar nuestro futuro de una forma adaptativa [46]. Hoy en día los datos apuntan que cuando recordamos acontecimientos e imaginamos situaciones futuras, se activan las mismas regiones cerebrales, independientemente del gradiente temporal [47]. De hecho, en estudios de resonancia magnética funcional (fMRI), cuando se pide a los sujetos recordar un evento preciso del pasado e imaginar un posible evento futuro, a través de la detección de una clave impuesta por el experimentador, las áreas cerebrales implicadas en este proceso son prácticamente las mismas, esto es, el córtex prefrontal medial, el lóbulo temporal medial, el córtex retrosplenial/ precuneus, el córtex parietal lateral y el córtex temporal lateral [48,49,50].

Aunque en estudios de neuroimagen parece evidente que la corteza prefrontal derecha se activa para la recuperación de la memoria episódica, el significado de esta activación funcional no ha sido del todo clarificado. En un estudio de resonancia magnética funcional con doce sujetos sanos, Henson et al, [51] pusieron a prueba la hipótesis de que una de las funciones de la corteza prefrontal derecha es monitorizar la información recuperada de la memoria episódica, con el fin de emitir una respuesta apropiada. La activación de la corteza prefrontal dorsal derecha se encontraba asociada a un aumento de las demandas de monitorización del contexto, mientras que la corteza prefrontal ventral derecha mostró activación relacionada con la recuperación. Esta disociación funcional del córtex prefrontal dorsal (monitorización y contexto) y ventral derecho (recuperación) arrojan algo de luz sobre los procesos específicos de recuperación episódica.

Por último, a pesar de que el lóbulo parietal, tradicionalmente, no se ha considerado que contribuya a la memoria declarativa, estudios recientes con fMRI han relacionado procesos de recuperación episódica con la activación de la corteza parietal posterior lateral (PPC) y precuneus, extendiéndose hacia el cíngulo posterior y el córtex retrosplenial [52].

Memoria episódica prospectiva

Recordar devolver un libro a un amigo, tomar la medicación y comprar leche al día siguiente son claros ejemplos de memoria prospectiva, la cual consiste en recordar acciones demoradas en el futuro, tras haber elaborado previamente la intención [24]. Zogg et al. [25] ponen de relieve las diferentes fases de memoria prospectiva que caracterizan el recuerdo intencional:

1. Formación de la intención: La persona codifica, deliberadamente, la intención, implantando la/s clave/s que luego deberá identificar en un momento o lugar concreto.

2. Intervalo de retención: el tiempo que transcurre desde el establecimiento de la intención hasta su posterior realización. Según esta autora, dicho intervalo equivale a minutos, horas o semanas, donde la persona puede monitorizar la intención de forma estratégica o esperar la aparición de la clave correspondiente de forma automática o inconsciente.
3. Detección de la señal y recuperación de la intención: Es la fase que permite diferenciar entre memoria prospectiva y retrospectiva. Es en este momento cuando la persona identifica y recuerda la/s clave/s, a priori, establecida/s.
4. Recuerdo de la intención: El sujeto accede al contenido informativo. Es una fase más cercana a la memoria retrospectiva dado que implica recordar “aquello” que vamos a realizar, por lo que la memoria episódica juega un papel fundamental.
5. Ejecución de la intención: El sujeto pone en marcha la intención, normalmente suele ser automático.

McDaniel y Einstein [26] consideran la existencia de dos tipos de memoria prospectiva en virtud de las claves que un individuo puede emplear de cara a la recuperación; la memoria prospectiva basada en el tiempo y basada en el evento. En el primer caso, la persona debe recordar llevar a cabo una acción en un momento temporal específico (e.g. Ir al médico a las 12:00 horas). En el segundo caso, la persona debe recordar una acción intencionada en una situación puntual (e.g. Devolver el libro cuando vea a Juan en la biblioteca).

Existe abundante investigación científica sobre el estudio de la memoria prospectiva en dos contextos diferentes: artificial y natural. En ambos, el rendimiento en las tareas de memoria prospectiva basadas en el evento es mejor que en las tareas basadas en el tiempo [27, 28, 29]. La pregunta que surge a continuación es ¿por qué las personas tienen un mejor rendimiento en las tareas basadas en el evento que en las tareas basadas en el

