



# UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

---

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

División de Ciencias Biológicas

Departamento de Ciencias Ambientales

## INSTITUTO DE NEUROCIENCIAS

**Efectos de la presentación de estímulos con contenido emocional durante la ejecución de una tarea de memoria de trabajo visuoespacial**

Tesis

que para obtener el grado de

**DOCTOR EN CIENCIA DEL COMPORTAMIENTO  
(ORIENTACIÓN NEUROCIENCIA)**

presenta

**Adriana Liset López Franco**

Comité tutorial

**Dr. Andrés González Garrido (Director)**

Dra. Julieta Ramos Loyo

Dr. Félix Héctor Martínez Sánchez

## *Dedicatorias*

*A mis padres, Carlos y Estela, que siempre me han dado una vida  
plena de belleza, cariño y comprensión.  
Por todos los sacrificios que hicieron y siguen haciendo por mí  
y por todo lo demás que  
estas cuantas palabras no pueden describir.*

*A mi hermana Lili, por ser mi mejor amiga,  
por enseñarme a ver la vida sin complicaciones,  
por tu alegría,  
por que siempre estas conmigo  
cuando te necesito.*

*A mis hermanos Carlos, Luis y Michel con quienes he  
compartido una vida plena de felicidad.*

*Este trabajo es para ustedes, por su amor, comprensión y  
por brindarme la vida que tanto he disfrutado.*

*Con todo cariño, gracias.*

## *Agradecimientos*

*Me gustaría agradecer de forma especial, a quienes han colaborado de diversas maneras para la realización de este proyecto.*

*A mi Director de Tesis, el Dr. Andrés González Garrido,  
le estaré siempre agradecida por guiarme  
e impulsarme a crecer,  
por compartir conmigo sus conocimientos,  
por todas las oportunidades que me ha brindado.  
Pero sobre todo,  
por ser un excelente ejemplo de vida a seguir.*

*A la Dra. Fabiola Gómez, por tu amistad y tus valiosos  
consejos, por apoyarme en todo momento,  
por tu comprensión y enseñanzas.*

*Al Dr. Héctor Martínez, a quien siempre he admirado  
por su forma de ser y su calidez humana.  
Gracias por tu apoyo, porque pude  
contar contigo en los momentos que más lo necesitaba.*

*A la Dra. Julieta Ramos que representó un papel importante en  
la formación de mi carrera y por ayudar en  
la culminación de mi tesis.*

*A los chicos de la maestría, generación 2011,  
Ibeth, Adrian, Monse, Sara... por  
su amistad y las noches de fiesta!!*

*A la Universidad de Guadalajara, al Consejo Nacional  
de Ciencia y Tecnología (CONACYT)  
y al Instituto de Neurociencias.*



<b>9. Análisis Estadístico y Resultados Conductuales.....</b>	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>	<b>52</b>
<b>10. Obtención de los PREs y Análisis Estadístico .....</b>	<b>¡Error! Marcador no definido.</b>	<b>54</b>
<b>11. Resultados conductuales.....</b>		<b>54</b>
<b>12. Resultados electrofisiológicos.....</b>		<b>57</b>
12.1 Resumen de resultados electrofisiológicos.....		65
<b>13. Discusión de Resultados.....</b>	<b>¡Error! Marcador no defin</b>	<b>67</b>
13.1 Discusión de los resultados Conductuales.....		67
13.2 Discusión de resultados electrofisiológicos.....		70
<b>14. Discusión general e implicaciones teóricas de los resultados.....</b>		<b>73</b>
<b>15. Referencias Bibliográficas.....</b>		<b>76</b>

## 1. Abstract

A general consent postulates that visuospatial working memory operates through two functionally independent systems: one visual and another spatial. Clinical evidence and dual-task studies seem to support this functional dissociation, but studies on facial emotional recognition have shown that the static information contained in facial stimuli could interfere with the active maintenance of dynamic information in working memory task; consequently, further functional and anatomical relationships between both systems could be considered. The main aim of this study was to explore the effects of emotional facial stimuli on visuospatial working memory task performance. Event-related brain potentials (ERPs) were recorded while twenty healthy right-handed voluntary young adults performed a visuospatial working memory task. Facial stimuli with emotional content (happy, fearful and neutral) as well as non-facial stimuli (control) were sequentially presented in randomized locations of a conventional touch screen monitor. Subject had to reproduce, as quickly as possible, the inverse order of each sequence by touching the screen. Behavioral results showed that while performing longer sequences, subjects had significantly lower amount of correct responses with respect to shorter ones, but happy faces reached significantly higher number of correct responses when compared to the supplementary conditions. ERPs showed early changes (P60 y N170) with higher voltages for happy faces during longer sequences, while it decreased for later components (P2, N320 and late positivity) during higher memory load trials. Taken together, present results suggest a dynamic interaction between task-and/or-stimuli-dependant processing, where interference on cognitive goals might depend upon memory load, but also on the intrinsic nature of processes involved. Specifically, non-overlapping processes could recruit additive cognitive resources thus favoring the resultant behavioral outcome. Electrophysiological results seem to support this assumption.

## 2. Introducción

Llevar a cabo un comportamiento planeado requiere de la actividad coordinada de múltiples sistemas cerebrales, que permitan el mantenimiento activo de información relevante para la ejecución de la tarea en curso y al mismo tiempo, monitorear el ambiente para detectar, seleccionar y orientar la atención hacia estímulos que resulten potencialmente significativos para el individuo. Los procesos cerebrales que integran y coordinan temporalmente dicha información se les conoce como memoria de trabajo.

Se han postulado varios modelos teóricos para tratar de explicar los mecanismos implicados en el mantenimiento activo de información, pero uno de los más representativos fue el propuesto por Baddeley y Hitch (1974). Estos autores, plantearon la existencia de tres componentes funcionalmente especializados como responsables de la memoria de trabajo (MT): un sistema de control central y dos sistemas de almacenamiento temporal de la información. Desde su publicación, el estudio de la memoria de trabajo se convirtió en una de las áreas de investigación más activas en las neurociencias cognitivas, impulsando el desarrollo de nuevas investigaciones y modelos teóricos. Actualmente, se reconoce la importancia del modelo de Baddeley y Hitch en la explicación de cómo se produce la conducta voluntaria; sin embargo, es importante señalar que los autores centraron su explicación en aspectos muy específicos de la cognición, como el procesamiento fonológico o el visuoespacial, para describir una serie de tareas complejas, tales como la comprensión del lenguaje, razonamiento o cálculo mental, dejando fuera de su esquema, otros procesos cognitivos que forman parte integral de la conducta humana, como es el caso de las emociones. Si bien resulta lógico abordar un tema tan diverso a partir de la explicación detallada de ciertos elementos constituyentes, no debemos olvidar que las tareas de la vida cotidiana con frecuencia involucran distintos cursos de acción y tomar una decisión entre las posibles opciones de respuesta, implica una valoración cognitiva acerca de la importancia social y biológica de la

situación. En este contexto, algunos autores han señalado que las emociones y los procesos homeostáticos desempeñan un papel importante en la toma de decisiones, ejerciendo una fuerte influencia en actividades cognitivas complejas (ver Damasio, 1994; LeDoux, 1996).

A nivel experimental, se ha logrado un gran avance en el estudio de la memoria de trabajo; por ejemplo, mediante el uso de técnicas de neuroimagen ha sido posible identificar algunas de las regiones cerebrales que participan en este proceso -las cortezas prefrontal (CPF) y parietal posterior- y mediante registros de actividad neuronal unitaria se ha observado que en regiones frontales y parietales de la corteza cerebral, existen células que presentan un incremento en su patrón de disparo durante el intervalo entre dos ensayos en tareas de respuesta demorada; esta actividad se ha asociado con la integración temporal de información entre la percepción de un estímulo y la preparación para un posible acto motor (Fuster, 1997).

Por el contrario, la relación anatómica y funcional entre los sistemas emocionales y la memoria de trabajo ha sido poco estudiada. La evidencia existente proviene básicamente de estudios clínicos y anatómicos en los que se ha observado una estrecha conectividad entre estructuras relacionadas con memoria de trabajo (CPF) y aquellas implicadas en la regulación de aspectos emocionales -sistema límbico-. A nivel electrofisiológico se han descrito componentes de los PREs asociados al reconocimiento visual de emociones – N200 y positividades tardías-, que presentan variaciones de voltaje en función de las características de la tarea de MT (Schupp *et al*, 2006; González-Garrido *et al*, 2007). En otros trabajos se ha observado de manera consistente que la inducción de un estado de ánimo -positivo o negativo- antes de administrar la tarea experimental, produce cambios en la ejecución de la tarea cognitiva (Gray, Braver y Raichle, 2002; Kensinger y Corkin, 2003). No obstante, como se señaló anteriormente, se trata de un área de estudio relativamente nueva y aún falta por determinar los mecanismos neuronales que subyacen a cada uno de los procesos,

así como la relación anatómica y funcional entre ellos, así como también, determinar los sistemas de neurotransmisión que participan y sustentan los mismos.

En particular, se ha señalado que en la memoria de trabajo visuoespacial la información se procesa y almacena a través de dos sistemas funcionalmente independientes: uno de ellos, implicado en el mantenimiento de información visual estática -color o la forma- y el otro, en el mantenimiento de información espacial dinámica -secuencias de movimientos o patrones espaciales- (Logie, 1995). Se conoce, además, que las expresiones faciales son estímulos social y biológicamente significativos, que demandan recursos de procesamiento de manera automática, aún cuando su codificación, reconocimiento o procesamiento adicional sean irrelevantes para el cumplimiento satisfactorio de los requerimientos de una tarea en curso, por lo que su aparición puede, en consecuencia, interferir con la ejecución simultánea de dicha tarea (González-Garrido *et al*, 2007; 2009; Pessoa, McKenna, Gutierrez y Ungerleider, 2002).

Con base en estos antecedentes, decidimos explorar a nivel conductual y electrofisiológico (Potenciales Relacionados con Eventos), los mecanismos neuronales que subyacen al procesamiento en la memoria de trabajo visuoespacial y el reconocimiento de emociones faciales. Nuestro estudio está enfocado al subcomponente visuoespacial, debido a que se relaciona directamente con algunas de las estructuras que participan en el procesamiento de las emociones y empleamos estímulos faciales, porque constituyen una herramienta usualmente utilizada para evaluar los mecanismos involucrados en el reconocimiento emocional.

Con el propósito antes señalado, para estudiar los efectos de la presentación de estímulos con y sin contenido emocional sobre la ejecución de una tarea de memoria de trabajo visuoespacial, utilizamos una tarea tipo “*memory-span*” con claras analogías a la tarea de Corsi (Corsi-block-span) propuesta

originalmente por Milner (1971), que consistió en la presentación secuencial de estímulos (en nuestro caso rostros de alegría, miedo y neutrales versus estímulos no-faciales; ej. ruido visual como control), que aparecían en distintas áreas del campo visual en series de cuatro o de seis estímulos por ensayo. Al finalizar cada secuencia, los participantes tuvieron que reproducir la serie en orden inverso, presionando con el dedo índice una pantalla táctil para determinar lo más rápido posible la localización de los estímulos.

De acuerdo a los antecedentes ya mencionados, en nuestra tarea experimental se podría esperar que la información emocional afectara el mantenimiento activo de la información relevante (conservar el orden de la secuencia) durante la ejecución de la tarea en curso, ya que la detección de un estímulo biológicamente significativo demandaría recursos atentos para su procesamiento. Sin embargo, debido a que se postula que la información visual y espacial se procesa de manera independiente, entonces el contenido emocional de los estímulos no debería interferir con la operación en memoria espacial, en ninguno de los niveles de carga en memoria referidos.

El presente estudio está organizado de la siguiente manera: primero se hará una breve descripción de los estudios que anteceden y sustentan el concepto de memoria de trabajo; posteriormente se describirán las propiedades funcionales y estructurales del componente visuoespacial y su posible interacción con los procesos emocionales, luego se hará una descripción de los mecanismos implicados en el reconocimiento de emociones faciales y de los componentes de los potenciales relacionados con eventos asociados con estos procesos; finalmente, se presentarán los resultados obtenidos en nuestro estudio.

### 3. Memoria de Trabajo

Una cuestión fundamental para las neurociencias cognitivas es determinar cómo los seres humanos pueden almacenar durante relativamente breves periodos de tiempo, información que resulta relevante para las demandas de una tarea que no requiere una ejecución inmediata, mientras simultáneamente realiza otras actividades cognitivas o ignora otras formas de interferencia. En 1974, Baddeley y Hitch utilizaron el término de “*memoria de trabajo*” para referirse a los procesos cerebrales que hacen posible el mantenimiento activo de esa información. La propuesta básica de estos autores fue que la memoria de trabajo es un proceso complejo constituido por tres componentes: un sistema de control o ejecutivo central y dos sistemas subsidiarios -el lazo fonológico y el esquema visuoespacial- que dinámicamente controlan y coordinan el procesamiento y almacenamiento de información relevante que tiene lugar durante la ejecución de tareas cognitivas complejas (Baddeley, 1986; Miyake y Shah, 1999; Repovs y Baddeley, 2006). A partir de esta propuesta, el estudio de la memoria de trabajo se convirtió en una de las áreas de investigación más activas en las neurociencias cognitivas y actualmente, constituye uno de los constructos teóricos más utilizados para explicar los mecanismos que subyacen al control ejecutivo de la conducta.

La idea de que existe una forma de memoria temporal que se relaciona con la cognición compleja no es algo nuevo, sino que, anteriormente ya había sido descrita por William James en 1890, quien utilizó el término de *memoria primaria* para referirse a un estado mental inicial que constituye el presente psicológico del sujeto, donde se almacenan los pensamientos que se encuentran dentro del foco de atención y guían la conducta actual (ver Cowan, 1988; 2000 para revisión). James también utilizó el término de memoria primaria para distinguir un segundo estado mental que almacena información que ya no está presente para la conciencia, al que denominó *memoria secundaria* (descrito en Cowan, 1988). Luego de estas observaciones, a lo largo de la historia hubo una época en la cual se ignoraron dichos procesos debido a la influencia de las teorías del análisis

experimental de la conducta, las cuales rechazaban los conceptos “mentalistas” para definir los procesos psicológicos. Pero esta situación cambió a finales de los años cuarentas cuando entraron en escena las teorías de la comunicación, las cuales tuvieron una fuerte influencia en la psicología experimental y dieron lugar a una serie de modelos teóricos y de trabajos experimentales que intentaban explicar los procesos psicológicos como un sistema de procesamiento de información. A continuación se presentan algunos de los trabajos más representativos en el estudio de la memoria a corto plazo y los datos experimentales que los sustentan.

Dentro de las principales aportaciones sobresale el trabajo de Donald Hebb (1949), quien con su trabajo experimental encontró una definición más formal para la hipótesis sobre las memorias primaria y secundaria de James (1890). Hebb postuló el concepto de “conjunto o agrupación neuronal” como la unidad estructural y funcional del sistema nervioso y propuso que los recuerdos pueden grabarse en el cerebro gracias a las modificaciones perdurables de la eficacia de las sinapsis entre neuronas y la creación de nuevas conexiones sinápticas (descrito en Laroche, 2010). En este sentido, un recuerdo corresponde a la activación simultánea de neuronas interconectadas y activadas al unísono; de manera que a cada recuerdo le corresponde una configuración particular de actividad, así cuando la activación neuronal no es lo suficientemente intensa o persistente, los cambios bioquímicos que se producen no pueden durar más que unos minutos y se pierden con facilidad. Este patrón de actividad puede ser considerado como memoria a corto plazo, para distinguirlo de un segundo cambio bioquímico que puede durar días o incluso años dejando un rastro casi permanente en las redes neuronales activadas -memoria a largo plazo- (Haines, 2002; Kandel, Schwartz y Jesell, 2000).

Otra aportación importante fue el trabajo de Miller (1956), quien señaló que la capacidad de la memoria a corto plazo está limitada en promedio a  $7 \pm 2$  unidades de información o “*chunks*”. El autor, utilizó la técnica experimental denominada “*memory-span*” desarrollada por Jacobs (1887), para medir la capacidad de la memoria a corto plazo. En este tipo de tareas, se presentan secuencias de números que van incrementando en longitud; al final de cada secuencia, el sujeto tiene que reproducirla en el orden inverso; y la magnitud en la cual ya no puede reproducirlas correctamente, se considera como índice de su capacidad de memoria. Miller observó que el recuerdo de las secuencias podía mejorar cuando los números se agrupan, por ejemplo, la secuencia: 791862534 se recuerda mejor cuando los números se asocian en grupos de tres ej. 791 862 534; menciona, que la razón por la cual, los números agrupados se recuerdan mejor, es porque la información se reduce de nueve dígitos a tres “*chunks*”. De esta forma, Miller demostró que la capacidad de la memoria a corto plazo está determinada por el número de “*chunks*” y no por el número de estímulos (Best, 2002; Manzanero, 2008). Aunque la noción de un “número mágico” aún forma parte de las ideas actuales acerca de la capacidad de almacenamiento a corto plazo, trabajos recientes han sugerido que dicha capacidad puede estar limitada a  $3 \pm 1$  unidades de información. Esta nueva propuesta proviene de estudios que sugieren que la capacidad de almacenamiento es menor, cuando a los sujetos se les impide utilizar estrategias tales como la agrupación o la actualización de información (Conway, Cowan y Bunting, 2001).

Brown (1958), por su parte, estudió los efectos de la distracción durante la ejecución de tareas de memoria a corto plazo y observó que incluso pequeñas cantidades de información pueden ser olvidadas rápidamente si ocurre una distracción. El autor desarrolló una técnica experimental denominada “tarea de interferencia”, que consiste en la presentación secuencial de tres consonantes (ej. LMP), seguidas por la presentación inmediata de un número (ej. 528; como estímulo distractor), que se debe repetir y desde el cual, se debe contar hacia atrás de tres en tres, hasta que se indique. En esta tarea, se le pide al sujeto que

mantenga en memoria la secuencia de consonantes, mientras va restando las cantidades en voz alta y al final de la presentación se le pide que recuerde el orden de la secuencia (Loftus y Loftus, 1976; Ruiz-Vargas, 1991). El autor observó que en estas condiciones los sujetos no podían recordar en su totalidad el orden de las secuencias, debido a la presentación inmediata de los dígitos. Posteriormente, Brown introdujo un intervalo de tiempo entre la presentación de las consonantes y los dígitos y observó que los sujetos son capaces de recordar correctamente las secuencias. De lo anterior fue posible deducir que el intervalo de tiempo permite a los sujetos actualizar la información relevante antes de que se presenten los estímulos distractores, reduciendo la probabilidad de olvidar la información de interés y dado que los estímulos relevantes y los distractores eran diferentes, se pensó que el olvido no dependía de la similitud del material presentado (Cowan, 1988, 2000).

Siguiendo la metodología de Brown (1958), Peterson y Peterson (1959), estudiaron el curso temporal del olvido en condiciones de distracción; pero a diferencia de Brown, ellos manipularon la duración de los intervalos de tiempo (de 0 a 18s) durante los cuales, los sujetos tenían que retener información relevante para la ejecución de la tarea (ej. secuencias de consonantes). Los autores encontraron que el recuerdo de las secuencias empeora a medida que aumenta el intervalo de retención, debido a que el trazo en memoria se desvanece con el paso del tiempo y al igual que Brown, observaron que el olvido ocurre cuando la información no puede ser actualizada (Baddeley, 1992; Loftus y Loftus, 1976). En apoyo a lo anterior, Murdock (1961) observó que el olvido de información no se ve afectado por el tipo de estímulo —ej. tres palabras o tres números— que se tienen que mantener en memoria, pero sí por la cantidad de información y el tiempo durante el cual se mantiene dicha información (Melton, 1963). Estas y otras investigaciones sobre el olvido a corto plazo, han permitido inferir la existencia de un mecanismo de desvanecimiento del trazo en memoria que se produce de forma automática por el paso del tiempo y es independiente del material distractor o de la información que se tiene que mantener.

Keppel y Underwood (1962) observaron que el olvido no depende únicamente del paso del tiempo, sino que la acumulación de otros eventos también influye en la pérdida de información. Estos autores señalaron que durante el almacenamiento de información puede ocurrir un efecto de interferencia, ya sea porque un nuevo aprendizaje es interferido por información almacenada previamente (ej. tratar de aprender un nuevo número de celular), o bien porque el nuevo aprendizaje interfiere con los hábitos. A estos fenómenos de interferencia se les conoce como interferencia proactiva e interferencia retroactiva, respectivamente (Baddeley, Kopelman y Wilson, 2004).

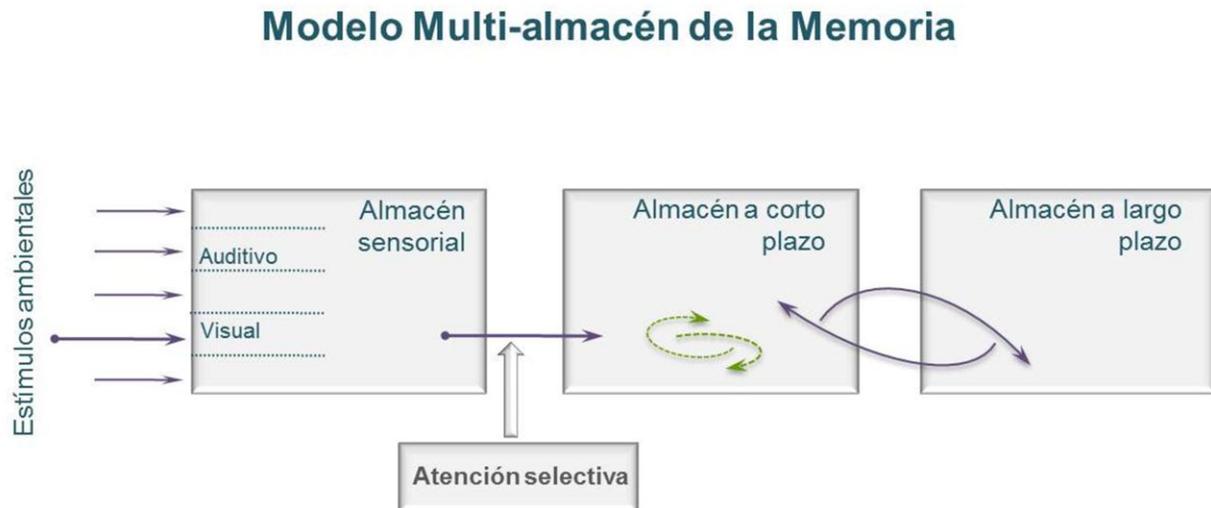
Los estudios en pacientes con lesiones cerebrales también permitieron identificar algunos de los mecanismos cerebrales relacionados con la memoria a corto plazo. Particularmente relevantes fueron las observaciones hechas por Brenda Milner (1966), quien describió la lesión y los síntomas del paciente conocido como H.M., quien presentaba graves dificultades para el aprendizaje de nuevos eventos como resultado de la extirpación bilateral de áreas del lóbulo temporal que afectaron principalmente al hipocampo (Milner, Petrides y Smith, 1985; Barco, 2010). La investigación realizada reveló que H.M. era incapaz de formar nuevos recuerdos, debido a que no podía retener la información nueva lo suficiente como para que las experiencias a corto plazo se incorporaran a la memoria a largo plazo; en consecuencia, tenía dificultades para aprender nuevas habilidades pero aún conservaba intacta la memoria a largo plazo y era capaz de recordar los hechos sucedidos meses o años antes de la lesión (Haines, 2002). A partir de la descripción de este déficit se hicieron dos observaciones importantes que junto con los datos experimentales presentados sentaron las bases para el modelo de la memoria postulado posteriormente por Atkinson y Shiffrin (1968). Primero, se propuso que el aprendizaje y otras actividades cognitivas dependían fundamentalmente de los procesos de memoria a corto plazo. La segunda observación fue que la memoria a corto plazo y la memoria a largo plazo, dependían de substratos anatómicos diferentes y podían ser estudiados de manera independiente.