tiempo? Una de las explicaciones más plausibles es que en la condición “evento” la acción intencionada tiene más probabilidades de ponerse en marcha dado que el sujeto, al identificar una señal claramente visible en el ambiente, la asocia automáticamente con la intención previamente establecida. Sin embargo, ¿es realmente la tarea basada en el tiempo más exigente que la tarea basada en el evento? ¿El hecho de que las personas tengan un mayor rendimiento en la condición evento que en la condición tiempo se debe a que en la condición tiempo las personas emplean mayores estrategias? Para responder a este interrogante, Cona et al. [30] realizaron un trabajo, en contexto de laboratorio, utilizando potenciales evocados y encontraron que, si bien la tarea de memoria prospectiva basada en el evento tuvo mejores resultados que en la condición basada en el tiempo, la actividad electrofisiológica del cerebro fue mayor en la condición “evento” que en la condición “tiempo”. Estos autores, además, consideran que el hecho de que los pacientes con lesiones prefrontales tengan más dificultades en las tareas basadas en el tiempo que en el evento se debe a que, en éstas últimas, la señal, si es claramente perceptible, genera una respuesta automática, mientras que en las tareas basadas en el tiempo es el propio paciente el que debe poner en marcha, durante la formación de la intención, sus propias estrategias de cara a un rendimiento adecuado.

Para comprender estos datos, es imperioso recurrir a la teoría multiproceso de McDaniel y Einstein [31], la cual pone el acento en los procesos de monitorización y de recuperación automática, esto es, durante el intervalo de retención podemos recurrir, de forma flexible a ambos procesos, sin necesidad de aferrarnos radicalmente a uno de ellos. No se trata, por tanto, de procesos discretos sino más bien de un continuo de monitorización. Scullin et al. [32] añaden que ambos procesos pueden ser empleados en la misma tarea, pero en momentos y contextos diferentes, dependiendo de las características de la tarea y las diferencias individuales de los participantes. De esta

manera, el éxito en una tarea de memoria prospectiva va a depender, entre otros factores, de que la señal externa sea claramente visible y que la asociación entre dicha señal y la acción intencional sean muy altas. Como estas características son más frecuentes en la condición basada en el evento que en el tiempo, las ventajas son mayores de cara al acceso a la huella de memoria intencional.

Al margen de los estudios experimentales ¿qué explicación ofrece la neuropsicología en relación a la memoria prospectiva? Aunque los datos disponibles no son abundantes, sabemos que el córtex prefrontal tiene un papel fundamental, esto es, en virtud de las demandas atencionales, tanto de la tarea concurrente como de la tarea prospectiva, esta área tendrá una mayor (o menor) implicación [33, 34]. Un reciente metaanálisis [35] señala que la memoria prospectiva implica una pluralidad de redes neuronales y que tanto el córtex prefrontal como el hipocampo son dos estructuras imprescindibles en esta capacidad. Partiendo de la teoría multiproceso, estos autores han encontrado que la red fronto-parietal dorsal, compuesta por el córtex dorsolateral y el lóbulo parietal superior, es la responsable de mantener y supervisar la intención durante el intervalo de retención. Por otro lado, la red fronto-parietal ventral, compuesta por el córtex prefrontal ventrolateral y el lóbulo parietal inferior, está implicada, junto con el hipocampo, en la recuperación automática de la intención, esto es, en el reconocimiento de la señal externa, asociada a la intención previamente codificada. Poner en marcha procesos espontáneos y/o de control atencional durante el intervalo de retención va a depender de la complejidad y flexibilidad del entorno, la duración de dicho intervalo (minutos, horas, etc.) así como de las diferencias individuales.

Memoria semántica

Para Schacter, la memoria semántica puede ser definida como una red de asociaciones y conceptos

que sostienen nuestro conocimiento básico sobre el mundo, significados de palabras, categorías, datos y proposiciones. Además, es independiente del contexto espacial y temporal en el que se adquirió la información.

Uno de los modelos teóricos que mejor explica el funcionamiento de la memoria semántica es el de la “propagación de la activación” [53]. Según este paradigma, cuando oímos o leemos una palabra se activan, en forma de red, los conceptos semánticamente relacionados, mientras que los conceptos menos relacionados presentan menor nivel de activación. Se trata, por tanto, de un continuo de activación en virtud del grado de relación semántica entre las palabras. El trabajo de Schacter et al. [54] brinda un apoyo a este modelo desde una línea neurocognitiva. En esta investigación, pidieron a un grupo de participantes que aprendieran una lista de palabras semánticamente relacionadas entre ellas (e.g. enfermero, enfermo, hospital, paciente, etc.). Una vez que fueron aprendidas, los sujetos tuvieron que realizar una tarea de reconocimiento mientras los experimentadores estudiaban la activación cerebral. Una de las palabras omitidas durante la fase de estudio fue “médico”. Sin embargo, cuando esta palabra apareció en la prueba de reconocimiento, no sólo fue identificada erróneamente como “presentada”, sino que activó la misma zona del cerebro para las otras palabras semánticamente relacionadas y que sí aparecieron en el momento del aprendizaje. En concreto, el lóbulo temporal medial del hemisferio izquierdo fue activado tanto en la codificación como en la recuperación de las palabras que guardaban una relación semántica entre ellas, en la línea del modelo de propagación de la activación.

Una forma de entender las diferencias entre memoria episódica y semántica proviene del modelo de asimetría hemisférica (modelo HERA en inglés) [55, 56]. Dicho modelo señala que el córtex prefrontal es utilizado, distintivamente, para una tarea de memoria semántica y episódica. Concretamente, el córtex prefrontal izquierdo

es necesario para la recuperación semántica y la codificación episódica, mientras que el córtex prefrontal derecho es necesario para la recuperación episódica, independientemente de si el material es verbal o no verbal. Los estudios en envejecimiento cognitivo son otro grupo de investigación que refuerza la distinción entre memoria semántica y episódica. En concreto, tanto en estudios longitudinales como en transversales hay datos suficientes para afirmar que los ancianos mantienen (o incluso mejoran) su memoria semántica mientras que la memoria episódica sufre un declive significativo con el paso de los años [57, 58]

Ahora bien, ¿cómo se organiza la memoria semántica a nivel cerebral? Dado que los modelos cognitivos explicaban el conocimiento humano en términos de categorías, los primeros estudios asociados a la memoria semántica en el contexto de la neuropsicología reunieron a pacientes con daño cerebral que manifestaban problemas en reconocer objetos animados (e.g. animales y personas) e inanimados (muebles e instrumentos musicales) [59, 60, 61]. Estos estudios se cuestionaban cómo las diferentes categorías están representadas en el cerebro, es decir ¿puede ser que la categoría “animal” esté almacenada en una parte del cerebro diferente a la categoría “frutas”? En un intento por contestar a esta pregunta, Warrington y McCarthy [62] señalaron que tal vez la cuestión no esté en etiquetar las categorías como animadas o inanimadas, sino en las diferentes propiedades asociadas a cada categoría y/o concepto, esto es, proponen que los seres vivos se distinguen de los seres inanimados, básicamente por sus atributos sensoriales, aunque ellos recalcan que quizá sean los rasgos visuales los que predominen en las diferentes distinciones y agrupaciones que realiza nuestro sistema cognitivo. Por otro lado, están los objetos o categorías inanimadas, las cuales podemos agrupar no tanto por sus características visuales como por las funcionales, esto es, para qué sirve, en qué contexto o situación puedo emplear

un objeto determinado, etc. De esta manera, concluyen los autores, las alteraciones en memoria semántica observadas en los pacientes pueden atribuirse a esta dicotomía “sensorial-funcional”. Farah y McMullen [63] fueron los primeros en abordar esta cuestión, mediante procedimientos experimentales. Los resultados arrojaron que, efectivamente, los pacientes con alteraciones en el componente visual de la memoria, tenían problemas severos en el conocimiento asociado a los seres vivos, mientras que las lesiones en el componente funcional de la memoria, tenían más problemas en el conocimiento asociado a los seres inanimados.

Diversos trabajos han intentado esclarecer las bases neurales de esta distinción, revelando que el lóbulo temporal posterior izquierdo, así como el giro fusiforme, son las áreas responsables del procesamiento de la información semántica visual [64, 65], mientras que el lóbulo temporal medial, el giro temporal medial izquierdo y el surco temporal superior son las áreas responsables del procesamiento de la información funcional y relacionada con el movimiento [66]. Lee et al. [67] reunieron a un grupo de doce sujetos sanos, a los cuales les presentaron los nombres de diferentes conceptos (animados e inanimados). La tomografía por emisión de positrones demostró que, independientemente de si los objetos son animados o inanimados, las áreas corticales activadas son exactamente las mismas, dependiendo de si la definición recoge rasgos perceptivos o funcionales. En relación a este punto, Marques et al [68] reunieron a un grupo de participantes, a los cuales les presentaron una serie de afirmaciones que requieren poner a prueba el conocimiento del mundo (e.g. “el tomate es triangular”, “la manzana es una fruta”, “las personas tienen cuatro piernas”, etc.) al mismo tiempo que registraban la actividad cerebral. El objetivo de la tarea era decir verdadero o falso, conforme iban apareciendo las diferentes frases. Los resultados refuerzan los hallazgos obtenidos, esto es, las categorías no son relevantes como el tipo de

procesamiento implicado en cada afirmación presentada (perceptiva v/s funcional).