Atkinson y Shiffrin (1968) propusieron un modelo cognitivo en el que describen a la memoria como un sistema de procesamiento constituido por tres estructuras: un almacén sensorial, un almacén a corto plazo y un almacén a largo plazo. La función básica de este sistema es la consolidación de la memoria a largo plazo a partir de la memoria sensorial y a corto plazo, para el aprendizaje de nuevas habilidades y la toma de decisiones. De acuerdo con este modelo, la información es enviada en serie desde un almacén a otro y cada almacén somete las señales que le llegan a un conjunto específico de operaciones que permiten la codificación, el almacenamiento y evocación de información.

En general, se postula un primer estado de procesamiento en el cual, los atributos físicos de los estímulos son codificados de manera simultánea por los receptores sensitivos; a su vez, esa información permanece durante algunos segundos en el almacén sensorial donde se lleva a cabo la representación interna de información ambiental que ya no está presente para los órganos de los sentidos. Debido a que estos procesos ocurren en paralelo, la cantidad de información que se puede almacenar es casi ilimitada; sin embargo, el sistema nervioso central no puede tratar de manera simultánea con toda esa información. Es por ello que ocurren mecanismos de selección que permiten excluir de un análisis posterior aquellas señales que no sean de interés para el organismo y así poder tratar de manera prioritaria con información relevante (ver Broadbent, 1958). Luego de que la información ha sido seleccionada es enviada hacia el almacén a corto plazo donde se llevan a cabo procesos de integración y evocación necesarios para la categorización semántica y la consolidación en memoria. Este almacén es considerado como *memoria de trabajo*, porque interviene en el control voluntario de la información que fluye a través del sistema (los procesos de control se refieren a mecanismos de actualización que operan dentro del almacén para mantener activo el trazo en memoria) y a su vez, se relaciona con un estado de conciencia en el cual la información que se encuentra dentro del almacén es la información que está en el foco de atención y puede accederse a ella rápidamente durante la ejecución de una tarea. Finalmente, la información se incorpora a la

memoria a largo plazo, la cual puede ser evocada días, meses, o años más tarde.

**Figura 1.**



**Figura 1:** Representación esquemática del modelo de Atkinson y Shiffrin (1968). El flujo de información es indicado por las flechas. El procesamiento de información ocurre en paralelo hasta llegar al filtro, después continúa de manera serial. Los procesos de control que operan en el almacén a corto plazo permiten actualizar y mantener temporalmente información para utilizarla durante la ejecución de una tarea o bien transferirla hacia un sistema de mayor capacidad.

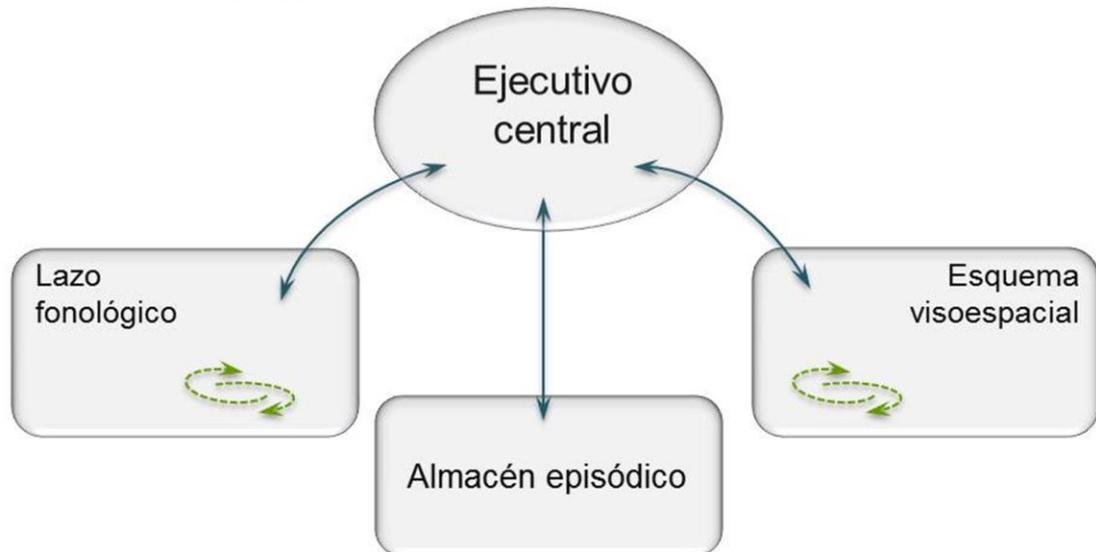
Se comprobó que este modelo, aunque sorprendentemente simple, era muy importante para comprender el funcionamiento de la memoria, pero específicamente la memoria a corto plazo, porque el modelo básicamente postula que la memoria a corto plazo y los mecanismos de control que operan dentro de dicho almacén, juegan un rol crucial en el control ejecutivo de la conducta, ya que la comunicación a través del sistema de memoria está mediada por el almacén a corto plazo que crea una continuidad entre la percepción de un estímulo y la respuesta. Se señala además que la persistencia de esa información requiere atención y esfuerzo por parte del individuo.

Unos años más tarde, Shallice y Warrington (1970) presentaron el caso clínico de un paciente cuya lesión y síntomas eran similares a los descritos por Milner (1966), pero a diferencia de lo que ella reportó, los autores observaron que la incapacidad de este paciente para adquirir nuevos conocimientos era parcial, debido a que sólo se limitaba a la adquisición de memorias de tipo declarativo, pero no estaba limitado a otras formas de aprendizaje tales como la adquisición de habilidades motoras. Siguiendo estos resultados, Baddeley y Hitch (1974) exploraron la capacidad de la memoria a corto plazo en sujetos normales, utilizando la técnica experimental conocida como “tarea-dual” para simular las condiciones de aprendizaje de los pacientes. En esta tarea se presenta una secuencia de números de seis u ocho dígitos, seguida por la presentación inmediata de dos letras (ej. A y B). Luego, desaparecen las letras y se presenta una frase que describe el orden de las mismas (ej. B no es precedida por A), el sujeto tiene que decidir si la frase describe el orden correcto o no y responder “verdadero o falso”. Cuando el sujeto responde a la frase, se le pide que reproduzca verbalmente el orden de la secuencia presentada al inicio de cada ensayo. Debido a que las dos tareas (tarea de los dígitos de tipo “*memory-span*” y la toma de decisiones) dependen de las capacidades de procesamiento de la memoria a corto plazo (Atkinson y Shiffrin, 1968), se esperaba que la toma de decisiones afectara el recuerdo de las secuencias, debido a que la capacidad para almacenar información en memoria a corto plazo es limitada (Miller, 1956) y sensible a la interferencia y puede perderse con facilidad si se interrumpe el proceso (Keppel y Underwood, 1962) o no se utilizan estrategias de actualización (Brown, 1958; Peterson y Peterson, 1959). Sin embargo este no fue el caso, en los resultados se observó que el tiempo de respuesta en la toma de decisión era mayor a medida que la secuencia era más larga, pero la cantidad de errores fue constante, incluso cuando la carga en memoria era de ocho dígitos.

Lo anterior permitió a Baddeley y Hitch (1974), suponer que la memoria a corto plazo no es un sistema unitario, sino que está constituido por distintos subprocesos que desempeña funciones específicas e independientes. Así, proponen la existencia de dos almacenes de memoria a corto plazo, uno para la información fonológica y otro para la información visuoespacial, que permiten el mantenimiento activo del trazo en memoria durante la ejecución de una tarea. Los autores señalan que dichos almacenes son funcionalmente independientes, porque esto explicaría el hecho de que se puedan ejecutar tareas simultáneas que demandan los mismos recursos de almacenamiento temporal, pero que operan con diferentes códigos de información -ej. verbal, visual y espacial-. Además, proponen la existencia de un sistema de control involucrado en distintas funciones como: la coordinación de información entre los almacenes de memoria, monitorear el ambiente, para detectar, seleccionar y orientar la atención hacia estímulos que resulten potencialmente significativos para el individuo y al mismo tiempo, de manipular la información que se encuentra dentro de los almacenes de memoria para utilizarla de manera estratégica durante la ejecución de la tarea. Finalmente, proponen que el término de memoria corto plazo sea remplazado por el de Memoria de Trabajo (MT), para referirse a un sistema dinámico que permite el mantenimiento temporal y la manipulación simultánea de información durante la ejecución de actividades cognitivas complejas tales como: el razonamiento, la comprensión y la resolución de problemas. Esta propuesta es lo que se conoce como el modelo multi-componente de la Memoria de Trabajo.

Inicialmente el modelo estaba constituido por tres componentes: un sistema de control o *ejecutivo central* y dos sistemas subsidiarios: el *lazo fonológico* y el *esquema visuoespacial* (Repovs y Baddeley, 2006), pero recientemente se añadió un cuarto componente conocido como *almacén episódico*, el cual representa la información almacenada a largo plazo (Baddeley, 2000). **Figura 2.** A continuación se presenta un resumen de las características de cada componente:

## Modelo Multi-componente de la Memoria de Trabajo



**Figura 2:** Representación del modelo de la Memoria de Trabajo propuesto por Baddeley y Hitch (1974). Modificado de Repovs y Baddeley, 2006.

El lazo fonológico comprende dos componentes: un almacén fonológico y un mecanismo de actualización (Baddeley, 1993). Los mecanismos de actualización permiten re-articular el contenido del almacén fonológico mediante la generación de un lenguaje subvocal, para actualizar el trazo en memoria y permitir el procesamiento de la información, que de otra forma se desvanecería rápidamente (Baddeley, Gathercole y Papagno, 1998; Repovs y Baddeley, 2006). Se ha señalado que este componente opera de manera exclusiva con un código de información verbal, de manera que la modalidad de entrada puede ser visual o auditiva; sin embargo, se asume que mientras la información fonológica tiene un acceso automático al almacén, la información visual primero tiene que ser recodificada, antes de entrar al almacén (Baddeley, 2003).

Por otra parte, el esquema visuoespacial procesa y almacena información visual y espacial a través de mecanismos funcionalmente independientes que se han identificado como: un almacén visual pasivo que mantiene información visual estática -como el color o la forma- y un almacén espacial activo, que almacena información dinámica –patrones espaciales o secuencias de movimientos- (Della Sala y Logie, 2002; Logie, 1995). Las características de este componente se comentarán en el siguiente apartado. De acuerdo con el modelo, el *almacén episódico* es responsable de integrar las representaciones del ambiente inmediato con las experiencias almacenadas en memoria a largo plazo, permitiendo la adquisición de nuevo conocimiento y la resolución de problemas (Baddeley, 2000; 2002). Finalmente, debido a que estos módulos se especializan en determinados aspectos de la cognición es necesario que la actividad de cada uno de ellos sea supervisada e integrada con la información proveniente de otros orígenes. Se considera que todas estas actividades son controladas por el *Sistema Ejecutivo Central*, que coordina la actividad de tales sistemas y al mismo tiempo, monitorea el ambiente para detectar, seleccionar y si es necesario, orientar la atención hacia estímulos que resulten potencialmente significativos para el individuo (Baddeley, 1992; Baddeley y Logie, 1999; Repovs y Baddeley, 2006).

En resumen, el modelo de Baddeley y Hitch (1974) postula que la memoria de trabajo comprende múltiples componentes de la cognición que permiten a los humanos comprender y mentalmente representar su ambiente inmediato, para soportar la adquisición de nuevo conocimiento y resolver problemas. Sin embargo, la debilidad de este modelo radica en que se propone que en cada componente se llevan a cabo procesos específicos y que éstos se encuentran separados anatómicamente entre sí. Sería más adecuado pensar que las funciones propuestas para la memoria de trabajo requieren de la participación coordinada de distintas regiones cerebrales que presentan entre sí una gran interconectividad.

### 3.1 ¿Memoria o memorias de trabajo?

Una de las principales disquisiciones en la literatura en los últimos años gira en torno a si la memoria de trabajo constituye un modo único de procesamiento con constituyentes funcionales neuroanatómicos también únicos y relativamente independientes de otros sistemas procesales, lo que implicaría poseer una asignación particular en la percepción y la cognición. A la interrogante sobre la existencia o no de un único mecanismo general de memoria de trabajo que permitiera crear y mantener temporalmente representaciones mentales de los estímulos aunque ya no estén presentes, cabría añadir otra acerca de si el origen de los recursos cognitivos empleados con este fin provendría o no de una fuente única con representación heterosensorial.

Un antecedente relevante para responder estas interrogantes lo encontramos en el estudio realizado por de Fockert, Rees, Frith y Lavie (2001). En esta investigación se les pedía a los sujetos que categorizaran sucesivamente nombres como pertenecientes a políticos o a cantantes, mientras estos aparecían escritos sobre caras (distractores irrelevantes) que podían ser congruentes o no con la categoría solicitada (ej. categorizar a Bill Clinton como político cuando su nombre aparecía sobre la cara de Mick Jagger). Esta tarea de atención selectiva se realizaba simultánea a otra con 2 niveles de carga en MT (alta: recordar una secuencia aleatoria de dígitos; o baja: recordar una secuencia ordenada de dígitos ej: 0,1,2,3,4). Como resultado se observó que la mayor carga en MT determinó una mayor interferencia para las caras distractoras incongruentes. Además, se observó que a la alta carga en MT correspondió una activación incrementada de FFA (área fusiforme facial), concluyendo que el incremento concurrente de la carga en memoria de trabajo consume los recursos cognitivos necesarios para mantener activamente las prioridades de procesamiento de los estímulos y por ende, determinando mayor interferencia.

Posteriormente Lavie, Hirst, de Fockert y Viding (2004) propusieron que los sistemas atencionales de control podían dividirse en mecanismos pasivos (tempranos y posteriores) o mecanismos activos (anteriores y más tardíos), según donde los distractores impusieran una mayor carga (procesamiento perceptual o control posterior) (Lavie, 1995; Lavie et al., 2004). De cualquier modo, según la teoría de carga, habría un incremento de la interferencia si la carga se impone sobre los controles activos de procesamiento como sucede con la memoria de trabajo o el cambio de tarea (“*switching task*”). Entonces cabría considerar en este contexto que existen diferentes tipos de memoria de trabajo que podrían resultar relativamente independientes uno de otro, como sucede cuando se realiza una búsqueda visual posterior (o sobreañadida) a la ejecución de una tarea de memoria de trabajo de objetos (poca interferencia cuando los objetos ya han sido cargados en memoria; Han y Kim, 2004; Woodman y Luck, 2004; Woodman, Vogel, y Luck, 2001). Sin embargo, la búsqueda visual podría interferirse por la operación concurrente en memoria de trabajo espacial, probablemente porque ambos procesos involucran operaciones espaciales (Oh y Kim, 2004; Woodman & Luck, 2004). Existen múltiples evidencias provenientes de estudios conductuales y más recientemente utilizando métodos de neuroimagen, que parecen sustentar la idea de que los recursos cognitivos no provienen de una sola fuente sino que existen múltiples fuentes dependiendo de la modalidad de los estímulos, de la vía sensorial, o incluso su traducción en códigos mentales distintos (Allport, 1980; Courtney, Petit, Maisog, Ungerleider y Haxby, 1998; Meyer y Kieras, 1997; Wager y Smith, 2003).

Considerando lo anterior, podríamos entonces estudiar por separado diversos mecanismos de procesamiento en memoria de trabajo y establecer el efecto diferencial que sobre ellos ejerce el uso concomitante de niveles distintos de carga en memoria y/o modalidades de estímulos. Es decir, que podría hipotetizarse que procesamientos similares y simultáneos en MT podrían interferirse uno al otro, mientras que procesos que no dependan de las mismas fuentes de recursos no se interferirían entre sí, al menos con igual magnitud.

## 4. Memoria de Trabajo Visuoespacial

La memoria de trabajo visuoespacial resulta decisiva para percibir y mantener en memoria la relación espacial entre los objetos y las características físicas que los constituyen, con el fin de construir mapas mentales que provean información necesaria para orientarnos y navegar de manera eficiente en el medio circundante. Dichas actividades ocurren como resultado de la capacidad del sistema nervioso central para mantener temporalmente, información de distintos orígenes y crear para nosotros una representación de la escena visual. Las investigaciones en este dominio han tenido un auge considerable y hoy en día, el empleo de técnicas que nos permiten evaluar el funcionamiento del sistema nervioso central, han revelado parte de los mecanismos cerebrales relacionados con este proceso.

Al respecto se ha señalado que la memoria de trabajo visuoespacial no es un sistema unitario sino que está constituido por dos componentes funcionalmente independientes: un almacén visual pasivo *-visual cache-* de modalidad específica que está implicado en el mantenimiento de información estática como: el color o la forma de los objetos y un almacén espacial activo *-inner scribe-* que responde a una o más modalidades sensoriales y está implicado en el mantenimiento de información dinámica, como secuencias de movimiento o patrones espaciales (Darling, Della Sala, Logie y Cantagallo, 2006; Darling, Della Sala y Logie, 2007; Logie, 1995). A su vez, cada componente está constituido por mecanismos de actualización que operan dentro del almacén para mantener activo el trazo en memoria. Así la información espacial se actualiza mediante un mecanismo de repetición interno relacionado con la producción de respuestas motoras, mientras que la información visual se actualiza mediante la generación de imágenes mentales (Logie, Zucco y Badeley, 1990; Logie, Della Sala, Laiacóna, Chalmers y Wynn, 1996).

Dicha disociación funcional se ha visto apoyada por la realización de estudios en los que se conjugan gran variedad de aproximaciones experimentales como son: el desarrollo de tareas que permiten evaluar los distintos procesos de la memoria de trabajo visuoespacial, el empleo de técnicas como la resonancia magnética funcional (fMRI) o la tomografía por emisión de positrones (PET) que han permitido identificar algunas de las regiones cerebrales relacionadas con estos procesos, así como la aplicación de técnicas que poseen una alta resolución temporal como los estudios de actividad neuronal unitaria y los potenciales relacionados con eventos.

A nivel conductual, uno de los procedimientos que se ha usado de manera frecuente es la aplicación comparativa de la tarea de Patrones Visuales y la de los Bloques de Corsi a individuos sanos y pacientes con lesiones cerebrales (Della Sala *et al*, 1999; Darling *et al*, 2007; Logie y Marchetti, 1991; Milner, Corsi y Leonard, 1991). Aunque el estudio de los mecanismos cerebrales que subyacen a estas tareas ha sido poco explorado, se asume que éstas dependen de la actividad de distintos sistemas cerebrales, así por ejemplo, la tarea de los Bloques de Corsi se relaciona principalmente con un sistema neuronal responsable del procesamiento de información espacial (como la localización de los objetos y nuestra orientación respecto a ellos), mientras que la tarea de Patrones Visuales se relaciona con un sistema que procesa información visual estática (Wilson Wiedman, 1989). Al utilizar estas tareas se ha encontrado de manera sistemática que el recuerdo de información espacial (ej. una secuencia de movimientos o la localización de estímulos que aparecen de manera secuencial) durante un intervalo de retención en una tarea de respuesta demorada, no se ve afectado por la presentación inmediata de material visual irrelevante (ej. una matriz de cuadros que cambian de color), pero sí ante la presentación de estímulos que aparecen de manera secuencial o en distintas localizaciones y ante la ejecución de tareas de memoria espacial que involucren movimientos de la mano para reproducir las secuencias (Baddeley y Lieberman, 1980; Della Sala, 1999; Darling *et al.*, 2006; Hecker y Mapperson, 1997; Klauer y Zhao, 2004; Logie y Marchetti, 1991; Logie,

Zucco y Badeley, 1990; Smyth y Pendleton, 1989; Tresch, Sinnamon y Seamon, 1993). El efecto contrario se ha observado cuando se presenta información espacial irrelevante durante el mantenimiento de patrones visuales (Darling *et al.*, 2006; Logie, 1986; Logie y Marchetti, 1991; Quinn y McConnell, 1996). De lo anterior, se ha propuesto que los componentes de la memoria de trabajo visuoespacial se asocian con distintos circuitos neuronales, debido a que la interferencia ocurre porque los estímulos dentro de una misma dimensión compiten por las capacidades de almacenamiento dentro de ese sistema, mientras que los estímulos que no comparten las mismas características no compiten entre sí.