Hemos visto que la memoria semántica constituye nuestro conocimiento del mundo. Sin embargo, dicho conocimiento no sólo está representado mediante conceptos discretos y sus correspondientes significados. También constituye el sistema donde están almacenadas estructuras más complejas de información, llamadas “esquemas” [69]. El cerebro genera esquemas para llevar a cabo predicciones, organizar el mundo en base a patrones cognitivos, hacer inferencias y completar la información que no posee de un determinado evento, basándose en este conocimiento más abstracto de la realidad [70]. La pregunta que debemos hacernos a continuación es ¿tenemos datos de pacientes con daño cerebral que presenten alteración de los esquemas? ¿Sufrir un deterioro de la memoria semántica implica necesariamente tener dificultades en acceder al conocimiento del mundo y a nuestros esquemas? Hay una serie de estudios que abordan esta problemática. Cooper y Shallice [71] ponen de relieve que utilizar los esquemas requiere la activación del córtex prefrontal, en concreto, del ejecutivo central, por lo que los pacientes con lesiones en esta área verán mermada su ejecución en este tipo de tareas. El estudio de Farag et al. [72] refuerza esta afirmación. Estos autores reunieron a un grupo de pacientes con demencia fronto-temporal, demencia semántica y controles sanos, los cuales tuvieron que ordenar una serie de guiones. Los resultados demostraron que los pacientes con demencia semántica y los controles sanos no tuvieron problemas en ordenar las diferentes secuencias presentadas. Sin embargo, los pacientes con demencia fronto-temporal tuvieron una peor ejecución que los dos grupos. Asimismo, y mediante neuroimagen, demostraron que organizar coherentemente una secuencia de acciones, implica la activación del córtex prefrontal, mientras que el conocimiento conceptual requiere la actividad del lóbulo temporal.

A modo de conclusiones

1. Sobre la MCP y MT

El córtex prefrontal, como estructura, y los procesos ejecutivos, como función, juegan un papel fundamental en relación con la memoria. Así, hemos visto que dicho papel guarda más relación con el funcionamiento de la memoria que con los contenidos de la misma.

La MT, a diferencia de la MCP, hace referencia a la capacidad, tanto de mantener como de manipular dicha información, por lo que, además de activar áreas posteriores del córtex, también requiere del ejecutivo central, relacionado con los procesos ejecutivos, como función, y con el córtex prefrontal, como estructura.

La distinción principal entre memoria a corto plazo y memoria de trabajo es que esta última supone un reto para nuestros procesos de control atencional, de manera que el repaso sub-vocal del bucle fonológico permanece bloqueado al estar inmersos simultáneamente en una tarea con alta carga cognitiva, lo que no ocurre en una tarea de memoria a corto plazo. En esta línea, Cowan [23] señala que las tareas de memoria de trabajo correlacionan con puntuaciones en pruebas de inteligencia y funciones ejecutivas, a diferencia de las puntuaciones obtenidas en pruebas de memoria a corto plazo.

2. Sobre la MLP: MLP reciente y MLP remota

La memoria declarativa, de tipo explícito, se clasifica, según su gradiente temporal, en memoria retrospectiva (asociada al pasado) y memoria prospectiva (asociada al futuro). El primer tipo está compuesto por la memoria episódica y semántica mientras que el segundo tipo está formado por la memoria episódica. No obstante, tanto en un gradiente como en el otro, el papel de las funciones ejecutivas es imprescindible.

La psicología experimental, así como los casos clínicos, ponen de relieve que la memoria semántica y la memoria episódica son disociables y precisan del córtex prefrontal, aunque dicha zona se active de forma diferencial dependiendo del sistema y del proceso con el que esté operando. Desde un punto de vista neuroanatómico, el funcionamiento de la memoria episódica depende de la integridad del hipocampo, giro dentado o circunvolución dentada, amígdala y núcleos talámicos, además de la interconexión entre estas áreas con el lóbulo temporal, área diencefálica medial y la corteza prefrontal. Asimismo, parece que la consolidación dependería más de redes fronto-hipocampales izquierdas mientras que la recuperación se relacionaría más con redes fronto-hipocampales derechas. Referente al papel específico de la CPF, desde la neuroimagen funcional se ha observado que la corteza prefrontal izquierda se activa durante el proceso de codificación, tanto con la información episódica como semántica. Por otra parte, durante la recuperación de información episódica, la actividad se encuentra lateralizada en la corteza prefrontal derecha; no así la recuperación semántica, relacionada también con la actividad de la corteza prefrontal izquierda. A partir de estos resultados, Tulving et al. propusieron la existencia de un modelo de asimetría hemisférica de codificación / recuperación, que bautizaron por sus siglas en inglés como modelo HERA[43] .

Ahora bien, en relación a los procesos de consolidación de la memoria declarativa, Squire y Álvarez (1994) [74] citan su modelo de redes neurales, el cual se organiza en diferentes fases:

1. La información se establece inicialmente de manera rápida debido a las modificaciones de corta duración en las conexiones recíprocas entre la neocorteza y el lóbulo temporal medial.
2. Tales cambios, permiten al lóbulo temporal medial vincularse a las múltiples regiones neocorticales que almacenan la representación de un evento.

3. La consolidación ocurre cuando las representaciones neocorticales son co-activadas repetidamente por el lóbulo temporal medial generando cambios graduales y de larga duración en las conexiones entre áreas corticales.

4. Finalmente, estas conexiones cortico-corticales se hacen tan fuertes que el lóbulo temporal medial ya no es necesario para recrear la representación original.

Moskovitch et al [75] llevaron a cabo una revisión sobre la función del hipocampo y otras estructuras, en la consolidación y recuperación de la memoria reciente y remota. Para ello, examinaron la memoria episódica y semántica, con el fin de demostrar que existen importantes diferencias funcionales y anatómicas entre ellas. A diferencia de Squire y Álvarez, estos autores ponen de relieve que la retención y recuperación de la información autobiográfica dependerá del sistema hipocampal, sin importar cuánto tiempo hace de su adquisición. Por otra parte, los recuerdos semánticos se benefician de la contribución del hipocampo durante algún tiempo antes de que puedan ser recuperados de forma independiente a esta estructura. Incluso la memoria semántica, puede tener elementos episódicos asociados con ellos que continúan dependiendo del hipocampo. En resumen, la evidencia revisada sugiere fuertemente que la función del hipocampo (y posiblemente de las estructuras límbicas relacionadas) es ayudar a codificar, retener y recuperar experiencias, sin importar cuánto tiempo hace que se produjeron los hechos que comprenden la misma.

Desde esta diferenciación de la MLP, entre memoria episódica y semántica, los procesos de consolidación sugieren una diferenciación entre una MLP reciente y una MLP remota. La memoria semántica y episódica involucran diferentes circuitos neuronales, no sólo porque están asociadas a diferentes tipos de información, sino también por su gradiente temporal, esto es, el intervalo

que hay entre el momento de la codificación y la recuperación, por lo que, a medida que dicho intervalo se hace mayor, las áreas cerebrales necesarias para acceder a una huella de memoria determinada, son cada vez más heterogéneas en ambos sistemas. La MLP reciente se relacionaría con redes fronto-hipocampales y con la duración de los procesos de consolidación. Una vez producida la consolidación, esta pasaría a la MLP remota, relacionada con redes hipocampales-neocorticales de

dominio específico para la memoria declarativa episódica mientras que la memoria declarativa semántica ya no precisaría tanto del hipocampo y se asociaría con redes corticales de dominio específico. Esta clasificación queda reflejada en la figura X

Esta nueva clasificación quedaría reflejada en la figura 6.

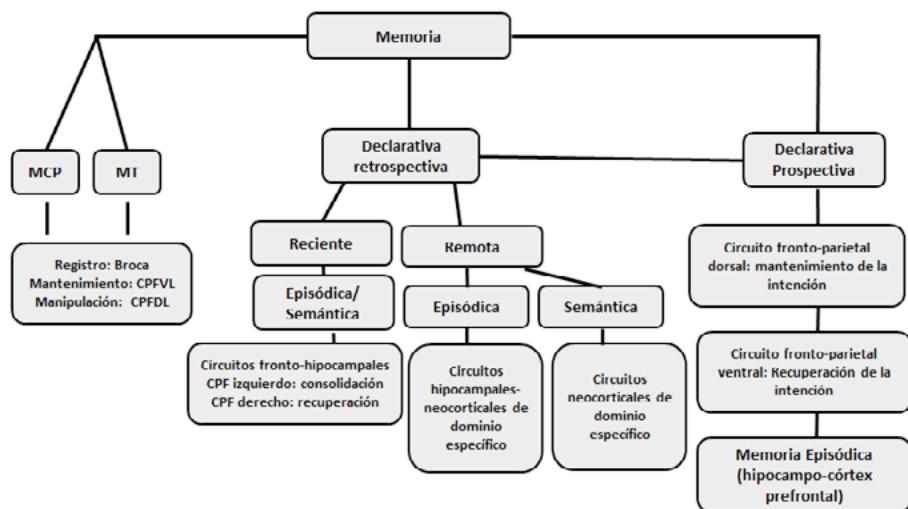


Figura 6: Clasificación memoria: CPFVL: córtex prefrontal ventro-lateral; CPFDL: córtex prefrontal dorso-lateral.