En apoyo a lo anterior, Logie y Pearson (1997) presentaron un estudio en el que se evaluó la capacidad de la memoria visual y espacial en niños de 5, 8 y 11 años de edad. Los autores encontraron diferencias en el desarrollo de la capacidad para ejecutar las tareas de memoria. Observaron que aunque la ejecución de las tareas mejora con la edad, la capacidad para recordar patrones visuales estáticos se desarrolla más rápido que su contraparte espacial, lo que sugiere que los componentes de la memoria de trabajo visuoespacial requieren la participación de diferentes circuitos neuronales. Numerosos estudios llevados a cabo en pacientes con lesiones cerebrales han respaldado tales resultados. De particular relevancia han sido las observaciones hechas por Della Sala y su grupo de trabajo (1999; Darling *et al.*, 2006), quienes describieron el caso clínico de dos pacientes que presentaban déficit selectivo en el almacenamiento temporal de información cuando ésta implicaba un referente visual estático o en movimiento. Uno de los pacientes mencionados presentaba graves dificultades para ejecutar tareas que miden la capacidad de memoria espacial (ej. tarea de los Bloques de Corsi, ver Figura) como consecuencia de la lesión de los lóbulos frontal, temporal y parietal del hemisferio derecho. El déficit de este paciente no se relacionaba con la agudeza visual ni con un control motor fino, sino con una incapacidad para interiorizar y reproducir la localización espacial de los objetos. Por el contrario, la lesión bilateral del lóbulo frontal y parte del lóbulo parietal derecho, afectaron la

capacidad del otro paciente para ejecutar tareas que miden la capacidad de memoria visual a corto plazo, como recordar colores o un patrón de celdas coloreadas dentro de una matriz (Darling *et al*, 2006).

Respecto a las regiones cerebrales relacionadas con la memoria de trabajo visuoespacial se ha propuesto que la disociación entre el componente visual y el espacial refleja la especialización funcional que se encuentra en el sistema visual a través de las vías de procesamiento “ventral” y “dorsal” (Mishkin, Ungerleider y Macko, 1983; Shen, Hu, Yacoub y Uguibil, 1999; Ungerleider y Mishkin, 1982). Extendiéndose desde la corteza visual primaria (área 17 y las cortezas unimodales: áreas 18 y 19 de Brodmann), la vía ventral se dirige hacia la corteza temporal inferior (área 37), mientras que la vía dorsal se dirige hacia el área temporal medial (área 19 en la subregión V5) y continúa hacia al área parietal posterior (área 7a). La información transportada por estas vías permite la detección del color y la forma de los objetos (vía ventral) y determinar dónde se localizan los estímulos visuales y si se encuentran en movimiento -vía dorsal- (Kandel *et al*, 2000).

La relación anatómica entre los componentes de la memoria de trabajo visuoespacial y las vías de procesamiento del sistema visual, se ha explorado al utilizar técnicas como la resonancia magnética funcional (MRIf) o la tomografía por emisión de positrones (PET) en individuos sanos, durante la ejecución de tareas de memoria de trabajo visuoespacial. En general, se ha encontrado un incremento en el nivel de activación en la corteza parietal posterior del hemisferio derecho durante la ejecución de tareas de memoria de trabajo espacial. Por otra parte, el registro del flujo sanguíneo cerebral durante la ejecución de tareas de memoria de trabajo visual, ha mostrado que las regiones correspondientes a la circunvolución occipito-temporal lateral (también llamada circunvolución fusiforme o área facial fusiforme “AFF”), las cortezas temporal media y temporal inferior (áreas 19, 37) y la circunvolución inferior del lóbulo temporal (áreas 20 y 21 de Brodmann) presentan un incremento en el nivel de activación durante la realización de tareas

que miden la capacidad de memoria visual (Courtney, Ungerleider, Keil y Haxby, 1996; Courtney, Petit, Maisog, Ungerleider y Haxby, 1998; D'Esposito *et al*, 1998; Munk *et al*, 2002; Stern *et al*, 2000).

Se ha observado además que las lesiones de la región temporal inferior (en las áreas 18, 20 y 21) del hemisferio izquierdo producen *agnosia de objetos*, en el cual el paciente es incapaz de reconocer (esto es, identificar o nombrar) objetos reales, aunque los perciba. Las lesiones en estas áreas del hemisferio derecho producen agnosia para los dibujos de objetos y las alteraciones más pequeñas bilaterales de estas áreas pueden causar *prosopagnosia*; el paciente puede ver la cara pero no interpretar ese objeto como tal (Kandel *et al*, 2000). Otro grupo totalmente distinto de alteraciones se encuentran cuando se lesiona la corteza parietal del hemisferio derecho. Uno de los síntomas más sorprendentes de esta afectación, es un defecto de atención (conocido como inatención contralateral), en el que el paciente parece no darse cuenta de los objetos y acontecimientos de la mitad izquierda de su espacio circundante. También se afecta la capacidad para actuar satisfactoriamente dentro del medio espacial circundante (ej. la persona afectada puede no ser capaz de describir la ruta entre su domicilio y lugar de trabajo) y la habilidad para manipular mentalmente los objetos en el espacio (el paciente puede ser incapaz de reproducir una construcción sencilla formada por bloques con el modelo delante), lo que confirma la participación de estas estructuras en el procesamiento de información visual y espacial (Haines 2002; Vilayanur, Ramachandran y Rogers-Ramachandran, 2010).

Con base en el modelo de Baddeley y Hitch (1974), dichas vías conforman el soporte neuronal para el *esquema visuoespacial*, ya que proporcionan un mecanismo para el almacenamiento pasivo y temporal de información relevante durante la ejecución de tareas complejas. Debido a que estos sistemas son anatómicamente independientes y procesan distintos flujos de información, requieren de un mecanismo que permita regular y coordinar la información entre ellos. Los autores proponen que dichas actividades son realizadas por un sistema

de control o *ejecutivo central* que opera con el material mantenido en este subsistema para ejecutar la tarea de manera eficiente. Aunque los mecanismos cerebrales relacionados con el ejecutivo central no han sido explorados por los autores, se asume que este sistema se relaciona con la corteza prefrontal. En este sentido, otras fuentes de evidencia señalan que en la corteza prefrontal existen regiones específicas, implicadas en el procesamiento de información espacial y de objetos. Por ejemplo Fuster (1990; Quintana y Fuster, 1999) y Goldman-Rakic (1987) encontraron que las lesiones de la porción dorsolateral de la corteza prefrontal en el mono rhesus (área 9/46 de Petrides y Pandya) resultan en una incapacidad severa para recordar la orientación espacial de los objetos, mientras que la porción ventral de la corteza prefrontal participa en el recuerdo de información visual relacionada con los objetos (Wilson, 1993). Sobre esto último se ha propuesto que las vías ventral y dorsal del sistema visual se extienden hacia la corteza prefrontal, manteniendo así la disociación funcional entre los componentes de la memoria de trabajo visuoespacial.

Los argumentos en la literatura se han centrado en la propuesta de que existe dicha disociación funcional y anatómica entre los componentes de la memoria de trabajo visuoespacial y la memoria de trabajo en general (ejecutivo central vs sistemas subsidiarios). Sin embargo, una variante de esta teoría postula que tanto el mantenimiento activo de información como el uso estratégico de la misma para guiar la conducta de una forma apropiada para la tarea, son funciones que dependen de la actividad de grupos neuronales que se encuentran en distintos niveles del sistema nervioso central y presentan entre sí una gran interconectividad, formando circuitos o ensambles neuronales específicos relacionados con la memoria de trabajo y se encuentran separados de los sistemas sensoriales, aunque interactúan con estos. Esta propuesta desarrollada por O'Reilly, Braver y Cohen (1997) sostiene que la memoria de trabajo es el procesamiento controlado que involucra el mantenimiento activo y el aprendizaje rápido de información, donde el procesamiento controlado es una propiedad que emerge de la actividad coordinada de múltiples sistemas cerebrales como la

corteza prefrontal, el hipocampo, las cortezas motora y sensorial, el sistema límbico y sus núcleos asociados.

Un aspecto interesante de esta propuesta es que a diferencia del modelo de Baddeley y Hitch (1974) en el que se considera que el mantenimiento temporal de información constituye un aspecto pasivo (almacenamiento de información ambiental producto del procesamiento que ocurre en las vías sensoriales) y secundario (depende del ejecutivo central para integrar la información de cada componente y utilizarla para guiar la conducta) en el constructo de memoria de trabajo, para O'Reilly y cols, (1997; 1999) la memoria de trabajo es el mantenimiento activo de la información, entendiendo esto como el patrón de actividad de un conjunto de neuronas que persiste durante una demora tiempo. En relación con esto último, mediante registros de actividad neuronal unitaria realizados en monos entrenados para resolver tareas de respuesta demorada, se ha encontrado que en la corteza prefrontal existen células cuya frecuencia de disparo aumenta durante el intervalo entre dos estímulos; esta actividad se ha asociado con la integración temporal de información entre la percepción de un estímulo y la preparación para un posible acto motor, confirmando la participación de la corteza prefrontal en el mantenimiento activo de la información (Fuster, 1989; 1990; 1997; Quintana y Fuster, 1999). Aunque también se ha observado que la actividad sostenida ocurre en otras regiones cerebrales como la corteza parietal posterior (Quintana y Fuster, 1999), varios autores señalan que esa actividad es requerida para la ejecución de tareas automatizadas, mientras que en la corteza prefrontal el mantenimiento activo ocurre bajo condiciones de procesamiento controlado y parece que esa actividad persiste, aún ante la interferencia del procesamiento de estímulos distractores, mientras que la actividad en otras regiones no muestra dichas propiedades (Miller, Erickson y Desimone, 1996; Cohen *et al*, 1997).

Otro punto importante en esta teoría se refiere a la propuesta de que las emociones y los procesos homeostáticos juegan un rol integral en la memoria de trabajo y señalan que esa influencia resulta mediada principalmente por el sistema dopaminérgico del área tegmental ventral (O'Reilly, Norman y McClelland, 1988). Las fibras que se originan en esta área establecen amplias conexiones con el núcleo accumbens, la amígdala, el hipocampo y algunas regiones de la corteza prefrontal, formando un circuito neuronal que se conoce como sistema de recompensa (Corominas, Roncero y Casas, 2009). La dopamina facilita el aprendizaje relacionado con la recompensa, debido a que este neurotransmisor se libera en presencia de recompensas primarias (comida, bebida) o cuando el individuo está aprendiendo las circunstancias ambientales que rodean la recompensa y la conducta necesaria para conseguirla. Una vez que el individuo ha aprendido la respuesta más eficiente para obtener una recompensa, la dopamina deja de ser necesaria y, por tanto, no se segrega (Frank y O'Reilly, 2006). Además, una recompensa primaria puede asociarse a un estímulo neutro que se presenta de manera simultánea. De ese modo, a través de un proceso de condicionamiento de tipo pavloviano, el estímulo neutro se convierte en un estímulo condicionado que puede actuar como un sustituto parcial de la recompensa. A través de este proceso, los estímulos condicionados adquieren valor incentivo y pueden motivar la conducta sin necesidad de estar constantemente motivados por factores externos, como la búsqueda de alimento (Corominas *et al*, 2009; O'Reilly y Frank, 2006). Mediante la retroalimentación con la corteza prefrontal, estos mecanismos intervienen en la elaboración de planes de acción cada vez más complejos que nos permiten extrapolar los acontecimientos del futuro partiendo de las experiencias presentes e involucrarnos en conductas más abstractas y modificar una conducta aprendida para adaptarla a las demandas de una tarea particular (Cohen, Braver y Brown, 2002; O'Reilly *et al*, 1997).

Como se dijo previamente, la memoria de trabajo involucra la actividad coordinada de múltiples sistemas cerebrales, de manera que esta función se complementa con la actividad del hipocampo, las cortezas motora y sensorial y algunos de los circuitos de los ganglios basales (Frank y O'Reilly, 2006; O'Reilly y Frank, 2006). De manera general, este es el substrato anatómico propuesto por O'Reilly *et al*, (1997) para el procesamiento en memoria de trabajo.

La propuesta de O'Reilly y su grupo de trabajo junto con las investigaciones de Damasio (1985; 1994), que en los años noventa demostró que las decisiones humanas, los planes a largo plazo y las consecuencias de los planes dependían de la evaluación emocional en la corteza prefrontal, nos permiten suponer que existen diferentes formas en las que el control internalizado de las emociones puede ser implementado en los modelos de memoria de trabajo y de la cognición en general.

Con el fin de explorar los mecanismos neuronales relacionados con la memoria de trabajo visuoespacial y las emociones, en nuestro estudio empleamos estímulos faciales, porque constituyen una valiosa herramienta para evaluar los mecanismos involucrados en el reconocimiento emocional. De acuerdo con esto, en el siguiente apartado se describen los mecanismos implicados en el reconocimiento de emociones faciales y posteriormente se describirán los componentes de los potenciales relacionados con eventos típicamente asociados con estos procesos.

## 5. Reconocimiento de Emociones Faciales

La percepción facial involucra procesos complejos que se realizan rápidamente y con gran precisión para reconocer la identidad facial y diferenciar e interpretar las emociones expresadas en el rostro (Zani y Proverbio, 2003). El modelo cognitivo de reconocimiento facial propuesto por Bruce y Young (1986) postula la existencia de un mecanismo visual específico, responsable de la codificación estructural de los rostros y otro mecanismo de alto nivel responsable de asociar la representación estructural con información semántica como la expresión o la identidad. Haxby, Hoffman y Gobbini (2000) señalan que además de la disociación funcional en el reconocimiento facial, también existe una disociación anatómica que respalda lo observado anteriormente por Bruce y Young y proponen un nuevo modelo cognitivo de reconocimiento facial que integra ambos aspectos. El modelo propuesto por Haxby *et al*, está constituido por un sistema central y un sistema extendido. El sistema central participa en el análisis de los rostros y procesa dos tipos de información facial: las características cambiantes o dinámicas (tales como las expresiones, la mirada y movimientos de labios) y las características estáticas (tales como la identidad). Este sistema está asociado con el giro occipital inferior y el surco temporal superior (STS). Por otra parte, el sistema extendido participa en otras funciones cognitivas que actúan junto con el sistema central para facilitar el reconocimiento de diferentes estímulos faciales (Hoffman y Haxby, 2000; Calder y Young, 2005).

La evidencia clínica obtenida de pacientes con lesiones cerebrales que producen un deterioro selectivo en el reconocimiento de la identidad facial – prosopagnosia- o en el reconocimiento de la expresión facial -Síndrome de Capgras- (ver Ellis y Young, 1990), respalda la noción de que la imagen facial es identificada y procesada por un sistema único que muestra cierta separación en la codificación de por lo menos algunas de las características de un rostro, tales como la identidad y la expresión emocional.

Respecto a las regiones cerebrales relacionadas con el sistema central del modelo de Haxby *et al*, se ha sugerido que el análisis de las características estructurales de un rostro y de interpretar ese objeto como tal, involucran a la circunvolución occipito-temporal lateral (también llamada circunvolución fusiforme o área fusiforme facial “AFF”) y las circunvoluciones temporal media y temporal inferior (áreas 19, 37, 21 y 20 de Brodmann). En estas regiones se han localizado células que incrementan su patrón de disparo durante la realización de tareas de discriminación facial (Allison *et al*, 1994; Gauthier *et al*, 2002; Gross, Rodman, Gochin y Colombo, 1993; Haxby *et al*, 1993; Puce, Allison, Gore y McCarthy, 1995; Sergent, 1984; Sergent, Ohta y MacDonald, 1992).

Por otra parte, el surco temporal superior (STS) participa en el reconocimiento de las emociones faciales (Haxby *et al*, 2000). Sin embargo, hay poca información en relación a su función y sólo se tiene una idea parcial de los detalles de esta contribución. Una aproximación experimental proviene de los registros de actividad neuronal unitaria, en los cuales se ha encontrado que las células del STS responden a una o más modalidades sensoriales -visual, auditiva y somatosensorial- (Haines, 2002). Como consecuencia de la convergencia multisensorial que se produce en esta región, Calder y Young (2005) señalan que las propiedades funcionales de las neuronas del STS reflejan el procesamiento e integración de información emocional de varias fuentes sensoriales. Se ha reportado además, que las áreas de asociación del lóbulo temporal proyectan hacia la superficie medial y orbitaria del lóbulo frontal. Estas áreas, a través de diversas conexiones directas e indirectas, se relacionan básicamente con funciones del sistema límbico que participan en la regulación de los aspectos emocionales e intervienen en la selección de estímulos ambientales que resultan relevantes para el individuo (Adolphs, 2002a; Adolphs, Tranel y Damasio, 2003).

En relación con esto último, varios estudios neuroanatómicos y neuroquímicos respaldan la existencia de una vía subcortical para el reconocimiento de las emociones expresadas en un rostro (Adolphs, Tranel y Damasio, 2003; LeDoux, 1998; 2000). Esta vía involucra principalmente a la amígdala y a la corteza prefrontal. Como idea general, permite el procesamiento rápido y prioritario de estímulos que resultan biológicamente significativos para el individuo (Amaral y Price, 1984; Öhman, 2005; Öhman, Flykt, Esteves, 2001; Öhman, Carlsson, Lundqvist, Ingvar, 2007; Whalen, et al, 2001). La contribución de la amígdala a este proceso resulta en gran parte por su conectividad anatómica, ya que se trata de una estructura compuesta por varios núcleos especializados que reciben información desde el tálamo, la corteza prefrontal, la circunvolución del cíngulo, el lóbulo temporal, el hipotálamo y núcleos del tronco del encéfalo, enviando proyecciones recíprocas hacia las áreas de las cuales recibe información (Haines, 2002; LeDoux, 2000). De esta forma, la amígdala recibe información de todas las modalidades sensoriales a través del tálamo, comunicándose directamente con núcleos del tallo cerebral que integran información descendente de la amígdala con información visceral ascendente, formando así un circuito de retroalimentación entre estas estructuras (Kandel *et al*, 2000). La información que proviene desde el tálamo hacia la amígdala influye en el sistema nervioso autónomo y endocrino, mientras que la información de los núcleos del tallo cerebral puede modular el procesamiento cognitivo (incrementando los procesos de memoria y atención) y conductual, antes de que el procesamiento cortical sea completamente elaborado a través de neurotransmisores específicos que ejercen una influencia excitatoria general sobre la corteza cerebral (Berntson, Sarter y Cacioppo, 2003).

Debido a que los rostros constituyen estímulos sociales importantes que permiten identificar a una persona y evaluar su estado emocional, se ha planteado que el reconocimiento de las emociones faciales ocurre de manera automática a través de la vía subcortical, que permite la detección y tratamiento rápido de la información emocional y posibilita, en caso de emergencia, una reacción

conductual extremadamente rápida, incluso cuando el sujeto no atiende a los rostros de manera consciente o su atención esté dirigida hacia otros estímulos. De tal forma, cuando se detecta el peligro se activan los sistemas ascendentes del tallo cerebral y esto influye en el procesamiento sensorial al dirigir la atención hacia tales estímulos (Berntson *et al*, 2003). Por otra parte, las regiones corticales realizan un procesamiento más fino de la información emocional que permite identificar y reaccionar apropiadamente a los estímulos alarmantes, pero este análisis requiere más tiempo. Así aunque la corteza cerebral y la amígdala son activadas simultáneamente por información sensorial del tálamo, las áreas corticales encargadas de analizar el significado emocional del estímulo envían información nuevamente hacia la amígdala para regular su nivel de activación (Damasio, 1999; Dolan, 2002; LeDoux, 1996).

Dicha clase de procesamiento prioritario se ha referido como un proceso automático, en el sentido de que no es controlado de manera voluntaria y su procesamiento no interfiere con la tarea en ejecución (Eimer y Holmes, 2002; LeDoux, 2000; Öhman *et al*, 2001; Vuilleumier, Armony, Driver y Dolan, 2001). Algunas de las investigaciones que respaldan esta visión provienen de estudios en los cuales se ha registrado la respuesta galvánica de la piel mientras se presentan estímulos con contenido emocional. Por ejemplo, Öhman y Soares (1994) midiendo la respuesta galvánica de la piel, encontraron que la presentación momentánea (15 a 30ms) de estímulos negativos (valorados por los participantes como altamente displacenteros como fotografías de arañas o serpientes), enmascarados por la presentación inmediata de un segundo estímulo emocionalmente neutro durante un periodo de tiempo más largo (100ms), produce un incremento en el estado de alerta del participante, aún cuando esta técnica impide el reconocimiento consciente del estímulo negativo. Tales resultados han sido interpretados como un indicador de que los estímulos con significado emocional son detectados y procesados a través de un sistema neuronal que no involucra un nivel de procesamiento consciente.

Por otra parte, utilizando imagen de resonancia magnética funcional (IRMf) Vuilleumier *et al* (2001), estudiaron los efectos de la manipulación del foco de atención sobre el reconocimiento de expresiones faciales. La tarea que utilizaron, consistía en la presentación de pares de rostros (con expresiones de miedo o neutras) y pares de casas localizados en un eje horizontal y vertical formando una cruz alrededor de un punto de fijación central. En cada ensayo, la identidad de los rostros podía variar, pero ambos, tenían que expresar la misma emoción. Al inicio de cada bloque una señal indicaba si el participante debía atender al par de imágenes presentadas verticalmente u horizontalmente, de manera que, en el 50% de los ensayos totales, los rostros se presentaban en una localización atendida y en el otro 50% en la localización no atendida. El participante tenía que decidir si las imágenes atendidas eran idénticas o diferentes. Estos autores encontraron un incremento en el nivel de activación de la amígdala dependiente de las expresiones faciales, tanto en la condición de los rostros atendidos como en la condición no atendida y esta activación fue mayor cuando se presentaban expresiones de miedo comparado con las expresiones neutras. Por otra parte, observaron que en la condición de rostros atendidos, además de la actividad de la amígdala también se producía un incremento en el nivel de activación en la circunvolución fusiforme -área facial fusiforme "AFF"- . Tales estudios han sido interpretados como evidencia de que la expresión emocional de los rostros puede ser detectada y procesada, incluso cuando no forma parte de las demandas de la tarea (Vuilleumier, Armony y Dolan, 2003; Vuilleumier y Pourtois, 2007).

Sin embargo, otros investigadores han cuestionado el hecho de que el reconocimiento de las emociones pueda ocurrir fuera del foco de atención. Por ejemplo, Pessoa, McKenna, Gutierrez y Ungerleider (2002), señalaron que los estímulos con significado emocional requieren de algún grado de atención para ser procesados. Los autores utilizaron imagen de resonancia magnética funcional (IRMf), para observar la actividad de regiones cerebrales involucradas en el procesamiento emocional durante la realización de una tarea de discriminación visual de estímulos, la cual consistía en: presentar rostros -con expresiones de

alegría, miedo o neutras- en el centro de la pantalla, junto con un par de líneas localizadas en la parte superior izquierda o derecha de la pantalla. La tarea estaba dividida en bloques y al inicio de cada bloque, el experimentador indicaba si el participante debía atender al rostro o a las barras. En cada ensayo, variaba la identidad y la emoción de los rostros, así como también la orientación de las barras –vertical u horizontal-. En la condición de rostros atendidos el participante tenía que determinar el género –femenino o masculino- y en la condición de las barras atendidas, determinar si las barras tenían o no la misma orientación. De manera que en el 50% de los ensayos totales, los rostros constituían la condición atendida. Ellos encontraron que los rostros con expresiones de miedo y alegría, producían mayor activación de la amígdala que los rostros neutros, pero únicamente cuando se presentaban en la condición de rostros atendidos. Tales resultados muestran que el reconocimiento de las expresiones faciales depende de recursos atentos, de manera similar al procesamiento de otra categoría de estímulos. Pessoa (2002) señala, que la razón por la cuál en estudios anteriores no se ha encontrado un efecto de interferencia de las emociones en la ejecución de la tarea, se debe a que la tarea experimental no demanda suficientes recursos atentos para ser realizada, por tanto, no se puede asegurar que el procesamiento de la información emocional pueda ocurrir fuera del foco de atención.