Creada por los autores

Received: 25/10/2016

Accepted: 14/11/2016

REFERENCIAS

1. Baddeley, A.D., Hitch, G.J.. Working memory. En G.A. Bower (ed.), *The Psychology of learning and cognition*. New York. Academic Press. 1074.
2. Baddeley, A.D. (2000). The episodic buffer: a new component of working memory. *Trends Cog Sci*, 2000, 4, 417-423.
3. Baddeley, A.D., Hitch, G.A. (1994). Developments in the concepts of working memory. *Neuropsychology*, 1994, 8, 484-493.
4. Prabhakaran, V., Narayanan, K., Zhao, Z., Gabrieli, J.D.. Integration of diverse information in working memory within the frontal lobe. *Nature Neurosci*, 2000, 3, 85-90.
5. Norman, D.A, Shallice, T.. Attention to action: willed and automatic control of behaviour. Center for human information processing. Technical report. 99. 1980.
6. Goldman-Rakic, P.S.. The frontal lobe: uncharted provinces of the brain. *Trends Neurosci*, 1984 7, 425-429.
7. Goldman-Rakic, P.S. (1988). Topography of cognition: Parallel distributed networks in primate association cortex. *Ann Rev Neurosci*, 1988 11, 137-156.
8. Goldman-Rakic PS : The prefrontal landscape: implications of functional architecture for understanding human mentation and the central executive. En: A.C. Roberts, T.W. Robbins, L. Weiskrantz (eds), *The frontal cortex: executive and cognitive functions*. New York. Oxford University Press. 1998.
9. Cabeza, R., Dolcos, F., Graham, R., Nyberg, L. (2002). Similarities and differences in the neural correlates of episodic memory retrieval and working memory. *Neuroimage*, 2002, 16, 317-330.
10. Manoach, D.S., Schlaug, G., Siewert, B., Darby, D.G, Bly, B.M (1997). Prefrontal cortex fMRI signal changes are correlated with working memory load. *NeuroReport*, 1997, 8, 545-549.
11. Rypma, B., D'Esposito, M. (1999). The roles of prefrontal brain regions in components of working memory: effects of memory load and individual differences. *Proceedings Natl Acad Sci*, 1999, 96, 6558-6563.
12. Rypma, B., Prabhakaran, V., Desmond, J.E., Glover, G.H., Gabrieli, J.D. : Load-dependent roles of frontal brain regions in the maintenance of working memory. *Neuroimage*, , 1999, 9, 216-226.
13. Shallice, T. and E.K. Warrington, *Independent functioning of the verbal memories stores: A neuropsychological study*. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1970. **22**: p. 261-273.
14. Hanley, J.R., A.W. Young, and N.A. Pearson, *Impairment of the visuospatial sketch pad*. *Quarter of ExperPsychol*, 1991. **43A**: p. 101-125.
15. Jonides, J. and E.E. Smith, *The architecture of working memory.*, in *Cognitive neuroscience*, M.D. Rugg, Editor, Psychology Press: Hove, East Sussex. 1997.
16. D'Esposito M, Postle BR. Working memory function in lateral prefrontal cortex. In Stuss DT, Knight RT, eds. *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; 2002.
17. Postle BR, Berger JS, Goldstein JH, Curtis CE, D'Esposito M. Behavioral and neuropsychological correlates of episodic coding, proactive interference and list length effects in a running span verbal working memory task. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2001; 1: 10-21.

18. Fernández Duque D, Baird JA, Posner MI. Executive attention and metacognitive regulation. *Conscious Cogn* 2000; 9: 288-307.
19. Ruchkin DS, Grafman J, Cameron K, Berndt RS: Working memory retention systems: a state of activated long-term memory. *Behav Brain Sci*. 2003 Dec;26(6):709-28; discussion 728-77.
20. Baddeley A: Working Memory: Theories, Models, and Controversies. *Annu. Rev. Psychol*. 2012.63:1-29.
21. Atkinson RC, Shiffrin RM. Human memory: A proposed system and its control processes. *The psychology of learning and motivation: II.*: Academic Press, Oxford; 1968. p. 249-xi, 249.
22. Baddeley AD. Working memory. Nueva York: Oxford University Press; 1986.
23. Cowan N. What are the differences between long-term, short-term, and working memory? *Progress in Brain Research* 2008; 169: 323-338.
24. Kvavilashvili L, Ellis J. Varieties of intention: Some distinctions and classifications. *Prospective memory: Theory and applications.*: Lawrence Erlbaum Associates Publishers, Mahwah, NJ; 1996. p. 23-51.
25. Zogg JB, Woods SP, Saucedo JA, Wiebe JS, Simoni JM. The role of prospective memory in medication adherence: A review of an emerging literature. *J Behav Med* 2012;35(1):47-62.
26. Einstein GO, McDaniel MA. Normal aging and prospective memory. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition* 1990;16(4):717-726.
27. Kvavilashvili L, Fisher L. Is time-based prospective remembering mediated by self-initiated rehearsals? Role of incidental cues, ongoing activity, age, and motivation. *J Exp Psychol: Gen* 2007;136(1):112-132.
28. Sellen AJ, Louie G, Harris JE, Wilkins AJ. What brings intentions to mind? An in situ study of prospective memory. *Memory* 1997; 5(4):483-507.
29. Kim PY, Mayhorn CB. Exploring students' prospective memory inside and outside the lab. *Am J Psychol* 2008;121(2):241-254.
30. Cona G, Arcara G, Tarantino V, Bisiacchi PS. Electrophysiological correlates of strategic monitoring in event-based and time-based prospective memory. *PLoS ONE* 2012;7(2).
31. Einstein GO, McDaniel MA. Prospective memory: Multiple retrieval processes. *Current Directions in Psychological Science* 2005;14(6):286-290.
32. Scullin MK, McDaniel MA, Shelton JT. The Dynamic Multiprocess Framework: Evidence from prospective memory with contextual variability. *Cognit Psychol* 2013;67(1-2):55-71.
33. Burgess PW, Gonen-Yaacovi G, Volle E. Functional neuroimaging studies of prospective memory: What have we learnt so far? *Neuropsychologia* 2011;49(8):2246-2257.
34. Momennejad I, Haynes J. Human anterior prefrontal cortex encodes the 'what' and 'when' of future intentions. *Neuroimage* 2012;61(1):139-148.
35. Cona G, Scarpazza C, Sartori G, Moscovitch M, Bisiacchi PS. Neural bases of prospective memory: A meta-analysis and the "Attention to Delayed Intention" (AtoDI) model. *Neurosci Biobehav Rev* 2015;52:21-37.
36. Tulving, E., Schacter, D.L., McLachlan, D.R.. Priming of semantic autobiographical knowledge: a case study of retrograde amnesia. *Brain Cognit*,1988, 8, 3-20.
37. Roberts S, Blumenfeld RS, and Ranganath CH. Prefrontal Cortex and Long-Term Memory Encoding: An Integrative Review of Findings from Neuropsychology and Neuroimaging: *Neuroscient* 2007, 13 (3):280-291.

38. Kandel RE, Kupfermann I, Iversen S. Aprendizaje y memoria. In: Kandel RE, Schwartz HJ, Jessell MT, eds. Principios de neurociencia. Madrid: McGraw-Hill Interamericana; 1227-46. 2001.
39. Cohen, N. J., Eichenbaum, H., Deacedo, B. S., & Corkin, S.. Different memory systems underlying acquisition of procedural and declarative knowledge. *Ann N Y Acad Sci*, 1985 444, 54-71.
40. Golby, A. J., Poldrack, R. A., Brewer, J. B., Spencer, D., Desmond, J. E., Aron, A. P., & Gabrieli, J. D. Material-specific lateralization in the medial temporal lobe and prefrontal cortex during memory encoding. *Brain*, 2001., 124(Pt 9), 1841-1854.
41. Johnson, M. K., Raye, C. L., Mitchell, K. J., Greene, E. J., & Anderson, A. W. . FMRI evidence for an organization of prefrontal cortex by both type of process and type of information. *Cereb Cortex*, 2003, 13(3), 265-273.
42. Rugg, M. D., Otten, L. J., & Henson, R. N. (2002). The neural basis of episodic memory: evidence from functional neuroimaging. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2002, 357(1424), 1097-1110.
43. Tulving, E., Kapur, S., Craik, F. I., Moscovitch, M., & Houle, S. Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: positron emission tomography findings. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1994 91(6), 2016-2020.
44. Wagner, A. D., Koutstaal, W., & Schacter, D. L.. When encoding yields remembering: insights from event-related neuroimaging. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 1999, 354(1387), 1307-1324.
45. Sandrini, M, Censor N, Mishoe J, Cohen L Causal role of prefrontal cortex in strengthening of episodic memories through reconsolidation. *Curr Biol*. 2013 Nov 4; 23(21).
46. Tulving E. How many memory systems are now? *American Psychol*, 1985, 40,4, 381-3895.
47. Schacter, D L Donna Addis R, Buckner RL. Remembering the past to imagine the future: the prospective brain. *Nature Revs Neurosci*, 2007, 8, 657-661.
48. Okuda, J., Fujii, T., Ohtake, H., Tsukiura, T., Tanji, K., Suzuki, K., et al. Thinking of the future and past: The roles of the frontal pole and the medial temporal lobes. *Neuroimage*, 2003 19, 1369–1380.
49. Addis, D. R., Moscovitch, M., Crawley, A. P., & McAndrews, M. P. . Recollective qualities modulate hippocampal activation during autobiographical memory retrieval. *Hippocampus*, 2004, 14, 752–762.
50. Cabeza, R., & St Jacques, P.. Functional neuroimaging of autobiographical memory. *Trends Cognit Scies*, 2007, 11, 219–227.
51. Henson RN, Hornberger M, Rugg MDJ Further dissociating the processes involved in recognition memory: an FMRI study. *Cogn Neurosci*. 2005 Jul;17(7):1058-73.
52. Cabeza R, Elisa E, Olson I, Moscovitch M: The parietal cortex and episodic memory: an attentional account. *Nat Rev Neurosci*, 2008 9, 613-625.
53. Collins AM, Loftus EF. A spreading-activation theory of semantic processing. *Psychol Rev* 1975;82(6):407-428.
54. Schacter DL, Reiman E, Curran T, Yun LS, Bandy D, McDermott KB, et al. Neuroanatomical correlates of veridical and illusory recognition memory: evidence from positron emission tomography. *Neuron* 1996; 17: 267-274.
55. Tulving E, Kapur S, Craik FI, Moscovitch M, Houle S. Hemispheric encoding/retrieval asymmetry in episodic memory: positron emission tomography findings. *Proc Natl Acad Sci* 1994; 91: 2016-2020.
56. Habib R, Nyberg L, Tulving E. Hemispheric asymmetries of memory: The HERA model revisited. *Trends Cogn Sci (Regul Ed)* 2003;7(6):241-245.