Las dos visiones del reconocimiento de las emociones expresadas en un rostro –la que postula un procesamiento automático y la que señala que es un proceso que depende de atención voluntaria- han dado origen a una extensa controversia en la literatura. Sin embargo, en fechas recientes se ha señalado que ambos procesos convergen en el reconocimiento de las emociones y que existe una continuidad entre el procesamiento automático y el controlado (Logan, 1980; 1988), de manera que las diferencias encontradas en los diversos estudios experimentales podrían estar determinadas en gran medida por el contexto en el que se perciben los estímulos y por las demandas de la tarea, así como la

experiencia personal, que son factores importantes que influyen en la valoración cognitiva que hacemos de los estímulos.

Desde el punto de vista evolutivo, las dos rutas de evaluación emocional pueden servir a diferentes funciones conductuales (LeDoux, 1996). El procesamiento automático de la información permite una respuesta rápida a estímulos biológicamente significativos, permitiendo que procesos perceptuales y energéticos respondan a estímulos emocionales antes de que ellos sean conscientemente registrados, presumiblemente, estos procesos preparan al organismo para actuar y son cruciales en emergencias. Mientras que los procesos corticales corroboran las características del estímulo y determinan las conductas de acercamiento o alejamiento en términos de la valencia positiva o negativa del estímulo (Lane y Schwartz, 1987; Lane, 2000).

## 6. Potenciales Relacionados con Eventos

Una línea de investigación que se ha empleado para el estudio de los procesos cognitivos, comprende el análisis de los potenciales relacionados con eventos (PREs) que pueden registrarse desde la superficie del cuero cabelludo durante la realización de tareas que implican aspectos relacionados con estos procesos. Esta técnica presenta grandes ventajas para el estudio de los procesos cerebrales ya que no es invasiva, puede emplearse tanto en modelos animales como en humanos y posee gran resolución temporal, lo cual permite definir procesos que ocurren en el rango de milisegundos, además de que permite la exploración simultánea de varias regiones cerebrales (Meneses 2001; Rugg y Coles, 1995).

Los PREs reflejan la activación de las poblaciones neuronales ante la presentación de un estímulo. Esta activación ocurre en distintas regiones cerebrales y en diferentes tiempos, produciendo en el registro una secuencia de picos positivos y negativos que aparecen con distintas latencias y amplitudes en relación a la presentación del estímulo. La forma de onda cambia de acuerdo con la modalidad sensorial, el tipo de estímulo y la naturaleza de los procesos perceptuales y cognoscitivos relacionados con la codificación del estímulo. Estas respuestas se pueden aislar de la actividad eléctrica espontánea (la cual no se relaciona temporalmente con la estimulación) usando la técnica de la promediación (Meneses 2001; Rugg y Coles, 1995; Zani y Proverbio, 2003).

### 6.1 Componentes de los PREs Visuales

C1: El primer componente de los PREs visuales es generalmente denominado como C1 conocido también como N80 o P80, cuando se presenta con una polaridad opuesta –la polaridad depende de la localización del estímulo-. Este componente temprano refleja los primeros estados de procesamiento de la información visual en la corteza visual primaria (V1).

Su amplitud y latencia varían en función de las características físicas del estímulo (frecuencia espacial, contraste, orientación y color), así como del cuadrante de estimulación. La onda C1 generalmente comienza entre los 40-60ms y alcanza la máxima amplitud entre los 80-100ms después de la presentación del estímulo (Rugg y Coles, 1995).

P100: La onda C1 es seguida por el componente sensorial P100 o P1, que aparece entre los 100 y 140ms posteriores a la presentación del estímulo. Este componente refleja la actividad generada en la corteza visual extraestriada. Se ha señalado que C1 representa actividad del sistema visual parvocelular -dedicado al análisis de color y patrones de alta frecuencia espacial- mientras que P1 representa la actividad del sistema visual magnocelular -análisis acromático y patrones de baja frecuencia espacial-. El análisis del componente P1 es esencial para el estudio de los mecanismos de atención selectiva, debido a que su amplitud es fuertemente afectada por los mecanismos atentos y factores de expectativa (Rugg y Coles, 1995; Zani y Proverbio, 2003).

N100: Posteriormente se generan una serie de fluctuaciones negativas como el N1 y N2, entre los 150 y 300ms posteriores a la presentación del estímulo sobre la región posterior del cuero cabelludo. El primero de los dos componentes (N1) aparece entre los 100 y 250ms, refleja la actividad generada en la corteza cerebral por las áreas asociativas primarias de los lóbulos occipital y parietal. Está relacionado con el análisis de las características físicas del estímulo –por ejemplo, su intensidad, frecuencia, etc.- en situaciones en las que el individuo está involucrado en tareas cognitivas de detección o discriminación de estímulos (Andreassi, 2000).

N170: Numerosos estudios han demostrado que este componente se genera ante la presentación de rostros, aproximadamente a los 150-200ms posteriores a la presentación del estímulo y se ha descrito como el componente facial N170. Esta forma de onda parece reflejar la actividad generada en la

circunvolución occipito-temporal lateral (también llamada área fusiforme facial “AFF”), donde la representación estructural del rostro es configurada (Bentin, Allison, Puce, Perez, McCarthy, 1996). Varios autores han señalado que este componente no es afectado por la presencia o ausencia de cualquiera de las expresiones emocionales (Holmes, Vuilleumier y Eimer, 2003). Sin embargo, estudios más recientes han reportado un incremento en la amplitud del componente dependiente de la expresión emocional, aunque no parece reflejar la selectividad para alguna expresión en específico (Olofsson, Nordin, Sequeira y Polich, 2008).

N2: Aproximadamente a los 200ms luego de la presentación de un estímulo que difiere físicamente de otros, se genera un componente negativo que es conocido como el N200 o N2. Actualmente se han identificado varios componentes que se manifiestan en ese rango de tiempo. En la modalidad visual se pueden distinguir tres componentes N2: el primero es una respuesta neuronal que se observa en regiones anteriores del cuero cabelludo, aparece incluso cuando el estímulo “diferente” no es relevante para la tarea (pero no se trata de la negatividad por desigualdad “MMN”). Posteriormente, se generan dos componentes N2, uno de estos es el N2b que aparece sólo cuando el estímulo “diferente” es relevante para la tarea, tiene una distribución topográfica bilateral, en ocasiones este componente se traslapa con el componente positivo P300. El segundo, el componente N2pc -posterior contralateral-, se observa en la región posterior contralateral al sitio de estimulación, probablemente reflejando los procesos de atención selectiva (Rugg y Coles, 1995).

P300 (P3a y P3b): P300 consiste en una fluctuación positiva que alcanza el voltaje máximo sobre las regiones parietales y centrales. Tiene una latencia que va desde los 300ms y más allá de los 900ms posteriores a la presentación del estímulo. Varios investigadores han señalado que el P300 no es un componente unitario (Delplanque, Silvert, Pascal, Rigoulot y Sequeira, 2005), sino que se trata de una familia de componentes que se manifiestan en el mismo rango de latencia,

los cuales pueden reflejar distintos aspectos relacionados con el procesamiento de la información (Meneses, 2001). Uno de los subtipos de la P300 es el denominado como P3a, que es un componente positivo que difiere del clásico P300, caracterizado por generarse ante la presentación de un estímulo novedoso y mostrando una latencia menor que P300 y una distribución topográfica más orientada hacia la región frontal del cuero cabelludo (Rugg y Coles, 1995). Este componente se ha asociado con procesos implicados en la orientación involuntaria de la atención hacia estímulos novedosos (Meneses, 2001). Complementariamente, el componente P3b o P300 se observa en regiones parietales ante la presentación de estímulos infrecuentes y ante la omisión de estímulos esperados. Se ha señalado que este componente refleja los procesos de categorización del estímulo, así como los procesos de actualización contextual o de memoria de trabajo.

## 7. Planteamiento del Problema

A lo largo del tiempo se han presentado diversas hipótesis acerca de la naturaleza de la memoria de trabajo visuoespacial, su substrato anatómico y los mecanismos que subyacen a su formación y una de las preguntas más recurrentes es: ¿cómo se codifica y mantiene la información dentro de este sistema?

Al respecto, se ha señalado que la memoria de trabajo visuoespacial opera a través de dos sistemas funcionalmente independientes: un sistema visual de modalidad específica implicado en el mantenimiento activo de información estática y un sistema que responde a una o más modalidades sensoriales y está implicado en el mantenimiento activo de información dinámica -secuencias de movimiento o patrones espaciales- (Logie, 1995). Con base en el modelo de Baddeley y Hitch (1974), dichos sistemas proporcionan un mecanismo para el almacenamiento pasivo y temporal de información relevante durante la ejecución de tareas cognitivas complejas, pero debido a que estos sistemas son anatómicamente independientes y procesan distintos flujos de información, requieren de un mecanismo que permita regular y coordinar la información entre ellos. Los autores proponen que dichas actividades son realizadas por un sistema de control o *ejecutivo central* que opera con el material mantenido en este subsistema para ejecutar la tarea de manera eficiente.

Lo anterior representa una de las ideas más importantes para explicar los procesos de memoria de trabajo visuoespacial. Sin embargo, una de las debilidades de esta propuesta radica en que su fundamento teórico se establece a partir de la observación de pacientes con lesiones muy diversas y del estudio de sujetos normales en los que se pretende igualar las condiciones de aprendizaje de los pacientes a través de tareas duales. Aunque sin duda esto ha permitido identificar algunas de las propiedades funcionales asociadas con este sistema, dicha aproximación ha guiado a la propuesta de módulos de procesamiento que

se encuentran separados anatómicamente y funcionalmente entre sí y que compiten por recursos de procesamiento durante la ejecución de actividades cognitivas complejas. Hoy en día sabemos que aunque existen circuitos neuronales especializados en distintas funciones, la ejecución de actividades cognitivas complejas requiere de la actividad coordinada de múltiples sistemas cerebrales interrelacionados. En este sentido, el estudio de la memoria de trabajo visuoespacial debe incorporar una explicación de cómo los subsistemas comparten información y colaboran durante la ejecución de una tarea.

Al respecto, la evidencia que se desarrolla del estudio de las emociones y su relación con otros procesos cognitivos puede proporcionar información importante para especificar los mecanismos involucrados en este sistema. Por ejemplo, debido a la relevancia social y biológica de las emociones, en estudios recientes se ha propuesto que tanto el mantenimiento activo de información como el procesamiento controlado (que son dos de los componentes centrales del constructo de memoria de trabajo), se encuentran modulados por los sistemas emocionales (O'Reilly *et al*, 1997), ya que basándose en las necesidades e intereses del propio organismo éstos intervienen en la selección de eventos del ambiente que son relevantes para el individuo (Gray *et al*, 2002; Frank y O'Reilly, 2006). Además, evidencia proveniente de estudios clínicos y anatómicos sugiere que las regiones cerebrales que participan en la memoria de trabajo (ej. corteza prefrontal) presentan una estrecha conectividad con estructuras implicadas en procesos homeostáticos y emocionales (ej. la circunvolución del cíngulo, la amígdala y un grupo de núcleos y fascículos del tallo cerebral que forman parte del sistema límbico).

Es por ello, que decidimos estudiar los efectos de la presentación de estímulos faciales con contenido emocional durante la ejecución de una tarea de memoria de trabajo visuoespacial. Para esto se registró la actividad eléctrica cerebral (medida con la técnica de los PREs) y las respuestas conductuales durante una tarea de tipo *memory-span* que consiste en la presentación

secuencial de estímulos faciales con contenido emocional (alegría, miedo y neutra) y estímulos no-faciales (ruido visual, como control experimental).

Considerando lo antes expuesto cabría plantearnos las siguientes interrogantes:

- ¿Pueden los estímulos faciales con contenido emocional afectar la ejecución de una tarea de memoria de trabajo visuoespacial basada en la reproducción de secuencias, a pesar de que se plantea que el contenido de los estímulos se procesaría de manera independiente a la secuencia en que se presentan?
- En caso de que el efecto señalado se produzca ¿tendrá alguna relación con el nivel de dificultad de la tarea?
- Si existiera el efecto mencionado ¿podría verse reflejado en la respuesta conductual y la actividad eléctrica cerebral medida según los Potenciales Relacionados con Eventos (PREs)?

## 7.1 Objetivo General

Evaluar los efectos del contenido emocional de los estímulos sobre la ejecución conductual y los PREs, durante la realización de una tarea de memoria de trabajo visuoespacial basada en la reproducción de secuencias con diferentes niveles de carga en memoria.

### 7.1.1 Objetivos específicos

- ❖ Determinar la respuesta conductual (número de respuestas correctas, respuestas incorrectas, omisiones y tiempo de respuesta) ante el mantenimiento en memoria de estímulos con y sin contenido emocional en las condiciones de menor y de mayor carga en memoria.
- ❖ Determinar los cambios en latencia y amplitud de los componentes de los PREs en las condiciones de menor y mayor carga en memoria ante la presentación de estímulos con y sin contenido emocional.
- ❖ Determinar el efecto de la expresión facial de alegría y miedo sobre el desempeño conductual y los componentes de los PREs, en las condiciones de menor y de mayor carga en memoria de trabajo.

## 7.2 Hipótesis General

La ejecución de una tarea de memoria de trabajo visuoespacial tipo *memory-span* resultará afectada tanto por el nivel exigido de carga en memoria, como por el tipo de estímulo presentado (en particular el contenido emocional facial).

### 7.2.1 Hipótesis específicas

- ❖ Se observará mayor tiempo de respuesta y menor número de respuestas correctas ante la ejecución de secuencias largas que ante la ejecución de secuencias cortas.
- ❖ A nivel electrofisiológico se producirán diferencias expresables en los componentes de los PREs dependientes de la carga en memoria, en particular sobre la amplitud del componente P200 y positividades tardías.
- ❖ Ante la detección de estímulos faciales con contenido emocional de alegría y miedo se observará un rendimiento significativamente menor (mayor tiempo de respuesta y menor número de respuestas correctas) durante la reproducción de secuencias con mayor carga en memoria que durante la reproducción de secuencias cortas.

## 7.3 Definición de Variables

### 7.3.1 Variables Independientes

- ❖ Niveles de procesamiento (secuencias de 4 vs secuencias de 6 estímulos)
- ❖ Tipo de estímulo:
  - Rostro alegría
  - Rostro miedo
  - Rostro neutro
  - Ruido visual

### 7.3.2 Variables Dependientes

- ❖ A nivel conductual:
  - Número de respuestas correctas (RC)
    - Se considera una respuesta correcta cuando el participante determina el orden inverso de la localización de todos los estímulos que se presentaron en la secuencia.
  - Número de respuestas incorrectas (RI)
    - Cuando el participante no determina uno o varios de los lugares donde se presentaron los estímulos.
  - Número de omisiones (OM)
    - Cuando el participante no emite la respuesta.
  - Tiempos de respuesta (TR)
- ❖ A nivel electrofisiológico (PREs):
  - Amplitud
  - Latencia

## 8. Método

### Participantes:

Veinte sujetos 0universitarios con edades comprendidas entre los 18 y 30 años ( $\bar{X}$  = 25.2  $\sigma$  =5.6. Trece hombres) participaron en el experimento de manera voluntaria.

### Selección de la muestra:

Se convocó a jóvenes estudiantes universitarios para participar en el experimento. Aquellos que aceptaron fueron informados acerca de los objetivos del estudio, el procedimiento y la difusión probable de los resultados. Antes de iniciar el experimento, a cada participante se le entregó una carta de consentimiento informado.

### Criterios de inclusión:

- Participación voluntaria (firma de consentimiento).
- Escolaridad mínima preparatoria.
- Manualidad derecha (90% o más del puntaje total de la prueba de Annett, 1972).
- No tener antecedentes de daño cerebral o afecciones cognitivas y/o físicas.
- No haber estado bajo tratamiento médico o psiquiátrico con fármacos que produzcan efectos en el funcionamiento del sistema nervioso central.
- No haber estado expuestos a sustancias con acción sobre el sistema nervioso central al menos 24 horas previas al registro electroencefalográfico.
- Las evaluaciones para determinar la presencia de tratamientos médicos, limitaciones sensoriales y enfermedades que pudieran afectar al estudio, fueron realizadas mediante entrevista directa semi-estructurada llevada a cabo previo a la realización del estudio.

### Criterios de exclusión:

- Abandono voluntario del estudio.

- Ingestión de sustancias o fármacos con efectos sobre el sistema nervioso central previo al registro electroencefalográfico.

## 8.1 Experimento

Para este estudio se utilizó un diseño experimental de tipo “*memory-span*”, que consiste en la presentación de estímulos faciales (alegría, miedo y neutra) y no-faciales (ruido visual), que aparecen de manera secuencial en distintas áreas del campo visual en series de cuatro o de seis estímulos por ensayo. Al finalizar cada secuencia, los participantes tienen que reproducir la serie en orden inverso presionando con el dedo índice una pantalla táctil para determinar lo más rápido posible la localización de los estímulos. Los sujetos no fueron instruidos para atender a las características de los estímulos faciales y no-faciales, por lo que estos constituyeron una especie de fondo visual, que no formó parte directa de los requerimientos de la tarea.

Características de los estímulos:

Estímulos faciales:

- ❖ Fotografías de rostros que expresan las siguientes emociones:
  - Alegría
  - Miedo
  - Neutra

Estímulos no-faciales:

- ❖ Ruido visual

Para formar los estímulos faciales se digitalizaron fotografías de distintos jóvenes de nuestro medio a los cuales se les pidió que expresaran ciertas emociones –alegría, miedo, etc.-. A partir de un estudio piloto se seleccionaron las fotografías de seis modelos -3 hombres- que alcanzaron un porcentaje de reconocimiento correcto de las expresiones mayor al 90 %. Se tomó como base a

los seis modelos seleccionados para formar las condiciones experimentales de: alegría, miedo y neutra. Los estímulos control o ruido visual se construyeron aleatorizando los píxeles de los rostros utilizados, conservando el color y la textura de la imagen pero sin los rasgos faciales **Figura 3**.



**Figura 3:** Estímulos utilizados en el diseño experimental

Con estos estímulos se construyó un total de 120 ensayos para las series de cuatro y 120 ensayos para las series de seis:

- ❖ Para cada una de las cuatro condiciones (ej. alegría, miedo, etc.) se construyeron 60 ensayos (30 ensayos de series de cuatro y 30 ensayos de series de seis).
- ❖ Cada ensayo estuvo constituido por una secuencia de cuatro o de seis estímulos.
- ❖ Los estímulos faciales presentados tuvieron la misma expresión pero con distinta identidad (ej. tres modelos diferentes con expresión neutra, etc.).

Los ensayos se dividieron de manera aleatoria en 10 bloques. El orden de presentación de los bloques, así como el orden de presentación de los ensayos en cada bloque fue contrabalanceado. El tiempo de presentación de cada bloque fue de 5 minutos, seguido por un periodo de descanso. Cada registro tuvo una duración de hora y media aproximadamente. Los estímulos se presentaron a colores sobre fondo negro y aparecieron de manera secuencial en distintas áreas del campo visual en un monitor de computadora “*touch-screen*” de 21”; convenientemente dividido para los criterios del software, en 6 partes idénticas (2 filas y 3 columnas). El monitor se situó a una distancia de 60 cm de la frente del participante.

## 8.2 Procedimiento

La tarea experimental se realizó en el Laboratorio de Neurofisiología Clínica del Instituto de Neurociencias de la Universidad de Guadalajara.

Antes de iniciar la fase de registro, se colocaron electrodos a nivel del cuero cabelludo para registrar la actividad eléctrica cerebral de los participantes. Las instrucciones se presentaron de forma escrita en la pantalla de la computadora y se realizó una tarea de entrenamiento previo (15 estímulos), con la finalidad de familiarizar a los participantes con la tarea experimental y corroborar de forma conductual si las instrucciones previamente dadas habían sido entendidas.

### **Las instrucciones que se dieron a los participantes fueron:**

#### **Gracias por participar en esta tarea.**

Vamos a trabajar registrando la actividad de tu cerebro mientras ejecutas algunas acciones relacionadas con la memoria. Para esto te colocaremos unos electrodos. Trata de mantenerte lo más relajado posible,

#### **Esto es lo que haremos:**

En el monitor se presentan imágenes que aparecen en distintos lugares. Tu tarea es:

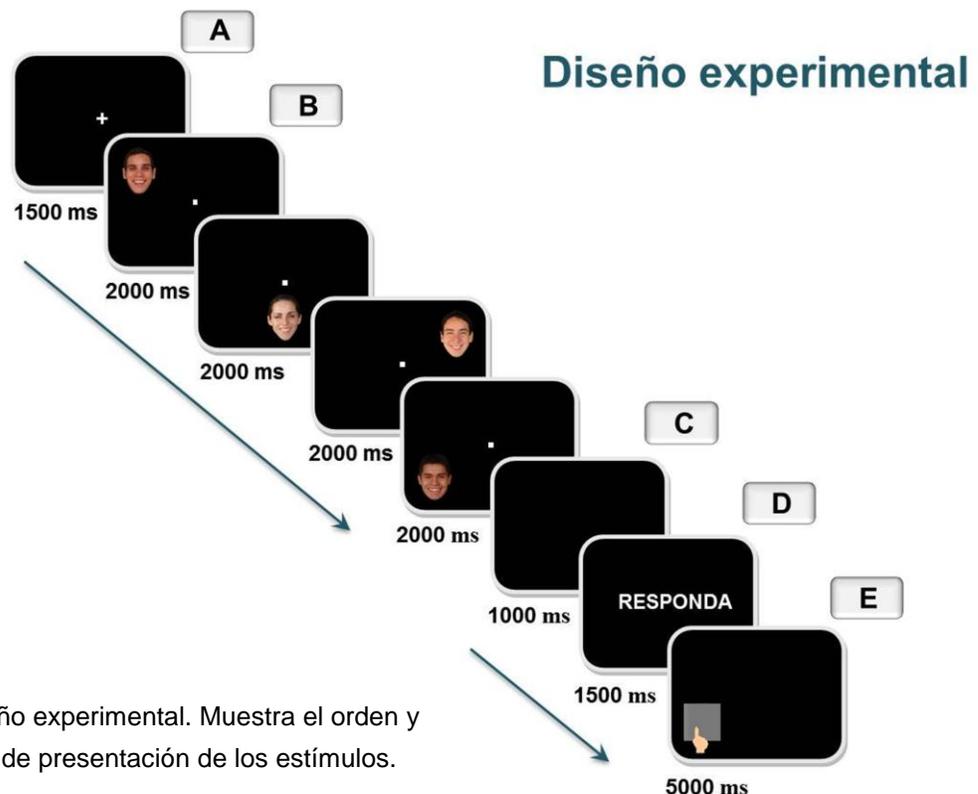
1. Observar el orden de aparición de los estímulos -pueden ser secuencias de 4 o 6 estímulos-.
2. Después de la secuencia, aparece un letrero de "RESPONDA". Por favor espera a que el letrero desaparezca para emitir la respuesta.
3. La respuesta consiste en reproducir en orden inverso la secuencia de estímulos tocando la pantalla del monitor con tu dedo índice.
4. Después de que emitas la respuesta, aparecerá una cruz en el centro de la pantalla que indica el inicio de otra serie de estímulos.
5. Si cometes un error no te preocupes ni insistas en repetir la respuesta, mejor trata de hacerlo bien en el próximo ensayo.

#### **Recomendaciones:**

1. Fija tu vista en el centro de la pantalla mientras realizas el experimento.
2. Trata de no parpadear, sobre todo cuando se presenten los estímulos.
3. Trata de no presionar tu mandíbula.
4. No te muevas.
5. Trata de mantenerte concentrado aunque pudiera haber interrupciones.
6. Mantente lo más relajado posible.

### 8.3 Diseño Experimental

Cada ensayo comienza con la presentación de una cruz en el centro de la pantalla durante 1500ms -la cruz señala el inicio de una secuencia de estímulos- (Figura 4A). Cuando la cruz desaparece, inmediatamente aparecen de manera secuencial cuatro o seis estímulos (Figura 4B). Al finalizar la secuencia, la pantalla se muestra en color negro durante 1000ms –durante ese tiempo el participante debe preparar la respuesta- (Figura 4C). Después de ese tiempo, aparece un letrero de “RESPONDA” al centro de la pantalla; el participante tiene que esperar a que éste desaparezca, para emitir la respuesta (Figura 4D). Cuando el letrero desaparece la pantalla se muestra nuevamente en color negro durante 5000ms. En ese momento, el sujeto tiene que emitir la respuesta presionando con el dedo índice la pantalla táctil para reproducir la secuencia en el orden inverso al que se presentó –si el tiempo de respuesta es mayor a los 5000ms, automáticamente se pasa al siguiente ensayo- (Figura 4E). Al finalizar el tiempo asignado para la respuesta aparece nuevamente la cruz, indicando el inicio de una nueva secuencia de estímulos.



**Figura 4:** Diseño experimental. Muestra el orden y el tiempo de presentación de los estímulos.

## 8.4 Materiales

### Conductuales

Los estímulos se presentaron por medio del software MindTracer-2.0 de Neuronic, empleando un monitor de 21". Utilizando el mismo programa se obtuvo de manera automática la respuesta conductual del participante (número de respuestas correctas, incorrectas, omisiones y tiempos de respuesta).

### Registro electrofisiológico

El registro de la actividad eléctrica cerebral se realizó con un polígrafo MEDICID-04 de Neuronic, por medio de 19 electrodos de oro de 10 mm (tipo Grass E5GH) en las derivaciones Fp1, Fp2, F3, F4, C3, C4, P3, P4, O1, O2, F7, F8, T3, T4, T5, T6, Fz, Cz, Pz, de acuerdo con el Sistema Internacional 10/20, usando como referencia ambas orejas cortocircuitadas.

Se incluyeron dos sitios de registro para el control de artefactos (electrooculograma; EOG), que fueron colocados en el canto superior externo del ojo izquierdo e inferior externo del ojo derecho. La impedancia para todos los electrodos fue menor a 5 k $\Omega$ . La señal de EEG y del EOG fue capturada por un convertidor analógico/digital de 32 bits incluido en el equipo, usando un periodo de muestreo de 5ms (200 Hz) y filtraje analógico entre 0.5 y 30 Hz. El registro capturado se almacenó en medios magnéticos para su análisis fuera de línea.

## 9. Análisis Estadístico y Resultados Conductuales

Para la obtención de los datos conductuales se calculó el número de respuestas correctas, incorrectas y omisiones, para cada individuo en cada condición, así como el promedio de los tiempos de respuesta correspondientes a las respuestas correctas. Se realizó un Análisis de Varianza de Medidas Repetidas (ANOVA-MR) de dos factores [Carga en memoria (2) y Tipo de estímulo (4)], para la comparación de respuestas conductuales (RC, RI y OM) y tiempos de respuesta (TR).

El análisis de los datos se realizó utilizando el programa “Estadis” -versión 1.2.1- (Zarabozo, *registro pendiente*), definiendo para los análisis de varianza un nivel de significación ( $\alpha$ ) de 0.05. Cuando el análisis de varianza reportó diferencias significativas, se realizaron comparaciones *a posteriori* con el método de Tukey-Kramer.

## 10. Obtención de los PREs y Análisis Estadístico

Para la obtención de los PREs, el EEG fue inspeccionado fuera de línea para rechazar cualquier segmento contaminado por artefactos como movimientos oculares, parpadeo, ajustes de postura, ausencia de respuesta por parte del individuo o cuando el voltaje fue mayor a los 100  $\mu$ V en cualquier canal de registro. Se seleccionaron ventanas de EEG de 1100 ms de duración, que incluyeron 100 ms antes de la presentación del estímulo (pre-estímulo) y 1000 ms posteriores a la misma. Con los segmentos libres de artefactos se obtuvieron los PREs individuales y a partir de los datos adquiridos se obtuvo el promedio grupal de la actividad eléctrica cerebral. Para determinar los efectos de la presentación de estímulos sobre la carga en memoria y evitar los artefactos asociados a la preparación de la respuesta motora, los PREs se obtuvieron en las condiciones en las cuales el sujeto tenía que mantener en memoria dos estímulos, para compararlo con una condición de mayor carga, en la que el sujeto mantenía en

memoria cinco estímulos. En las descripciones posteriores, a las condiciones de menor y mayor carga se les denominará también como estímulo dos (E2) y estímulo cinco (E5), respectivamente. Con la inspección visual de los PREs grupales se identificaron los principales componentes y la latencia del pico máximo en cada uno de ellos (P60, N160, P210, N320 y P700). Posteriormente, con esas latencias se determinaron cinco ventanas de tiempo (V1: 50-100ms; V2: 120-170ms; V3: 190-240ms; V4: 300-450ms y V5: 500-800ms), para obtener los valores de voltaje máximos y las latencias de cada componente para cada individuo y condición experimental.

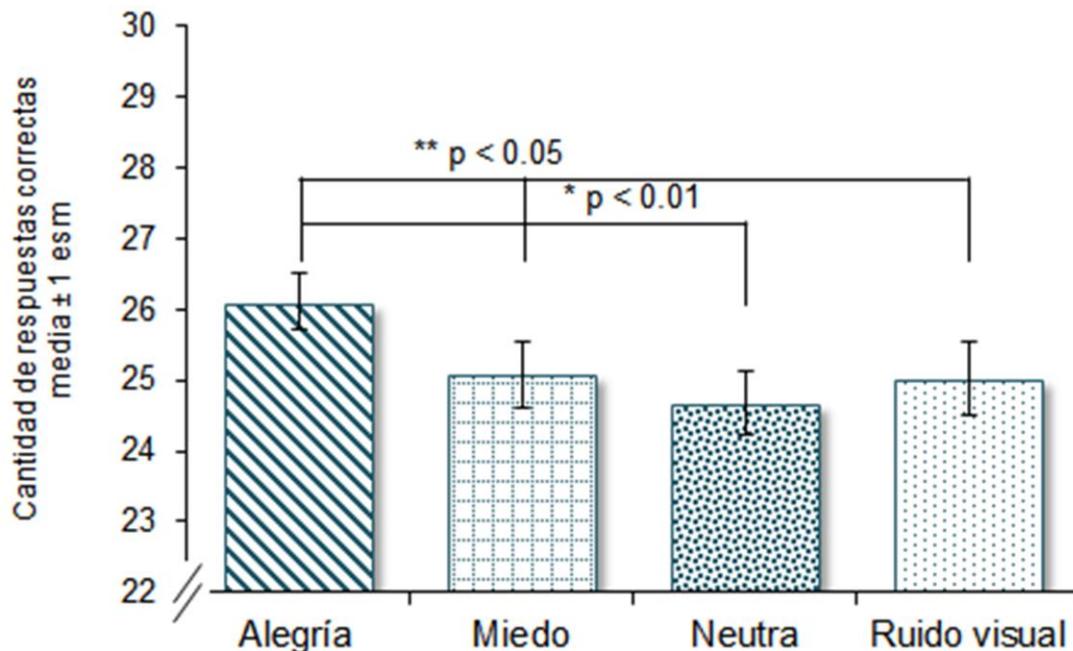
Para el análisis estadístico de los datos electrofisiológicos se realizó un Análisis de Varianza de Medidas Repetidas (RM-ANOVA) de tres factores [*Carga en memoria* (2), *Tipo de estímulo* (4) y *Sitio de registro* (7)]; en cada una de las ventanas de tiempo referidas y tomando los valores de voltaje y latencia de cada componente como variables dependientes. De acuerdo con la inspección visual de los PREs los principales cambios electrofisiológicos relacionados con la ejecución de la tarea experimental ocurrieron de manera distintiva en distintas regiones topográficas. Es por ello que para el análisis estadístico se consideraron tres regiones principales: anterior (Fz, F3, F4, F7, F8, Fp1 y Fp2), central (C3, C4, Cz y Pz) y posterior (P3, P4, O1, O2, T5 y T6). El análisis de los datos se realizó utilizando el programa “Estadis versión 1.2.1” (Zarabozo, *registro pendiente*), definiendo para los análisis de varianza un nivel de significación ( $\alpha$ ) de 0.05. Cuando el análisis de varianza reportó diferencias significativas, se realizaron comparaciones *a posteriori* con el método de Tukey-Kramer.

## 11. Resultados conductuales

### Respuestas Correctas

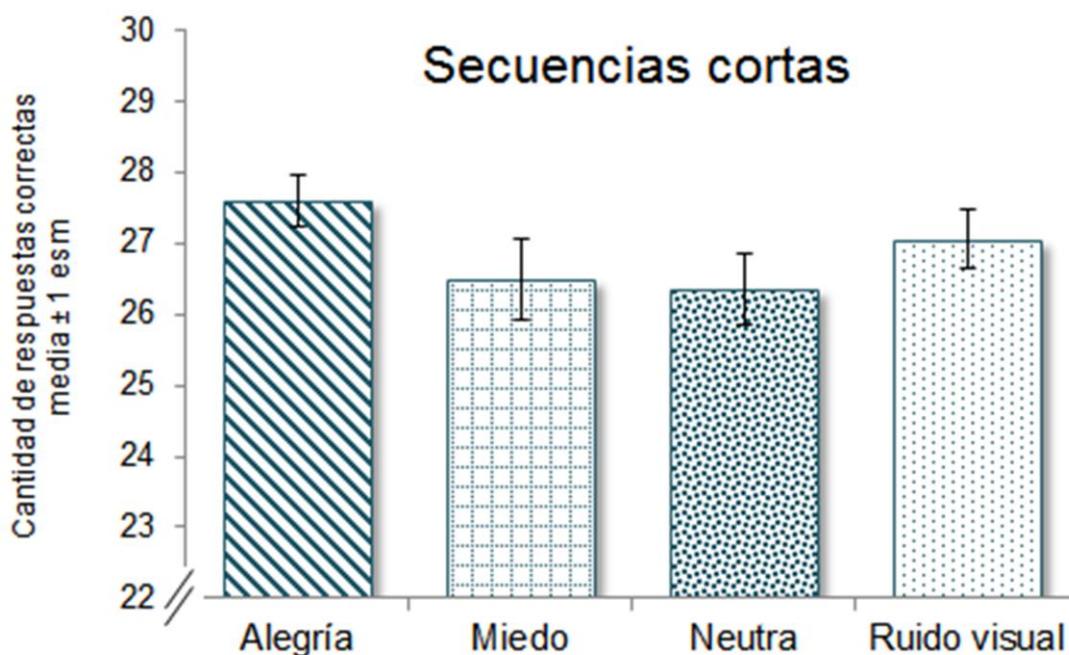
El análisis de varianza para la cantidad de respuestas correctas, reveló diferencias significativas asociadas al factor Carga en memoria ( $F_{(1,133)}= 148.00$ ,  $p < 0.01$ ), así como en el factor Tipo de estímulo ( $F_{(3,133)}= 5.08$ ,  $p < 0.05$ ) con significativa interacción entre ambos ( $F_{(3,133)}= 2.96$ ,  $p < 0.05$ ).

Las comparaciones *a posteriori* del factor Carga en memoria indicaron que el número de respuestas correctas fue significativamente mayor para las secuencias cortas. En cuanto al Tipo de estímulo, el número de respuestas correctas fue significativamente mayor para la condición de Alegría; mientras que las otras condiciones no difirieron significativamente entre sí. **Figura 5.**

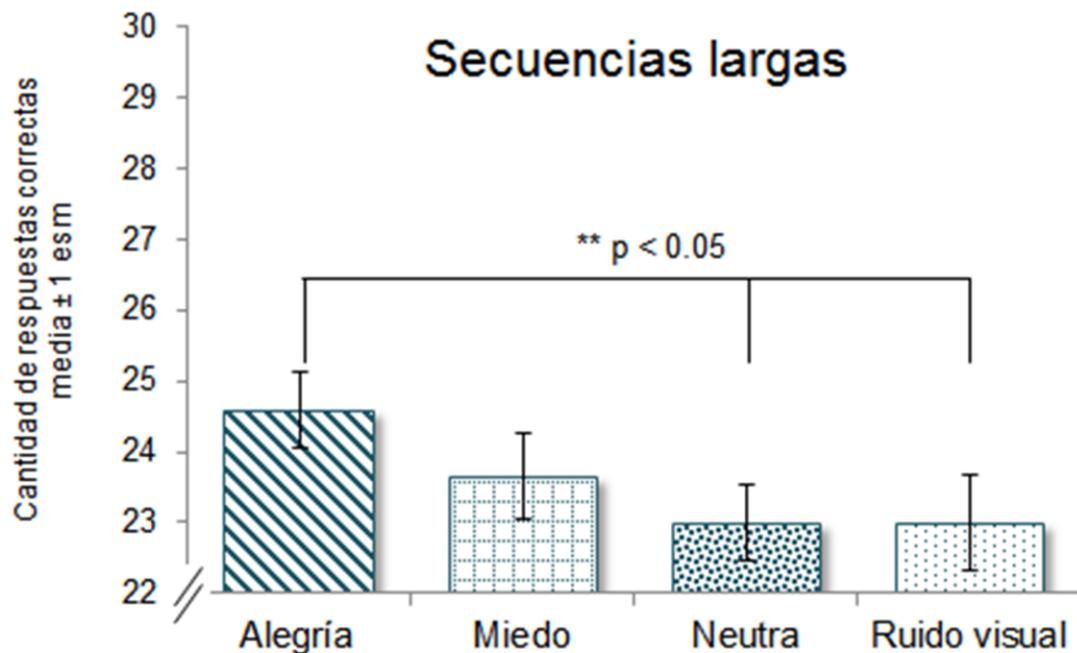


**Figura 5:** Promedio de respuestas correctas por tipo de estímulo en los dos niveles de carga en memoria (secuencias cortas y largas).

Debido a que uno de nuestros objetivos experimentales era determinar la respuesta conductual ante la detección de estímulos con y sin contenido emocional en las condiciones de menor y mayor carga en memoria, decidimos presentar los resultados de las comparaciones a *posteriori* por cada nivel de carga en memoria. En dichas comparaciones no se encontraron diferencias significativas relacionadas con el Tipo de estímulo en las secuencias cortas. **Figura 6.** Sin embargo, en las secuencias largas se encontró que el número de respuestas correctas fue mayor para la condición de Alegría que difirió significativamente de la condición Neutra y del Ruido visual. **Figura 7.**



**Figura 6:** Promedio de respuestas correctas por tipo de estímulo durante la reproducción inversa de secuencias cortas.



**Figura 7:** Promedio de respuestas correctas por cada tipo de estímulo durante la reproducción inversa de secuencias largas.

## Respuestas Incorrectas

El análisis de varianza para las respuestas incorrectas, reveló diferencias significativas asociadas al factor Carga en memoria ( $F_{(1,133)} = 92.82$ ,  $p < 0.01$ ), mostrando que el número de respuestas incorrectas fue menor en las secuencias de cuatro estímulos, así como en cuanto al tipo de estímulo ( $F_{(1,133)} = 2.81$ ,  $p < 0.05$ ), pero sin interacciones significativas.

## Omisiones

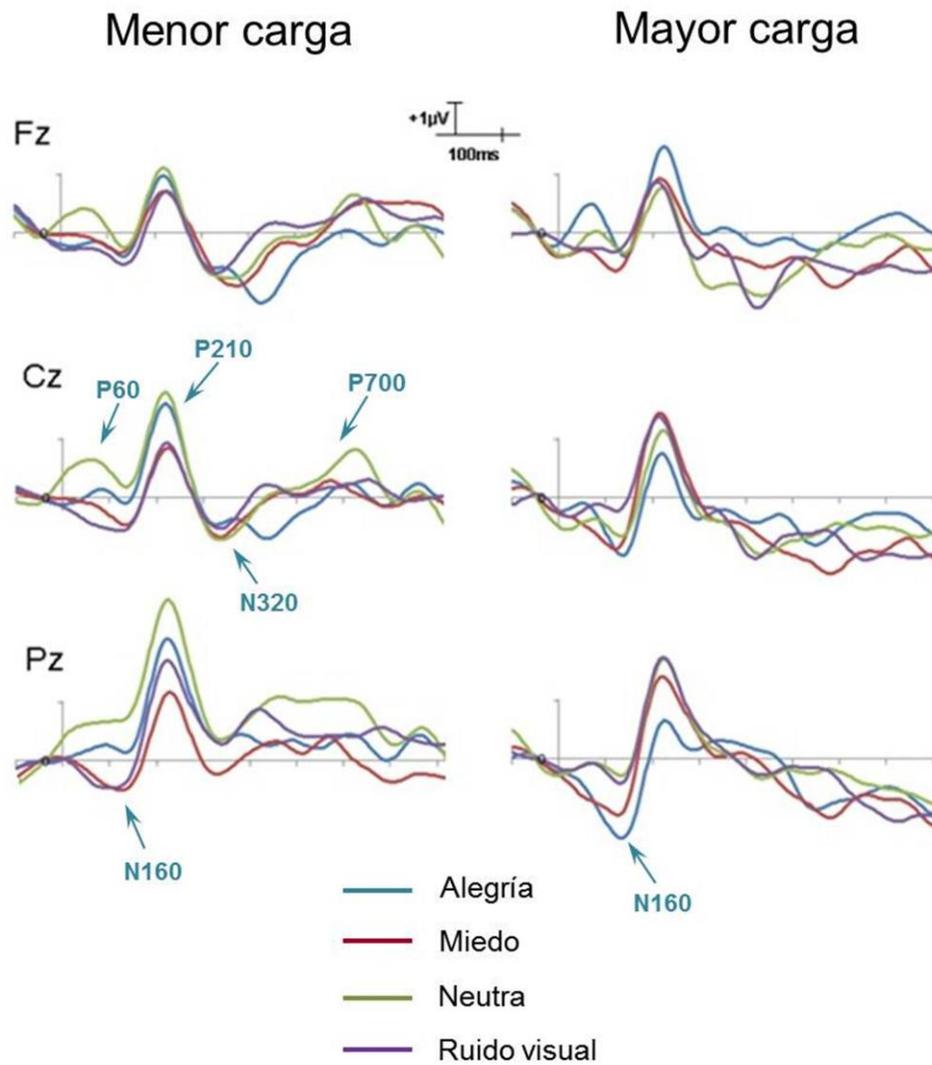
El análisis de varianza para la cantidad de omisiones reveló diferencias significativas asociadas al factor Carga en memoria ( $F_{(1,133)} = 57.47$ ,  $p < 0.05$ ), lo que consolidó la noción de que el número de omisiones fue menor en las secuencias de cuatro estímulos, pero no se encontraron diferencias significativas en el factor Tipo de estímulo.

## Tiempo de Respuesta

El análisis de varianza para el tiempo de respuesta reveló diferencias significativas asociadas al factor Carga en memoria ( $F_{(1,133)}= 2257.19$ ,  $p<0.05$ ), mostrando que el tiempo de respuesta fue menor para las secuencias de cuatro estímulos, pero no se encontraron diferencias significativas en el factor Tipo de estímulo.