57. Rönnlund M, Nyberg L, Bäckman L, Nilsson L. Stability, Growth, and Decline in Adult Life Span Development of Declarative Memory: Cross-Sectional and Longitudinal Data From a Population-Based Study. *Psychol Aging* 2005;20(1):3-18.
58. Rönnlund M, Nilsson L. Adult life-span patterns in WAIS-R Block Design performance: Cross-sectional versus longitudinal age gradients and relations to demographic factors. *Intelligence* 2006;34(1):63-78.
59. Warrington EK, Shallice T. Category specific semantic impairments. *Brain* 1984;107:829-854.
60. Caramazza A, Shelton JR. Domain-specific knowledge systems in the brain: The animate–inanimate distinction. *J Cogn Neurosci* 1998;10(1):1-34.
61. Gainotti G. What the locus of brain lesion tells us about the nature of the cognitive defect underlying category-specific disorders: A review. *Cortex: A Journal Devoted to the Study of the Nervous System and Behavior* 2000;36(4):539-559.
62. Warrington EK, McCarthy RA. Categories of knowledge. Further fractionations and an attempted integration. *Brain* 1987; 110: 1273-1296.
63. Farah MJ, McClelland JL. A Computational Model of Semantic Memory Impairment: Modality Specificity and Emergent Category Specificity. *Journal of Experimental Psychology* 1991; 120: 339-357.
64. Cappa SF, Perani D, Schnur T, Tettamanti M, Fazio F. The effects of semantic category and knowledge type on lexical-semantic access: a PET study. *Neuroimage* 1998; 8(4): 350-359.
65. Thompson-Schill S, Aguirre GK, D'Esposito M, Farah MJ. A neural basis for category and modality specificity of semantic knowledge. *Neuropsychologia* 1999;37(6):671-676.
66. Martin A, Chao LL. Semantic memory and the brain: Structure and processes. *Curr Opin Neurobiol* 2001;11(2):194-201.
67. Lee ACH, Graham KS, Simons JS, Hodges JR, Owen AM, Patterson K. Regional brain activations differ for semantic features but not categories. *NeuroReport: For Rapid Communication of Neuroscience Research* 2002;13(12):1497-1501.
68. Marques JF, Canessa N, Siri S, Catricalà E, Cappa S. Conceptual knowledge in the brain: fMRI evidence for a featural organization. *Brain Res* 2008;1194:90-99.
69. Rumelhart D, Norman D. Accretion, tuning and restructuring: Three modes of learning. In Cotton JW and Klatzky R, ed. *Semantic Factors in Cognition*. Hillsdale, NJ. Erlbaum; 1978. p. 37-53.
70. Schank RC, Abelson RP. *Scripts, plans, goals, and understanding*. : Morgan Kaufmann, San Mateo, CA; 1988.
71. Cooper RP, Shallice T. Hierarchical schemas and goals in the control of sequential behavior. *Psychol Rev* 2006;113(4):887-916.
72. Farag C, Troiani V, Bonner M, Powers C, Avants B, Gee J, et al. Hierarchical organization of scripts: Converging evidence from fMRI and frontotemporal degeneration. *Cerebral Cortex* 2010;20(10):2453-2463.
73. Squire, L.R. y Alvarez, P. Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective. *Current Opinion Neurobiol*, 1995 5, pp.169-177.
74. Moscovitch, M. and G. Winocur, The frontal cortex and working with memory., in *Principles of frontal lobe function.*, D.T. Stuss and R.T. Knight, Editors., Oxford University Press: New York. 2002.