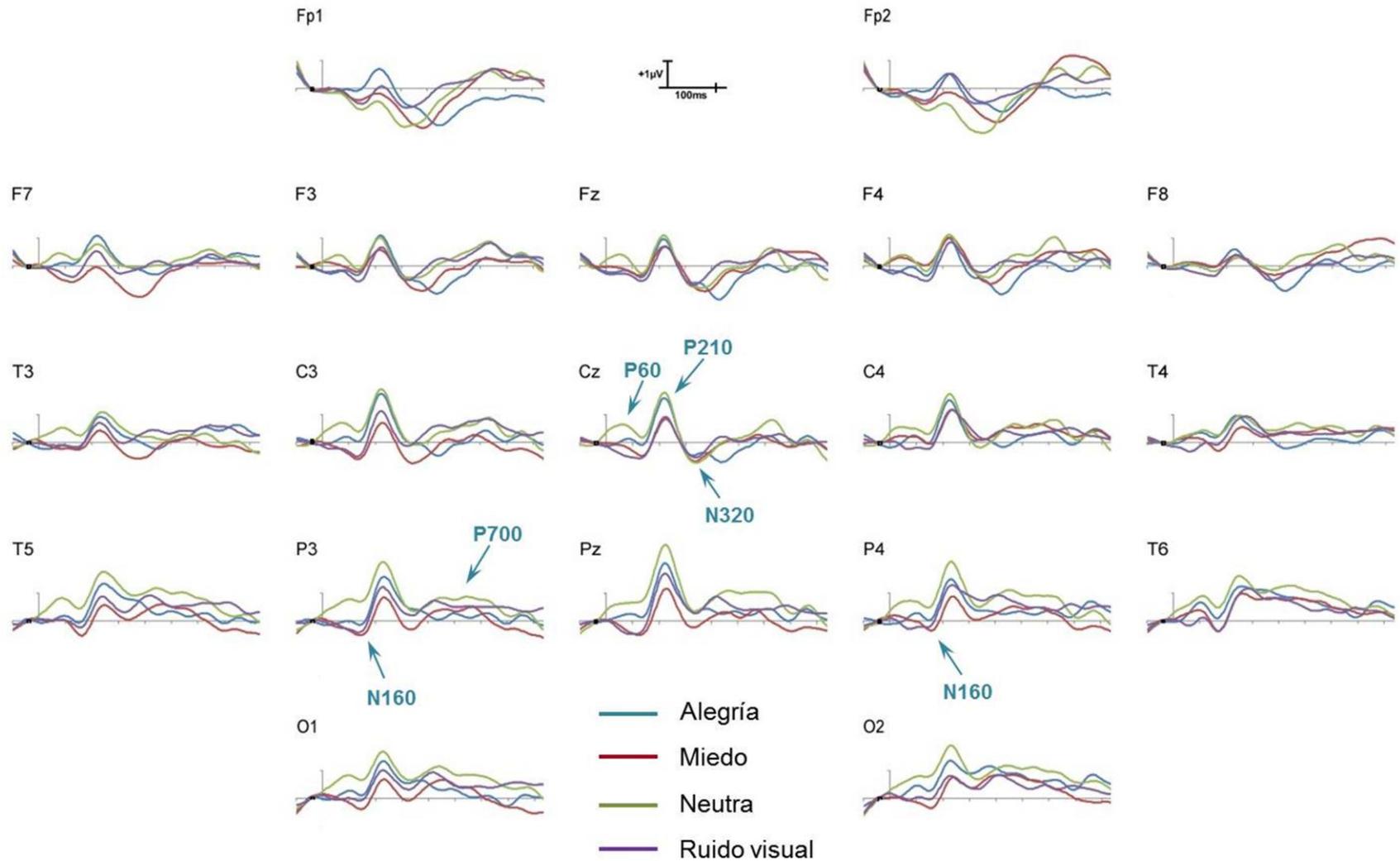
## 12. Resultados electrofisiológicos

Los PREs obtenidos durante el mantenimiento en memoria de dos y cinco estímulos (**Figura. 8**) reflejan una morfología típica caracterizada por una secuencia de picos: positivo-negativo-positivo-negativo que alcanzaron su voltaje máximo a los 60, 160, 210 y 320ms, respectivamente. Estos componentes resultaron seguidos por una onda positiva lenta de aparición tardía que fue más clara en la condición de menor carga, alcanzando su máximo voltaje alrededor de los 700ms en Pz. El rango de voltaje de las distintas formas de ondas osciló entre los  $-2\mu\text{V}$  hasta  $3\mu\text{V}$ , aproximadamente. El primer componente (P60) resultó con mayor amplitud en regiones centro-parietales, disminuyendo la misma hacia regiones frontales en E2. Sin embargo, en E5 esta onda fue de menor amplitud, con una distribución frontal predominante que va disminuyendo hacia regiones centro-parietales. La forma de la onda negativa N120, se define en regiones frontales en las dos condiciones, pero las diferencias más evidentes entre los tipos de estímulos aparecen en regiones centro-parietales. Luego se observa el componente P200, que en E2 las diferencias entre los tipos de estímulos aparecen en regiones centro-parietales pero se atenúan en regiones frontales, mientras que en E5 las diferencias entre los tipos de estímulos son menos evidentes. Finalmente, la onda N320 fue más clara en E2. La forma de esta onda se define en regiones frontales pero muestra mayores diferencias entre los tipos de estímulos en regiones parietales. **Ver Figuras 9 y 10.**



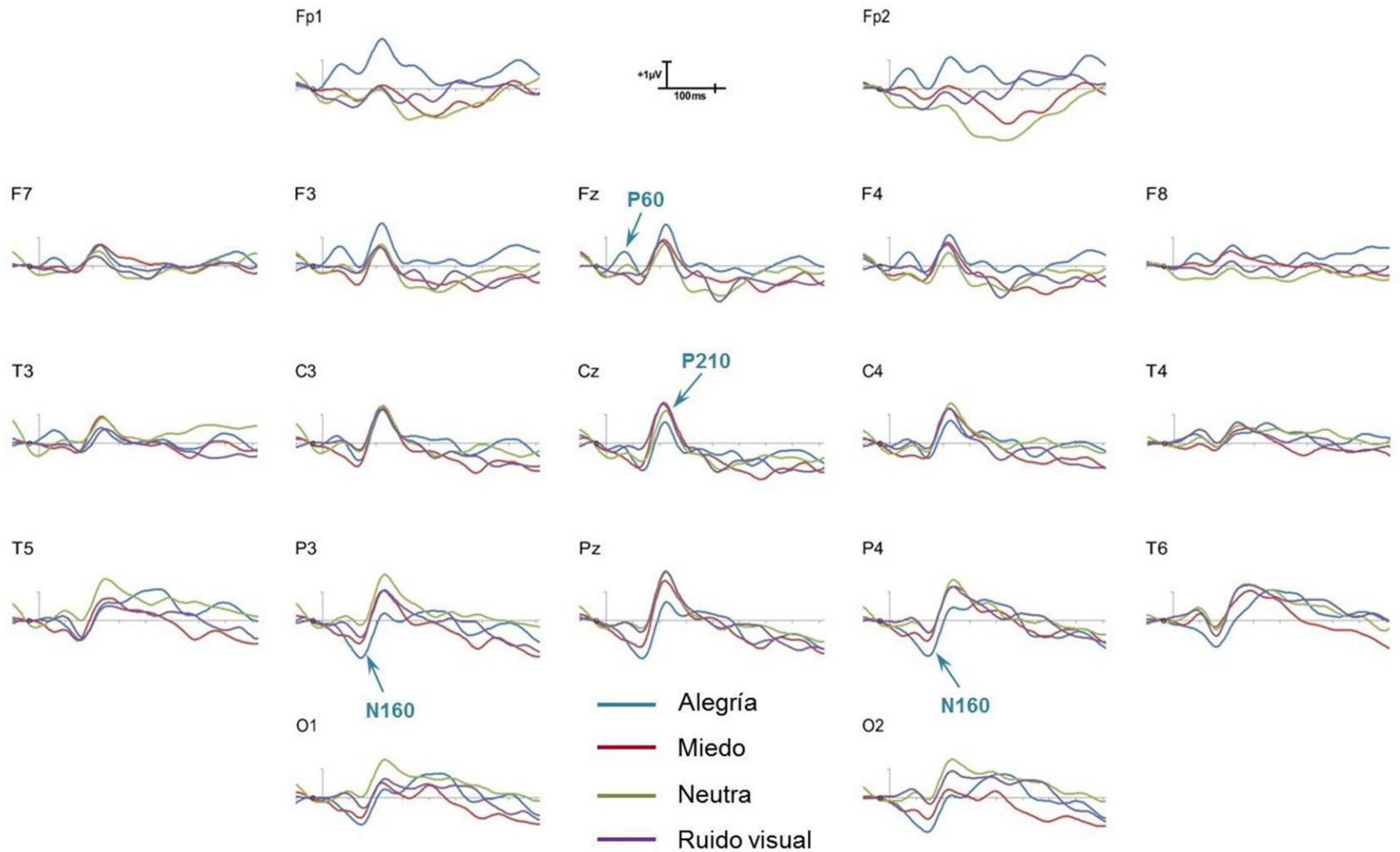
**Figura 8:** Promedios grupales de la actividad eléctrica cerebral obtenidos durante el mantenimiento en memoria de dos (izquierda) y cinco estímulos. Los principales componentes están señalados con una flecha.

## Menor carga



**Figura 9:** Promedios grupales de la actividad eléctrica cerebral obtenidos durante el mantenimiento en memoria de dos estímulos, en todos los sitios de registro. Los principales componentes están señalados con una flecha.

## Mayor carga



**Figura 10:** Promedios grupales de la actividad eléctrica cerebral obtenidos durante el mantenimiento en memoria de cinco estímulos, en todos los sitios de registro. Los principales componentes están señalados con una flecha.

## Latencia de los componentes

El análisis de varianza para la latencia de los PREs no reveló diferencias significativas en ninguno de los factores.

## Amplitud de P60 (ventana de tiempo de 50 a 100ms)

El análisis de varianza de la amplitud de este componente reveló diferencias significativas asociadas al factor *Carga en memoria* en la región central ( $F_{(1,589)}=4.07$ ,  $p<0.05$ ) y posterior ( $F_{(1,893)}=11.12$ ,  $p<0.01$ ). Con el incremento en la carga en memoria se observa una disminución en el voltaje de la onda P60.

También se observan diferencias significativas asociadas con el factor *Tipo de estímulo* en la región anterior ( $F_{(3,1045)}=6.69$ ,  $p<0.01$ ). El análisis post-hoc demostró un incremento en el voltaje en la condición de alegría respecto al miedo ( $q=4.164$ ,  $p<0.05$ ) y ruido visual ( $q=6.142$ ,  $p<0.01$ ). En la región central ( $F_{(3,589)}=6.53$ ,  $p<0.01$ ), en la condición neutra el voltaje fue mayor respecto al miedo ( $q=5.627$ ,  $p<0.01$ ) y respecto al ruido visual ( $q=4.374$ ,  $p<0.05$ ). En la región posterior ( $F_{(3,893)}=15.29$ ,  $p<0.01$ ) se observa mayor voltaje en el estímulo neutro respecto de alegría ( $q=7.320$ ,  $p<0.01$ ), miedo ( $q=8.998$ ,  $p<0.01$ ) y ruido visual ( $q=5.730$ ,  $p<0.01$ ).

En la región central se observa una interacción significativa entre el factor *Carga en memoria* y *Tipo de estímulo* ( $F_{(3,589)}=4.99$ ,  $p<0.01$ ), donde la amplitud disminuye en la condición de menor carga en los estímulos de miedo ( $q=2.854$ ,  $p<0.05$ ) y ante estímulos neutros ( $q=3.598$ ,  $p<0.05$ ), pero ante estímulos de ruido visual la amplitud es mayor ( $q=3.261$ ,  $p<0.05$ ). En la región posterior se observa una interacción significativa entre el factor *Carga en memoria* y *Tipo de estímulo* ( $F_{(3,893)}=7.53$ ,  $p<0.01$ ). En la condición de menor carga el componente es mayor en (alegría  $q=5.738$ ,  $p<0.01$ ) y en neutra ( $q=4.353$ ,  $p<0.01$ ), pero para

la condición de ruido visual ( $q= 3.102$ ,  $p<0.05$ ) en la condición de menor carga es menor la amplitud del componente.

### **Amplitud de N160 (ventana de tiempo de 120 a 170ms)**

El análisis de varianza de la amplitud de este componente reveló diferencias significativas asociadas al factor *Carga en memoria* en la región central ( $F_{(1,589)}=10.30$ ,  $p<0.01$ ) y posterior ( $F_{(1,893)}=33.33$ ,  $p<0.01$ ). Con el incremento de la carga en memoria el voltaje de la onda se hace más negativo.

También se observan diferencias significativas asociadas con el factor *Tipo de estímulo* en las regiones centrales ( $F_{(3,589)}=3.16$ ,  $p<0.05$ ), donde la alegría genera mayor negatividad con respecto de neutra ( $q= 3.927$ ,  $p<0.05$ ) y en la región posterior ( $F_{(3,893)}=13.22$ ,  $p<0.01$ ) donde la neutra mostró menor amplitud con respecto de alegría ( $q=7.976$ ,  $p<0.01$ ), miedo ( $q=7.40$ ,  $p<0.01$ ), y el ruido visual ( $q=7.426$ ,  $p<0.01$ ).

Además, en la región central se observa una interacción significativa entre el factor *Carga en memoria* y *Tipo de estímulo* ( $F_{(3,589)}=4.15$ ,  $p<0.01$ ), donde a mayor carga en memoria el componente se hace más negativo en la condición de alegría ( $q=4.711$ ,  $p<0.01$ ) y neutra ( $q= 4.29$ ,  $p<0.01$ ). En la región posterior se observa una interacción significativa entre el factor *Carga en memoria* y *Tipo de estímulo* ( $F_{(3,893)}=4.81$ ,  $p<0.01$ ) donde a mayor carga en memoria el componente se hace más negativo en alegría ( $q=8.228$ ,  $p<0.01$ ), y neutra ( $q= 4.675$ ,  $p<0.01$ ).

### **Amplitud de P210 (ventana de tiempo de 190 a 240ms)**

El análisis de varianza de la amplitud de este componente reveló diferencias significativas asociadas al factor *Carga en memoria* en la región posterior ( $F_{(1,893)}=18.08$ ,  $p<0.01$ ). Con el incremento en la carga en memoria disminuye el voltaje del componente P210.

En el factor *Tipo de estímulo* se observan diferencias significativas en las regiones anterior ( $F_{(3,1045)}=9.90$ ,  $p<0.01$ ) –donde la alegría genera un componente significativamente más amplio con respecto al miedo ( $q=5.546$ ,  $p<0.01$ ), neutra ( $q=7.158$ ,  $p<0.01$ ) y el ruido visual ( $q=5.636$ ,  $p<0.01$ )-, en la región central ( $F_{(3,589)}=3.63$ ,  $p<0.05$ ), donde la condición neutra genera un componente más positivo respecto al miedo ( $q=4.163$ ,  $p<0.05$ ) y el ruido visual ( $q=3.858$ ,  $p<0.05$ ) y por último en la región posterior ( $F_{(3,893)}=16.90$ ,  $p<0.01$ ), región en la que la condición neutra alcanzó mayor voltaje que en alegría ( $q=7.574$ ,  $p<0.01$ ), miedo ( $q=9.219$ ,  $p<0.01$ ) y ruido visual ( $q=7.361$ ,  $p<0.01$ ).

Finalmente se observa una interacción significativa entre el factor *Carga en memoria* y *Tipo de estímulo* en la región central ( $F_{(3,589)}=3.90$ ,  $p<0.01$ ) correspondiendo esto a que con el incremento en la carga en memoria disminuye el voltaje de P200 ante estímulos de alegría ( $q= 3.385$ ,  $p<0.05$ ) y neutros ( $q=2.949$ ,  $p<0.05$ ). En la región posterior ( $F_{(3,893)}=6.24$ ,  $p<0.01$ ) con el incremento en la carga en memoria disminuye el voltaje de P200 ante estímulos de alegría ( $q=7.898$ ,  $p<0.01$ ) y neutros ( $q=3.288$ ,  $p<0.05$ ). Para la condición de alegría el incremento en el voltaje fue mayor que en el miedo ( $q=3.821$ ,  $p<0.05$ ) y el ruido visual ( $q=3.701$ ,  $p<0.05$ ), los estímulos neutros alcanzaron mayor voltaje que el miedo ( $q=5.200$ ,  $p<0.01$ ) y que el ruido visual ( $q=5.080$ ,  $p<0.01$ ).

### **Amplitud de N320 (ventana de tiempo de 300 a 450ms)**

El análisis de varianza de la amplitud de este componente reveló diferencias significativas asociadas al factor *Carga en memoria* en la región anterior ( $F_{(1,1045)}=5.64$ ,  $p<0.05$ ). Con el incremento en la carga en memoria disminuye la amplitud del componente.

Para el factor *Tipo de estímulo* se observan diferencias significativas en la región anterior ( $F_{(3,1045)}=6.38$ ,  $p<0.01$ ), es decir, la condición neutra fue más

negativa o amplio el componente con respecto a la alegría ( $q=6.104$ ,  $p<0.01$ ), miedo ( $q=3.830$ ,  $p<0.05$ ), y el ruido visual ( $q=3.685$ ,  $p<0.05$ ). Asimismo en la región posterior ( $F_{(3,893)}=4.84$ ,  $p<0.01$ ) el miedo alcanzó mayor negatividad que la alegría ( $q=4.973$ ,  $p<0.01$ ) y la condición neutra ( $q=4.258$ ,  $p<0.05$ ).

Finalmente se observa una interacción significativa entre el factor *Carga* en memoria y Tipo de estímulo en la región anterior ( $F_{(3,1045)}= 4.15$ ,  $p<0.05$ ), donde con el incremento en la carga en memoria disminuye la amplitud del componente ante los estímulos de alegría ( $q=5.131$ ,  $p<0.01$ ) y miedo ( $q=2.811$ ,  $p<0.05$ ).

### **Amplitud de P700 (ventana de tiempo de 500 a 800ms)**

El análisis de varianza de este componente reveló diferencias significativas asociadas al factor *Carga en memoria* en la región anterior ( $F_{(1,1045)}=10.63$ ,  $p<0.01$ ), central ( $F_{(1,589)}= 33.70$ ,  $p<0.01$ ) y posterior ( $F_{(1,893)}=23.71$ ,  $p<0.01$ ). Con el incremento en la carga disminuye la amplitud del componente.

Para el factor *Tipo de estímulo* se observan diferencias significativas en la región central ( $F_{(3,589)}=5.04$ ,  $p<0.05$ ) donde la condición neutra genera un componente más positivo con respecto de alegría ( $q=4.676$ ,  $p<0.01$ ) y miedo  $q=4.799$ ,  $p<0.01$ ). En la región posterior ( $F_{(3,893)}=8.25$ ,  $p<0.01$ ) la condición neutra genera un componente más amplio con respecto de alegría ( $q=6.082$ ,  $p<0.01$ ) y miedo ( $q=5.684$ ,  $p<0.01$ ).

## **12.1 Resumen de resultados electrofisiológicos**

Amplitud de P60: con el incremento en la carga en memoria disminuye el voltaje del componente, particularmente en las condiciones de miedo y neutra, pero en el caso del ruido visual la amplitud aumenta.

Amplitud de N160: a mayor carga en memoria el componente se hace más negativo en la condición de alegría y neutra.

Amplitud de P210: con el incremento en la carga en memoria disminuye el voltaje de P200 ante estímulos de alegría y estímulos neutros.

Amplitud de N320: con el incremento en la carga en memoria disminuye la amplitud del componente ante los estímulos de alegría y miedo.

Amplitud de P700: la condición neutra genera un componente más positivo con respecto de alegría y miedo.

### 13. Discusión de Resultados

El interés central de este trabajo era explorar la hipótesis de si el tipo de estímulos (que constituyen información visual estática) podían interferir con el mantenimiento activo de información dinámica (el orden de la secuencia) en una tarea de memoria de trabajo visuoespacial de tipo *memory-span*, debido a que en la literatura se postula que el mantenimiento activo de información visual y espacial en memoria de trabajo depende de sistemas que son anatómica y funcionalmente independientes entre sí.

Para evaluar nuestros supuestos utilizamos un paradigma experimental en el que se presentó y varió de manera simultánea tanto material de tipo estático (estímulos faciales y no-faciales) como dinámico (secuencias). Esto debido a que los procedimientos típicamente utilizados para explorar la naturaleza de la memoria de trabajo visuoespacial involucran tareas que miden de manera independiente la capacidad visual o espacial de la memoria, o bien, paradigmas duales en los que se explora el grado de interferencia que pudiera ocurrir al presentar tareas que demandan distintos recursos de procesamiento cognitivo. Aunque tales procedimientos aportan gran cantidad de información, una de las limitaciones asociadas con éstos reside en que las demandas de procesamiento para la ejecución de la tarea se presentan de manera independiente o secuencial (ej. los estímulos distractores se presentan durante la demora de tiempo), más que de manera simultánea; de esta forma es difícil observar la contribución conjunta de los componentes mencionados. Otro aspecto importante en este tipo de paradigmas es que la demanda cognitiva necesaria para ejecutar las tareas visuoespaciales no es equivalente entre sí, por ejemplo en el caso de las tareas de memoria visual los estímulos generalmente utilizados poseen poca carga perceptual (ej. una matriz con cuadros de diferente color) que no resulta suficiente como para agotar la capacidad de recursos atencionales disponibles. Por el contrario, las tareas de memoria espacial por lo general demandan mayores recursos de procesamiento (ej. recordar el orden inverso de una secuencia o

recordar la localización espacial de distintos estímulos). En este sentido utilizamos estímulos faciales con contenido emocional, porque la evidencia señala que debido a su relevancia biológica y social, éstos pueden ser procesados aún cuando el sujeto no los atiende de manera consciente.

### **13.1 Discusión de los resultados Conductuales**

Al analizar la ejecución conductual de los participantes, encontramos que éstos fueron más eficientes para reproducir las secuencias cortas (mayor cantidad de respuestas correctas y menores tiempos de ejecución) que aquellas secuencias en las que se presentaron mayor cantidad de estímulos. Este es un efecto esperado relacionado con la dificultad de la tarea, que refleja las distintas demandas de procesamiento requeridas para su ejecución. Por otra parte, al evaluar el efecto de la presentación de estímulos faciales (alegría, miedo y neutra) y no-faciales (ruido visual) durante la reproducción de las secuencias con diferente magnitud de carga en memoria de trabajo, no se observaron diferencias significativas relacionadas con el tipo de estímulo durante la reproducción de secuencias cortas. Sin embargo, los participantes fueron más eficientes (mayor cantidad de respuestas correctas) para reproducir secuencias largas cuando estas contenían estímulos faciales con expresiones de alegría, a diferencia de las secuencias con expresiones neutras o el ruido visual. Este resultado sugiere un efecto particular del contenido emocional facial sobre la ejecución conductual de la tarea, debido a que la sola aparición de las caras como estímulo no determinó el efecto descrito.

Existen amplias evidencias de que los estímulos faciales emocionales – particularmente la alegría y el miedo- resultan modulados por la disponibilidad de recursos atencionales (McKenna, Gutierrez, Ungerleider y Pessoa, 2001; Pessoa *et al*, 2002; Holmes *et al*, 2003; Pourtois *et al*, 2004, 2005, 2006). En este sentido se han acumulado evidencias experimentales que sustentan que la aparición de rostros con contenido emocional puede ser disruptiva para la conducta guiada a

determinados objetivos (Ellis y Ashbrook, 1988), en particular dependiendo de la dificultad de la tarea a realizar y el tiempo disponible para ejecutarla, entre otros factores (González-Garrido *et al*, 2007, 2009).

Se ha reportado que la detección de información irrelevante durante la ejecución de una tarea afecta el procesamiento de la información relevante para la misma (Treisman, 1983), especialmente cuando el contenido de los estímulos es negativo (ej. expresiones faciales de miedo, enojo o tristeza). Esto probablemente se deba a que los estímulos “irrelevantes” podrían representar un peligro potencial para el sujeto (Eimer, 2006; Kensinger, 2003) y el efecto de los mismos sobre la ejecución conductual se ha explicado asumiendo la existencia de un límite en la cantidad de información que se puede procesar de manera simultánea, por lo que el desplazamiento de la atención hacia estímulos interferentes podría distorsionar la eficiencia del procesamiento. A pesar de lo anterior, en nuestro estudio lejos de demostrarse efectos deletéreos del contenido emocional de las caras sobre la ejecución de la tarea de memoria de trabajo visuoespacial, la presencia de un contenido emocional se asoció a una mejor ejecución, en particular en el caso de las caras alegres. Esto podría ser explicado sobre la base de distintos estudios sobre atención selectiva, en los que se ha observado que cuando la información relevante e irrelevante forman parte del mismo objeto (ej. una letra –información relevante- enmarcada en un cuadro –información irrelevante-), se reduce la interferencia asociada al cambio del foco de atención de un aspecto relevante hacia otro irrelevante; a diferencia de las condiciones en las que la información se presentan de manera simultánea pero en lugares opuestos de la pantalla (Treisman *et al*, 1983). Esto ocurre, debido a que la orientación del foco de atención hacia un estímulo facilita el procesamiento de todas sus propiedades, consecuentemente tanto la información irrelevante como la relevante se benefician de los recursos atentos involucrados en su procesamiento (Kahneman, 1973; Treisman, 1980). Hoffman y Nelson (1981) han reportado que dirigir la atención hacia una localización espacial particular, facilita el procesamiento de los estímulos presentados en ese lugar o cerca de él. De esta forma, las diferencias

encontradas en la discriminación de los estímulos faciales y no faciales, podrían ser explicadas por la facilitación en el procesamiento de las características físicas de los estímulos. En el caso de los estímulos faciales con expresión de alegría, dicha facilitación podría estar influida además, por el significado social de estas emociones, las cuales, en la vida cotidiana, revisten una importancia especial para las interacciones sociales. Esto último apoya los resultados en investigaciones sobre la memoria que han señalado que el reconocimiento de la identidad facial resulta más fácil cuando los rostros expresan una emoción de alegría que cuando la expresión es neutra o negativa y de estudios en los que se ha observado que los recuerdos de acontecimientos emocionales positivos conllevan más detalles sensoriales (visuales, auditivos, olfativos) y ligados al contexto (el lugar, la fecha) que los recuerdos de acontecimientos neutros (ver Adolphs, 2002b para revisión).

De mayor importancia para nuestro trabajo fueron los efectos de la manipulación experimental del contenido estático de los estímulos sobre el mantenimiento activo de las secuencias en memoria de trabajo. En este sentido nuestros resultados sugieren la existencia de una amplia relación funcional entre los mecanismos que subyacen al mantenimiento de información visual estática y aquellos responsables del mantenimiento de información visual dinámica, los cuales, se ha planteado operan de manera independiente. Otro aspecto importante que sugieren los presentes resultados es que cuando la tarea experimental no requiere que los componentes visual y espacial de la memoria de trabajo compitan entre sí por recursos de procesamiento, se observa una facilitación en la ejecución conductual de los participantes, más que una interferencia en el procesamiento. Esto podría deberse a un reclutamiento no intencional de recursos atencionales disparados por el reconocimiento automático del contenido emocional del rostro (Blagrove y Watson, 2010; Hodsoll, Viding y Lavie, 2011; Maratos, 2011; Wronka y Walentowska, 2011) que podría facilitar el procesamiento global de la tarea.

## 13.2 Discusión de resultados electrofisiológicos

La memoria de trabajo visual la concebimos como la capacidad para mantener una representación de la información visual relevante para nuestra conducta, mientras procesamos nueva información visual del ambiente, lo cual involucra la participación de una extensa red neural que comprende tanto a regiones prefrontales (Petrides, 2005), parietales (Todd y Marois, 2004) como a la región temporal medial cerebral (Axmacher, Schmitz, Weinreich, Elger y Fell, 2008; Rissman, Gazzaley y D'Esposito, 2008).

En el presente estudio podríamos señalar que, en general, al comparar las respuestas eléctricas cerebrales producidas durante el mantenimiento activo de dos estímulos con aquellas registradas en la condición de mayor carga (cinco estímulos) en memoria, encontramos un incremento en la amplitud del voltaje de los PREs en la condición de menor carga, principalmente en regiones centro-parietales. Estos resultados coinciden con el trabajo realizado por Ruchkin *et al* (2003), quienes observaron que la distribución regional de los PREs obtenidos durante el intervalo de retención en tareas de memoria visual o espacial de respuesta demorada, se presentan con mayor amplitud en regiones parietales y temporales de la corteza cerebral. Estos autores reportaron que el incremento en la amplitud de los PREs se relaciona con las características y la dificultad de la tarea, mientras que la distribución regional de los componentes podría ser consistente con la propuesta de que el mantenimiento activo en memoria de trabajo visuoespacial ocurre en las vías de procesamiento del sistema visual. En nuestros resultados, el incremento en la amplitud de los PREs en la condición de menor carga en memoria, podría ser interpretado como el grado de atención invertido al inicio de cada secuencia, para discriminar el contenido de los estímulos y memorizar el orden de la presentación.

Podría concluirse que el presente paradigma experimental indujo la aparición de cambios sustanciales en los PREs, básicamente restringidos a los primeros 400 ms posteriores a la aparición del estímulo evaluado, donde el efecto de la carga en memoria se evidenció de forma distintiva en los componentes P60, N160, P210 y N320.

En el caso de la positividad temprana (P60) no encontramos referencia alguna en la literatura de un componente tan temprano que permita distinguir la calidad emocional del estímulo presentado. La ocurrencia de un cambio significativo temprano en los PREs podría estar reflejando un mecanismo de “reforzamiento” de la actividad electrofisiológica consecutiva al análisis del estímulo precedente en la secuencia presentada, más que el análisis individual del estímulo entrante, dada la corta latencia de este componente. Los hallazgos recientes sobre la modulación temprana del componente P1 (97-129 ms) por un efecto facilitador de la atención selectiva sobre el procesamiento de caras (Rutman, Clapp, Chadick y Gazzaley, 2010) podrían reforzar la explicación previa, si interpretamos P60 como un análogo temprano de P1. Esta sería una presunción válida si consideramos que los PREs analizados correspondieron a estímulos subsecuentes en la secuencia (segundo y quinto).

Tal vez el componente de mayor interés fisiológico en nuestro caso sean los cambios ocurridos en la negatividad observada sobre áreas posteriores a los 160 ms. Este componente, cuyo origen podría ser identificado como un análogo del N170 observado ante la presentación visual de caras, podría tener una interpretación más extensa que la de ser un simple índice del reconocimiento configural de los rostros. Un estudio reciente que exploraba el efecto de diferentes niveles de carga sobre la memoria de trabajo visuoespacial, reportó la aparición de una disminución en la magnitud de la negatividad observada entre los 160 y 190 ms, así como un aumento antero-posterior en la extensión de la actividad electrofisiológica, como probable expresión de un incremento en la carga en memoria de trabajo, interpretados como efecto de una modulación “top-down”

desde áreas prefrontales para facilitar la ejecución con mayor demanda cognitiva (Cocchi *et al*, 2011). En este caso los autores reportaron una inesperada mejor ejecución para la condición más demandante, lo cual coincide con lo sucedido en nuestro experimento.

Se ha reportado con anterioridad la modulación del componente N170 por la carga en memoria relacionada a la presentación de estímulos faciales, donde a mayor carga correspondía una mayor amplitud de la negatividad (Morgan, Klein, Boehm, Shapiro y Linden, 2008). Dadas las características del diseño experimental que usamos, los efectos de la carga en memoria sobre N170, en nuestro caso, podrían reflejar la combinación de al menos 2 factores concurrentes: a) el incremento de la demanda cognitiva asociada al aumento de la carga en MT, b) el uso de rostros con contenido emocional. Ambas circunstancias podrían no solo producir un efecto de “reclutamiento” adicional de recursos atencionales, sino también servirse de un mecanismo *top-down* para mejorar la ejecución en condiciones de mayor demanda de la tarea.

Los cambios descritos para P210 fueron consistentes con lo anteriormente discutido para los componentes que le precedieron en el tiempo. En general, la presentación de caras alegres correlacionó conductualmente con la mejor ejecución en condición de mayor carga y con un menor voltaje de P210, como ocurrió en el reporte de Morgan y colaboradores (2008). Tal vez una explicación viable de los cambios observados en P210 sea la de que cuando se procesan caras, este componente podría reflejar que la sensibilidad del reconocimiento perceptual basado en las características físicas del estímulo (*bottom-up*) a la nitidez de la imagen facial -ruido visual o de fase-, puede ser modulada por las limitaciones impuestas por la tarea conductual -efecto *top-down*- (Rousselet, Gaspar, Wiczorek y Pernet, 2011). De modo alternativo –no excluyente- podría interpretarse a P210 como la resultante más general del procesamiento implícito de las características faciales de los estímulos (Pesciarelli, Sarlo y Leo, 2011),

aunque esta explicación podría resultar insuficiente dada la selectividad de los cambios encontrados.

Por último, el voltaje del componente N320 también mostró un comportamiento similar al descrito previamente, donde la presentación de caras alegres durante la condición de mayor carga en memoria determinó una disminución en su magnitud, además de que también las caras con expresión de miedo alcanzaron menores voltajes que las caras neutras. En este sentido, N320 podría reforzar la noción ya referida acerca de un efecto de ajuste *top-down* para la condición de mayor carga, debido principalmente a que esta interacción ocurrió en áreas frontales. De cualquier modo, la interpretación más usual acerca de este componente es que está relacionado con un procesamiento más automático de las características emocionales de los estímulos presentados, reflejando la “alineación” de la atención selectiva hacia la relevancia emocional de los estímulos (Balconi y Lucchiari, 2005; Balconi y Pozzoli, 2008; Pegna, Landis y Khateb, 2008).

#### **14. Discusión general e implicaciones teóricas de los resultados.**

Resumiendo nuestros resultados, la aparición de caras emocionales como distractores irrelevantes mientras se sostenía en memoria de trabajo el orden de presentación de una serie de localizaciones espaciales, influyó la ejecución conductual de los sujetos y se asoció a cambios electrofisiológicos distintivos. Esta influencia dependió tanto de la longitud de las secuencias a recordar (nivel de carga en MT) como del tipo del distractor.

Como se había comentado con anterioridad, en la actualidad se acepta la existencia de varios tipos de memoria de trabajo, así como de múltiples fuentes de recursos cognitivos, lo que cuestiona directamente el supuesto de que la carga en memoria de trabajo debe interferir siempre el control cognitivo (de Fockert et al., 2001; Lavie, 2004). En este sentido, cabría distinguir que en nuestro experimento,

los recursos de procesamiento necesarios para sostener mentalmente la secuencia espacial de presentación de los estímulos, no deberían ser los mismos que se necesitan para realizar el reconocimiento facial o emocional de los distractores. Reafirmando lo anterior existen antecedentes de estudios con Resonancia Magnética funcional que demuestran que la percepción facial involucra la activación del área fusiforme facial (FFA; Kanwisher, McDermott y Chun, 1997), mientras que la ejecución de una tarea de memoria visuoespacial activa una amplia red distribuida de áreas cerebrales en la vía visual dorsal que incluyen el giro medial frontal (GMF), el surco frontal superior (SFS) y tejido cortical adyacente (SFS/SFG), así como el surco intraparietal (IPS) probablemente relacionadas con la carga en memoria; mientras que también se activan el giro frontal inferior, la región medial del giro frontal superior, el giro precentral y las regiones superior e inferior de los lóbulos parietales, las áreas occipitales de asociación visual, áreas cinguladas anterior y posterior e ínsula (Carlson, Martinkauppi, Rämä, Salli, Korvenoja y Aronen, 1998) hipotéticamente por la operación visuo-espacial y el mantenimiento en memoria de trabajo, así como la corteza prefrontal dorso-lateral (Pochon et al, 2001) cuando se requiere preparar mentalmente una acción secuencial posterior (en nuestro caso determinar el inverso de la secuencia presentada).

En el caso del reconocimiento de las emociones faciales se han determinado diferentes sustratos según la expresión facial analizada. Mientras la percepción de una cara neutra origina un incremento significativo de la actividad del giro fusiforme, el procesamiento de caras de enojo activa diferencialmente el giro frontal izquierdo medio y superior, así como la corteza cingulada anterior izquierda (Jehna et al., 2011) y putamen derecho (Todd, Evans, Morris, Lewis y Taylor, 2011). Las caras de alegría sin embargo, muestran mayor activación en la amígdala, el giro cingulado anterior (Killgore y Yurgelun-Todd, 2004) y el giro parahipocampal que las de enojo (Todd et al., 2011).

En resumen, nuestros resultados sugieren que la calidad de los estímulos y el tipo de tarea en el que se presentaron determinó la aparición de un efecto aditivo en la activación -estímulo-dependiente- de áreas cerebrales diferentes y por consiguiente, de fuentes no competitivas de recursos cognitivos que en el caso de las caras de alegría, mejoró la ejecución, efecto particularmente visible en condiciones de mayor carga y/o dificultad de la tarea. Park, Kim y Chun (2007) examinaron la interacción entre el control cognitivo y la atención selectiva usando caras como estímulos con distintos niveles de carga en MT y observaron que un aumento en la carga de MT relacionada con el distractor reducía el efecto de interferencia. Esto demuestra que la interacción entre la carga en memoria de trabajo y el procesamiento del distractor podría depender de la medida en la que ambos procesos se superponen en cuanto a las demandas de procesamiento. En nuestro caso, la manipulación experimental de la longitud de las series incidió sobre el mismo tipo de procesamiento con diferentes demandas (alta y baja carga) produciendo un claro efecto de interferencia. Sin embargo, este efecto se atenuó ante la posible concurrencia adicional de recursos cognitivos por el reclutamiento de áreas cerebrales –incluyendo corteza prefrontal- para procesar los rostros con contenido emocional (especialmente las caras alegres).

Finalmente, los cambios tempranos observados en los PREs (P60 y N160) reforzarían las afirmaciones previas, al probablemente reflejar un efecto facilitador temprano sobre la atención selectiva en el caso de P60, así como el efecto de la interacción entre el reclutamiento cognitivo “*top-down*” asociado al contenido emocional facial y la mayor carga en MT para el caso de N160. El presente trabajo demuestra la insolvencia práctica de la teoría (Logie, 1995) que establece una separación funcional plena entre las vías dinámica y estática de procesamiento en memoria de trabajo visuo-espacial, así como la no sustentabilidad de la teoría de carga de Lavie (1995, Lavie y Tsal, 1994). Sin embargo, los resultados parecen apoyar la hipótesis del efecto especializado de la carga en memoria (“*specialized load account*”) propuesto por Park y colaboradores (2007).

## 15. Referencias Bibliográficas

- Adolphs, R. (2002a). Neural systems for recognizing emotion. *Current Opinion in Neurobiology*, 12, 169–178.
- Adolphs, R. (2002b). Recognizing emotion from facial expressions: psychological and neurological mechanisms. *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*, 1, 21-62.
- Adolphs, R., Tranel, D., y Damasio, A. (2003). Dissociable neural systems for recognizing emotions. *Brain and Cognition*, 52, 61–69.
- Allison, T., Ginter, H., McCarthy, G., Nobre, A., Puce, A., Luby, M. y Spencer, D. (1994). Face recognition in human extraestriate cortex. *Journal of Neurophysiology*, 71, 821-825.
- Allport, D. A. (1980). Attention and performance. In G. L. Claxton (Ed.), *Cognitive psychology: New directions* (pp. 112–153). London: Routledge & Kegan Paul.
- Amaral, D., y Price, J. (1984). Amygdalo-cortical projections in the monkey (*Macaca fascicularis*). *Journal of Comparative Neurology*, 230, 465–496.
- Andreassi, J. (2000). *Psychophysiology: Human behavior and physiological response*. New York: Lawrence Erlbaum.
- Atkinson, R., y Shiffrin, R (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. En K. W. Spence (Eds.). *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory* (89-195). New York: Academic Press.
- Axmacher, N., Schmitz, D., Weinreich, I., Elger, C., y Fell, J. (2008). Interaction of working memory and long-term memory in the medial temporal lobe. *Cerebral Cortex*, 18, 2868–2878.
- Baddeley, A., Hitch, G. (1974). Working memory. En: G.H. Bower (Eds.). *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*. (8, 47-89). New York: Academic Press.
- Baddeley, A., y Lieberman, K. (1980). Spatial working memory. En R. S. Nickerson (Eds.). *Attention and performance VIII* (521-539). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Baddeley, A. (1986). *Working memory*. New York: Oxford University Press.
- Baddeley, A. (1992). Working Memory. *Science*, 255, 556-559.
- Baddeley, A., Gathercole, S., y Papagno, C. (1998). The phonological loop as a language learning device. *Psychological Review*, 105, 158–173.
- Baddeley, A. y Logie, R. (1999). Working memory: The multiple-component model. En Miyake A, Shah, P. (Eds.). *Models of Working Memory: Mechanisms of active maintenance and executive control*. (28-61). New York: Cambridge University Press.

- Baddeley, A. (2000). The episodic buffer: A new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 417–423.
- Baddeley, A. (2002). Is Working Memory Still Working? *European Psychologist*, 7, 85-97.
- Baddeley, A. (2003). Working memory: looking back and looking forward. *Nature Reviews, Neuroscience*, 4, 829-837.
- Baddeley, A., Kopelman, M., y Wilson, B. (2004). *The Essential Handbook of Memory Disorders for Clinicians*. New York: John Wiley & Sons.
- Balconi, M., Lucchiari, C. (2005). In the face of emotions: event-related potentials in supraliminal and subliminal facial expression recognition. *Genetic, social and general psychology monographs*, 131, 41-69.
- Balconi, M., Pozzoli, U. (2008). Event-related oscillations (ERO) and event-related potentials (ERP) in emotional face recognition. *International Journal of Neuroscience*, 118, 1412-24.
- Barco, A. (2010). La material de los recuerdos: Circuitos neuronales y cascadas moleculares. *Mente y Cerebro*, 40, 24-33.
- Bentin, S., Allison, T., Puce, A., Perez, E., McCarthy, G. (1996). Electrophysiological studies of face perception in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 8, 551-565.
- Berntson, G., Sarter, M., y Cacioppo, J. (2003). Ascending visceral regulation of cortical affective information processing. *European Journal of Neuroscience*, 18, 2103-2109.
- Best, J. (2002). *Psicología cognoscitiva*. México: Thomson.
- Blagrove, E., Watson, D. (2010). Visual marking and facial affect: can an emotional face be ignored? *Emotion*, 10, 147-68.
- Broadbent, D. (1958). *Perception and communication*. New York: Pergamon.
- Brown, J. (1958). Some tests of the decay theory of immediate memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 10, 12–21.
- Bruce, V., y Young, A. (1986). Understanding face recognition. *British Journal of Psychology*, 77, 305–327.
- Calder, A., y Young, A. (2005). Understanding the recognition of facial identity and facial expression. *Nature Reviews*, 6, 641-650.
- Carlson, S., Martinkauppi, S., Rämä, P., Salli, E., Korvenoja, A., y Aronen, H.J. (1998). Distribution of cortical activation during visuospatial n-back tasks as revealed by functional magnetic resonance imaging. *Cerebral Cortex*, 8, 743-52.
- Cocchi, L., Toepel, U., De Lucia, M., Martuzzi, R., Wood, S., Carter, O., y Murray, M. (2011). Working memory load improves early stages of independent visual processing. *Neuropsychologia*, 49, 92-102.

- Cohen, J., Perlstein, W., Braver, T., Nystrom, L., Jonides, J., Smith, E., y Noll, D. (1997). Temporal dynamics of brain activity during a working memory task. *Nature*, 386, 604–608.
- Cohen, J., Braver, T., y Brown, J. (2002). Computational perspectives on dopamine function in prefrontal cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, 12, 223–229.
- Conway, A., Cowan, N., y Bunting, M. (2001). The cocktail party phenomenon revisited: The importance of working memory capacity. *Psychonomic Bulletin & Review*, 8, 331–335.
- Corominas, M., Roncero, C., y Casas, M. (2009). El sistema dopaminérgico en las adicciones. *Mente y Cerebro*, 35, 78–85.
- Courtney, S. M., Petit, L., Maisog, J. M., Ungerleider, L. G., y Haxby, J. V. (1998). An area specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science*, 279, 1347–1351.
- Courtney, S., Ungerleider, L., Keil, K., y Haxby, J. (1996). Object and spatial visual working memory activate separate neural systems in human cortex. *Cerebral Cortex*, 6, 39–49.
- Courtney, S., Petit, L., Maisog, J., Ungerleider, L., y Haxby, J. (1998). An Area Specialized for spatial working memory in human frontal cortex. *Science*, 279, 1347–1351.
- Cowan, N. (1988). Evolving conceptions of memory storage, selective attention, and their mutual constraints within the human information-processing system. *Psychological Bulletin*, 104, 163–191.
- Cowan, N. (2000). Processing limits of selective attention and working memory. Potential implications for interpreting. *Interpreting*, 5, 117–146.
- Damasio, A. (1985). The frontal lobes .En K. M. Heilman, & E. Valenstein (Eds.), *Clinical neuropsychology* (339–375). New York: Oxford University Press.
- Damasio, A. R. (1999). *The feeling of what happens: Body and emotion in the making of consciousness*. New York: Harcourt Brace
- Damasio, A. (1994). *Descartes' Error: Emotion, Reason, and the Human Brain*. New York: Grosset/Putnam.
- Darling, S., Della Sala, S., Logie, R., Cantagallo, A. (2006) Neuropsychological evidence for separating components of visuo-spatial working memory. *Journal of Neurology*, 253, 176–180.
- Darling, S., Della Sala, S., y Logie, R. (2007). Behavioural evidence for separating components within visuo-spatial working memory. *Cognitive Processing*, 8, 175–181.
- de Fockert, J. W., Rees, G., Frith, C. D., y Lavie, N. (2001). The role of working memory in visual selective attention. *Science*, 291, 1803–1806.

- D'Esposito, M., Aguirre, G., Zarahn, E., Ballard, D., Shin, R., y Lease, J. (1998). Functional MRI studies of spatial and nonspatial working memory. *Cognitive Brain Research*, 7, 1–13.
- Della Sala, S., Gray, C., Baddeley, A., Allamano, N., Wilson, L. (1999). Pattern span: a tool for unwelding visuo-spatial memory. *Neuropsychologia*, 37, 1189–1199.
- Della Sala y Logie, R. (2002). Neuropsychological Impairments of visual and spatial working memory. En Baddeley, A., Kopelman, M., y Wilson, B. (Eds.). *Handbook of Memory Disorders*. (271-292). New York: John Wiley y Sons.
- Delplanque, S., Silvert, L., Pascal, H., Rigoulot, S., y Sequeira, H. (2005). Arousal and valence effects on event-related P3a and P3b during emotional categorization. *International Journal of Psychophysiology*, 6, 1-8.
- Dolan, R. (2002). Emotion, cognition and behavior. *Science*, 298, 1191–1194.
- Eimer, M., y Holmes, A. (2002). An ERP study on the time course of emotional face processing. *Cognitive Neuroscience and Neuropsychology*, 13, 1-5.
- Eimer, M., y Holmes, A. (2006). Event-related brain potential correlates of emotional face processing. *Neuropsychologia*, 45, 15-31.
- Ellis, H., Ashbrook, P. (1988). Resource allocation model of the effects of depressed mood states on memory. En: Fiedler, K., Forgas, J. (Eds.), *Affect, cognition, and social behavior: new evidence and integrative attempts*. (25–43). Hogrefe, Toronto.
- Ellis, H., y Young, A. (1990). Accounting for delusional misidentifications. *British Journal of Psychiatry*, 157, 239–248.
- Frank, M., y O'Reilly, R. (2006). A Mechanistic account of striatal dopamine function in cognition: Psychopharmacological studies with cabergoline and haloperidol. *Behavioral Neuroscience*, 120, 497-517.
- Fuster, J., y Alexander, G. (1971). Neuron activity related to short-term memory. *Science*, 173, 652–654.
- Fuster, J. (1989). *The prefrontal cortex. Anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobe*. New York: Raven Press.
- Fuster, J. (1990). Behavioral electrophysiology of the prefrontal cortex of the primate. *Progress in Brain Research*, 85, 313-323.
- Fuster, J., (1997). *The prefrontal cortex: Anatomy, physiology, and neuropsychology of the frontal lobe* (3rd ed.). New York: Raven Press.
- Gauthier, I., Tarr, M., Moylan, J., Skudlarski, P., Gore, J., y Anderson, A. (2000). The Fusiform “Face Area” is Part of Network that Process Faces at the Individual Level. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12, 495-504
- Goldman-Rakic, P. S. (1987). Circuitry of the frontal association cortex and its relevance to dementia. *Archives of Gerontology and Geriatrics*, 6, 299–309.

- Gonzalez-Garrido, A., Ramos-Loyo, J., Gomez-Velazquez, F., Alvelais, A., y de la Serna Tuya, J. (2007). Visual verbal working memory processing may be interfered by previously seen faces. *International Journal of Psychophysiology*, 65, 41–151.
- González-Garrido, A., Ramos-Loyo, J., López-Franco, A., Gómez-Velázquez, F. (2009). Visual processing in a facial emotional context. An ERP study. *International Journal of Psychophysiology*, 71, 25-30.
- Gray, J., Braver, T., y Raichle, M. (2002). Integration of emotion and cognition in the lateral prefrontal cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 4115–4120.
- Gross, C., Rodman, H., Gochin, P., y Colombo, M. (1993). Inferior temporal cortex as a pattern recognition device. En E. Baum (Eds.), *Proceedings of the 3<sup>rd</sup> NEC conference research symposium, computational learning and cognition*. (44-73). Philadelphia: SIAM.
- Haines, D. (2002). *Principios de Neurociencias*. España: Elsevier Science.
- Han, S. H., y Kim, M.-S. (2004). Visual search does not remain efficient when executive working memory is working. *Psychological Science*, 15, 623–628.
- Haxby, J., Grady, C., Horwitz, B., Salerno, J., Ungerleider, L., Mishkin, M., y Schapiro, M. (1993). Dissociation of object and spatial visual processing pathways in human extrastriate cortex. En B. Gulyas, D. Ottoson, y P. E. Roland (Eds.). *Functional organization of the human visual cortex* (329-340). Oxford: Pergamon Press.
- Haxby, J., Hoffman, E., y Gobbini, I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in Cognitive Science*, 4, 223–233.
- Hebb, D. (1949). *The organization of behavior*. New York: Wiley.
- Hecker, R., y Mapperson, B. (1997). Dissociation of visual and spatial processing in working memory. *Neuropsychologia*, 35, 599–603.
- Hodsoll, S., Viding, E., Lavie, N. (2011). Attentional capture by irrelevant emotional distractor faces. *Emotion*, 11, 346-53.
- Hoffman, E., y Haxby, J. (2000). Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. *Nature Neuroscience*, 3, 80–84.
- Hoffman, J., y Nelson, B. (1981). Spatial selectivity in visual search. *Perception & Psychophysics*, 30, 283-290.
- Holmes, A., Vuilleumier, P., y Eimer, M. (2003). The processing of emotional facial expression is gated by spatial attention: evidence from event-related brain potentials. *Brain Research in Cognition*, 16, 174–184.
- Jacobs, J. (1887). Experiments in “prehension”. *Mind*, 12, 75-79.
- James, W. (1890). *Principles of Psychology*. New York: Holt.

- Jehna, M., Neuper, C., Ischebeck, A., Loitfelder, M., Ropele, S., Langhammer, C., Ebner, F., Fuchs, S., Schmidt, R., Fazekas, F., Enzinger, C. (2011). The functional correlates of face perception and recognition of emotional facial expressions as evidenced by fMRI. *Brain Research*, 1393, 73-83.
- Kahneman, D. (1973). *Attention and Effort*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.
- Kandel, E., Schwartz, J., y Jesell, T. (2000). *Principles of Neural Science*. New York: McGraw-Hill.
- Kanwisher, N., McDermott, J., y Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: A module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *Journal of Neuroscience*, 17, 4302–4311.
- Kensinger, E., y Corkin, S. (2003). Effect of negative emotional content on working memory and long-term memory. *Emotion*, 3, 378-393.
- Keppel, G., y Underwood, B. (1962). Proactive inhibition in short-term retention of single items. *Journal of Experimental Psychology*, 1, 153-161.
- Killgore, W.D., Yurgelun-Todd, D.A. (2004). Activation of the amygdala and anterior cingulate during nonconscious processing of sad versus happy faces. *Neuroimage*, 21, 1215-23.
- Klauer, K., y Zhao, Z. (2004). Double dissociations in visual and spatial short-term memory. *Journal of Experimental Psychology*, 13, 355–381.
- Lane, R., y Schwartz, G. (1987). Levels of emotional awareness: a cognitive-developmental theory and its application to psychopathology. *American Journal of Psychiatry*, 8, 133-143.
- Lane, R. (2000). *Neural Correlates of Conscious Emotional Experience: Cognitive neuroscience of emotion*. Oxford University Press, 8, 345- 365.
- Laroche, S. (2010). Formación y consolidación de los recuerdos. *Mente y Cerebro*, 43, 71-77.
- Lavie, N. (1995). Perceptual load as a necessary condition for selective attention. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 21, 451–468.
- Lavie, N., Hirst, A., de Fockert, J. W., & Viding, E. (2004). Load theory of selective attention and cognitive control. *Journal of Experimental Psychology: General*, 133, 339–354.
- Lavie, N., y Tsal, Y. (1994). Perceptual load as a major determinant of the locus of selection in visual attention. *Perception & Psychophysics*, 56, 183–197.
- LeDoux, J. (1996). *The Emotional Brain. The Mysterious Underpinnings of Emotional Life*. New York: Simon y Schuster.
- LeDoux, J. (1998). *The Emotional Brain. The Mysterious Underpinnings of Emotional Life*. New York: Touchstone.

- LeDoux, J. (2000). Emotion circuits in the brain. *Annual Review of Neuroscience*, 23, 155–184.
- Loftus, G., y Loftus, E. (1976). *Human Memory: The Processing of Information*. Hillsdale, New York: Lawrence Erlbaum Associates.
- Logan, G. (1980). Attention and automaticity in Stroop and priming tasks: Theory and data. *Cognitive Psychology*, 12, 523–553.
- Logan, G. (1988). Toward an Instance Theory of Automatization. *Psychological Review*, 95, 492–527.
- Logie, R. (1986). Visuo-spatial processing in working memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 38A, 229–247.
- Logie, R., Zucco, G., y Badeley, A. (1990). Interference with visual short-term memory. *Acta Psychologica*, 75, 55–74.
- Logie, R., y Marchetti, C. (1991). Visuo-spatial working memory: visual, spatial or central executive? En R.H. Logie & M. Dneis (Eds.). *Mental Images in Human Cognition*. (105–115). Amsterdam: North Holland.
- Logie, R. (1995). *Visuo-spatial working memory*. Hove, UK: Erlbaum.
- Logie, R., Della Sala, S., Laiacina, M., Chalmers, P., y Wynn, V. (1996). Group aggregates and individual reliability: The case of verbal short-term memory. *Memory & Cognition*, 24, 305–321.
- Logie, R., Pearson, D. (1997). The inner eye and the inner scribe of visuo-spatial working memory: Evidence from developmental fractionation. *European Journal of Cognitive Psychology*, 9, 241–257.
- Manzanero, A. (2008). Aspectos básicos de la memoria. En A.L. Manzanero (Eds.). *Psicología del Testimonio* (27–45). Madrid: Ed. Pirámide.
- Maratos, F. (2011). Temporal processing of emotional stimuli: the capture and release of attention by angry faces. *Emotion*, 11, 1242–7.
- McKenna, M., Gutierrez, E., Ungerleider, L., Pessoa, L. (2001). Attention increases selectivity to emotional faces. *Neuroimage*, 13, 443.
- Melton, A. (1963). Implications of Short-Term Memory for a General Theory of Memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 2, 1–21.
- Meneses, S. (2001). Neurofisiología de la atención: potenciales relacionados a eventos. En: V. Alcaraz & E. Gumá (Eds.). *Texto de Neurociencias Cognitivas*. (81–109). México, DF: Manual Moderno.
- Meyer, D. E., y Kieras, D. (1997). A computational theory of executive cognitive processes and multiple-task performance: Part 1. Basic mechanisms. *Psychological Review*, 104, 3–65.

- Miller, G. (1956). The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 63, 81-97.
- Miller, E., Erickson, C., y Desimone, R. (1996). Neural mechanisms of visual working memory in prefrontal cortex of the macaque. *Journal of Neuroscience*, 16, 5154.
- Milner, B., Petrides, M., Smith, M.L. (1985). Frontal lobes and the temporal organization of memory. *Human Neurobiology*, 4, 137-142.
- Milner, B. (1966). Amnesia following operation on the temporal lobes. En C.W.M. Whitty and O.L. Zangwill (Eds.). *Amnesia* (109-133). London: Butterworths.
- Milner, B., Corsi, P., Leonard, G. (1991). Frontal lobe contribution to recency judgments. *Neuropsychologia*, 29, 601-618.
- Mishkin, M., Ungerleider, L., y Macko, K. (1983). Object vision and spatial vision: two cortical pathways. *Trends in Neuroscience*, 6, 414-417.
- Miyake A, Shah, P. (1999). *Models of Working Memory: Mechanisms of active maintenance and executive control*. New York: Cambridge University Press.
- Morgan, H., Klein, C., Boehm, S., Shapiro, K., Linden, D. (2008). Working memory load for faces modulates P300, N170, and N250r. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 20, 989-1002.
- Munk, M., Linden, D., Muckli, L., Lanfermann, H., Zanella, F., Singer, W., y Goebel, R. (2002). Distributed cortical systems in visual short-term memory revealed by event-related functional magnetic resonance imaging. *Cerebral Cortex*, 12, 866-876.
- Murdock, B. (1961). The retention of individual items. *Journal of Experimental Psychology*, 62, 618-625.
- Oh, S. H., & Kim, M.-S. (2004). The role of spatial working memory on visual search. *Psychonomic Bulletin & Review*, 11, 275-281.
- Öhman, A., Soares J. (1994). "Unconscious anxiety": phobic responses to masked stimuli. *Journal Abnorm Psychology*, 103, 231-40.
- Öhman, A., Flykt, A., y Esteves, F. (2001). Emotion drives attention: Detecting the snake in the grass. *Journal of Experimental Psychology: General*, 130, 466-478.
- Öhman, A. (2005). The role of the amygdala in human fear: Automatic detection of threat. *Elsevier, Psychoneuroendocrinology*, 30, 953-958.
- Öhman, A., Carlsson, K., Lundqvist, D., y Ingvar, M. (2007). On the unconscious subcortical origin of human fear. *Elsevier, Physiology and Behavior*, 5, 1-6.
- Olofsson, J., Nordin, S., Sequeira, H., y Polich, J. (2008). Affective picture processing: An integrative review of ERP findings. *Biological Psychology*, 77, 247-265.

- O'Reilly, R., Norman, K., y McClelland, J. (1988). A hippocampal model of recognition memory. En Jordan (Eds.), *Advances in neural information processing systems 10*. Cambridge, MA: MIT Press.
- O'Reilly, R., Braver, T., y Cohen, J. (1997). A Biologically-Based Computational Model of Working Memory. En Miyake A, Shah, P. (Eds.). *Models of Working Memory: Mechanisms of active maintenance and executive control*. (375-411). New York: Cambridge University Press.
- O'Reilly, R., y Frank, M. (2006). Making working memory work: A computational model of learning in the prefrontal cortex and basal ganglia. *Neural Computation*, 18, 283–328.
- Park, S., Kim, M.S., y Chun, M.M. (2007). Concurrent working memory load can facilitate selective attention: evidence for specialized load. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 33, 1062-75.
- Pegna, A., Landis, T., Khateb, A. (2008). Electrophysiological evidence for early non-conscious processing of fearful facial expressions. *International Journal of Psychophysiology*, 70, 127-36.
- Pesciarelli, F., Sarlo, M., Leo, I. (2011). The time course of implicit processing of facial features: an event-related potential study. *Neuropsychologia*, 49, 1154-61.
- Pessoa, L., McKenna, M., Gutierrez, E., y Ungerleider, L. (2002). Neural processing of emotional faces requires attention. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 11458–11463.
- Peterson, L., y Peterson, M. (1959). Short-term retention of individual verbal items. *Journal of Experimental Psychology*, 58, 193–198.
- Petrides, M. (2005). Lateral prefrontal cortex: Architectonic and functional organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 781–795.
- Phillips, M., Young, A., Senior, C., Brammer, M., Andrew, C., Calder, A. (1997). A specific neural substrate for perceiving facial expressions of disgust. *Nature*, 389, 495–498.
- Pochon, J.B., Levy, R., Poline, J.B., Crozier, S., Lehericy, S., Pillon, B., Deweer, B., Le Bihan, D., Dubois, B. (2001). The role of dorsolateral prefrontal cortex in the preparation of forthcoming actions: an fMRI study. *Cerebral Cortex*, 11, 260-6.
- Pourtois, G., Grandjean, D., Sander, D., Vuilleumier, P. (2004). Electrophysiological correlates of rapid spatial orienting towards fearful faces. *Cerebral Cortex*, 14, 619–633.
- Pourtois, G., Thut, G., Grave de Peralta, R., Michel, C., Vuilleumier, P. (2005). Two electrophysiological stages of spatial orienting towards fearful faces: early temporo-parietal activation preceding gain control in extrastriate visual cortex. *Neuroimage*, 26, 149–163.

- Pourtois, G., Schwartz, S., Seghier, M., Lazeyras, F., Vuilleumier, P. (2006). Neural systems for orienting attention to the location of threat signals: an event-related fMRI study. *Neuroimage*, 31, 920–933.
- Puce, A., Allison, T., Gore, J., y McCarthy, G. (1995). Face sensitive regions in human extrastriate cortex studied by functional MRI. *Journal of Neurophysiology*, 74, 1192-1199.
- Quinn, J., y McConnell, J. (1996). Irrelevant pictures in visual working memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 49A, 200-215.
- Quintana, J., y Fuster, J. (1999). From Perception to Action: Temporal Integrative Functions of Prefrontal and Parietal Neurons. *Cerebral Cortex*, 9, 213-221.
- Repovs, G., Baddeley, A. (2006). The Multi-component model of working memory: explorations in experimental cognitive psychology. *Neuroscience*, 139, 5-21.
- Rissman, J., Gazzaley, A., D'Esposito, M. (2008). Dynamic adjustments in prefrontal, hippocampal, and inferior temporal interactions with increasing visual working memory load. *Cerebral Cortex*, 18, 1618–1629.
- Rousselet, G., Gaspar, C., Wieczorek, K., Pernet, C. (2011). Modeling single-trial ERP reveals modulation of bottom-up face visual processing by top-down task constraints (in some subjects). *Frontiers in Psychology*, 2, 137.
- Ruchkin, D., Grafman, J., Cameron, K. y Berndt, R. (2003). Working memory retention systems: A state of activated long-term memory. *Behavioral and Brain Sciences*, 26, 709-777.
- Rugg, M., y Coles, M., (1995). *Electrophysiology of Mind: Event-Related Brain Potentials and Cognition*. New York: Oxford University Press.
- Ruiz-Vargas, J. (1991). Psicología de la memoria. *Alianza psicología*, 35, 300-306.
- Rutman, A., Clapp, W., Chadick, J., Gazzaley, A. (2010). Early top-down control of visual processing predicts working memory performance. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 22, 1224-34.
- Schupp, H., Flaisch, T., Stockburger, J., y Junghöfer, M. (2006). Emotion and attention: event-related brain potential studies. *Amsterdam, Elsevier*, 156, 31-51.
- Sergent, J. (1984). An investigation into component and configural processes underlying face recognition. *British Journal of Psychology*, 75, 221-242.
- Sergent, J., Ohta, S., y MacDonald, B. (1992). Functional neuroanatomy of face and object processing: a positron emission tomography study. *Brain*, 115, 15-36.
- Shallice, T., y Warrington, E. (1970). Independent functioning of verbal memory stores: A neuropsychological study. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 22, 261–273.

- Shen, L., Hu, X., Yacoub, E., y Uguibil, K. (1999). Neural correlates of visual form and visual spatial processing. *Human Brain Mapping*, 8, 60-71.
- Smyth, M. y Pendleton, R. (1989). Working memory for movements. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 41A, 235-250.
- Stern, C., Owen, A., Tracey, I., Look, R., Rosen, B., y Petrides, M. (2000). Activity in ventrolateral and mid-dorsolateral prefrontal cortex during nonspatial visual working memory processing: Evidence from functional magnetic resonance imaging. *Neuroimage*, 11, 392–399.
- Todd, R.M., Evans, J.W., Morris, D., Lewis, M.D., y Taylor, M.J. (2011). The changing face of emotion: age-related patterns of amygdala activation to salient faces. *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 6, 12–23.
- Todd, J., y Marois, R. (2004). Capacity limit of visual short-term memory in human posterior parietal cortex. *Nature*, 428, 751–754.
- Treisman, A., y Gelade, G. (1980). A feature-integration theory of attention. *Cognitive Psychology*, 12, 97-136.
- Treisman, A., Kahneman, D., Burkell, J. (1983). Perceptual objects and the cost of filtering. *Percept & Psychophysics*, 33, 527-532.
- Tresch, M., Sinnamon, H., y Seamon, J. (1993). Double dissociation of spatial and object visual memory: evidence from selective interference in intact human subjects. *Neuropsychologia*, 31, 211–219.
- Ungerleider, L. y Mishkin, M. (1982). Two cortical visual systems. En D. J. Ingle, M. a. Goodale y R. J. W. Mansfield (Eds.), *Analysis of visual behavior*. Cambridge: MIT.
- Vilayanur, S., Ramachandran., y Rogers-Ramachandran. (2010). Un mundo a medias. *Mente y Cerebro*, 43, 8-11.
- Vuilleumier, P., Armony, J. L., Driver, J. y Dolan, R. J. (2001). Effects of attention and emotion on face processing in the human brain: An event-related fMRI study. *Neuron*, 30, 829–841.
- Vuilleumier, P., Armony, J. y Dolan, R. (2003). Reciprocal links between Emotion and Attention. En R.S.J. Frackowiak et al. (Ed.). *Human Brain Function* (pp. 419-444). San Diego: Academic Press.
- Vuilleumier, P, y Pourtois, G. (2007). Distributed and interactive brain mechanisms during emotion face perception: evidence from functional neuroimaging. Elsevier, *Neuropsychologia*, 45, 174-194.
- Wager, T. D., y Smith, E. E. (2003). Neuroimaging and working memory: A meta-analysis. *Cognitive, Affective, and Behavioral Neuroscience*, 3, 255–274.

- Whalen, P., Shin, L., McInerney, S., Fischer, H., Wright, C. y Rauch, S. (2001). A functional MRI study of human amygdale responses to facial expressions of fear versus anger. *Emotion*, 1, 70– 83.
- Wilson, J., Wiedmann, K., Hadley, D., y Brooks, D. (1989). The relationship between visual memory function and lesion detected by magnetic resonance imaging after closed head injury. *Neuropsychology*, 3, 255-265.
- Wilson, F., Scaidhe, S., y Goldman-Rakic, P. (1993). Dissociation of object and spatial processing domains in primate prefrontal cortex. *Science*, 260, 1955–1957.
- Woodman, G. F., y Luck, S. J. (2004). Visual search is slowed when visuospatial working memory is occupied. *Psychonomic Bulletin & Review*, 11, 269–274.
- Woodman, G. F., Vogel, E. K., y Luck, S. J. (2001). Visual search remains efficient when visual working memory is full. *Psychological Science*, 12, 219–224.
- Wronka, E., Walentowska, W. (2011). Attention modulates emotional expression processing. *Psychophysiology*, 48, 1047-56.
- Zani, A., y Proverbio, A. (2003). *The Cognitive Electrophysiology of Mind and Brain*. USA: Academic Press.

