

# Introducció als models i a les bases neurobiològiques del llenguatge i la memòria

José Barroso Ribal  
Arantxa García Jiménez  
Antonieta Nieto Barco

P06/10045/02308



# Índex

<b>1. El llenguatge: des de la descripció de Broca fins</b>	
<b>l'actualitat</b> .....	5
1.1. L'aportació de Paul Broca .....	5
1.2. El connexionisme clàssic .....	6
1.3. Les alternatives no localitzacionistes .....	9
1.4. Ressorgiment dels models connexionistes: Norman Geschwind .....	10
1.5. Formulacions actuals .....	13
1.5.1. Model de Marsel Mesulam (1990) .....	15
<b>2. Llenguatge i asimetries hemisfèriques</b> .....	19
2.1. Acostaments a l'estudi de l'asimetria cerebral .....	19
2.2. Dominància cerebral .....	23
2.3. Asimetries anatòmiques .....	24
2.4. Hemisferi esquerre i llenguatge .....	25
2.5. Hemisferi dret i llenguatge .....	28
<b>3. Hipòtesi entorn dels circuits de memòria</b> .....	30
3.1. Introducció .....	30
3.2. Memòria a llarg termini: mecanismes cerebrals implicats .....	30
3.2.1. Memòria declarativa i lòbul temporal medial .....	30
3.2.2. Memòria procedimental i multiplicitat de sistemes cerebrals .....	35
3.3. Memòria a curt termini: mecanismes cerebrals implicats .....	41
3.3.1. Memòria de treball i lòbul prefrontal .....	41
<b>4. Conceptualització i dicotomies en la distinció dels   tipus de memòria</b> .....	44
4.1. Generalitats .....	44
4.2. Principals tipus de memòria .....	44
4.2.1. Memòria a curt termini .....	44
4.2.2. Memòria a llarg termini .....	47
<b>Activitats</b> .....	51
<b>Solucionari</b> .....	53
<b>Bibliografia</b> .....	54



# 1. El llenguatge: des de la descripció de Broca fins l'actualitat

## 1.1. L'aportació de Paul Broca

L'observació que el cervell i el llenguatge estan relacionats és considerablement antiga. Ja en el corpus hipocràtic (384–322 aC) trobem referències a alteracions de la parla com a conseqüència del mal cerebral. Però la primera aportació científica que vinculava cervell i llenguatge la va fer a mitjan segle XIX un metge i antropòleg francès: Paul Broca.

Broca va examinar a Leborgne, un pacient de 51 anys, amb motiu d'una extensa gangrena en la seva cama dreta. Quan Broca l'examinà, la seva parla es limitava a una expressió: "tan", que solia repetir dues vegades, encara que semblava comprendre el que se li deia. Davant qualsevol pregunta que se li fes, responia *tan, tan*, acompanyant aquesta resposta amb gestos de la seva mà esquerra. De fet, a la Bicêtre, la institució en què estava ingressat, se'l coneixia pel nom de *Tan*. Broca va estudiar la seva història i va recopilar la informació disponible.

Leborgne havia estat ingressat als 30 anys a conseqüència de la pèrdua de la parla. Es desconeixia com s'havia produït aquesta pèrdua. Quan el van ingressar semblava sa i conservava la seva capacitat intel·lectual. La seva comprensió aparentment estava intacta i aconseguia fer-se entendre mitjançant gestos. Al cap d'uns deu anys, va aparèixer una paràlisi dreta que li va afectar inicialment el braç i es va estendre posteriorment a l'extremitat inferior. En el moment en què Broca examinà a Leborgne, vint-i-un anys després d'haver-lo ingressat, podia respondre a ordres motores simples amb els seus membres esquerres. Era difícil valorar la seva capacitat intel·lectual, però semblava entendre la majoria de les preguntes que se li plantejaven i responia correctament mitjançant gestos, fet pel qual la seva comprensió va ser considerada com a normal. Leborgne va morir només uns dies després i el seu cervell va ser traslladat a la Societat d'Antropologia.

L'examen *post mortem* de Leborgne va revelar un extens mal cerebral, a causa d'una infecció crònica, que afectava el crani, meninges i gran part de l'hemisferi esquerre. Broca va analitzar la lesió intentant establir quin n'era l'origen i la seva progressió, i relacionant aquestes dades amb l'evolució clínica. Arribà a la conclusió que la lesió original ocupava el "peu" de la tercera circumvolució frontal esquerra. Aquesta lesió era la responsable de la pèrdua de parla que va patir inicialment el pacient. Posteriorment la lesió va avançar, ocasionant la paràlisi dreta.

### Contingut complementari

A <http://psychclassics.yorku.ca/Broca/aphemie.htm> podreu llegir la presentació que va fer Broca de les seves descobertes a la Société Anatomique de Paris, el 1861.

A partir de les dades reunides després de l'estudi de Leborgne, Broca proposa que la facultat **per a articular el llenguatge**, estaria localitzada a **la tercera circumvolució frontal esquerra**, àrea que és coneguda des de llavors com a **àrea de Broca**. La seva lesió va resultar ser el que va denominar **afèmia**, encara que posteriorment s'ha adoptat el terme **afàsia**, fins i tot per a referir-se a la seva aportació: **afàsia de Broca**.

Aquest treball, presentat poc després de la mort de Leborgne, es pot considerar el primer article científic sobre la relació cervell–llenguatge. Per primera vegada les conclusions es recolzen en l'historial d'un cas estudiat clínicament i anatòmicament, destacant els esforços per a aportar evidències de la localització de la lesió causant de la pèrdua de la parla. Broca publica alguns casos més d'alteracions en la parla amb lesions en l'hemisferi esquerre; en tots, excepte en un, la lesió incloïa la tercera circumvolució frontal. El 1865 publica un segon escrit de transcendència, en el qual se centra l'atenció sobre el fet que les lesions que alteraven la parla fossin esquerres, i estableix que, per a les persones dretanes, l'hemisferi esquerre era el responsable de la parla.

## 1.2. El connexionisme clàssic

Després dels treballs de Broca, l'estudi de la relació cervell–llenguatge va experimentar un fort impuls. La forma de conducta queda reflectida en el subtítol de l'obra de Carl Wernicke sobre l'afàsia *El complex simptomàtic de l'afàsia: Un estudi psicològic sobre una base anatòmica*, que es va publicar el 1874. Aquesta obra es pot considerar com la presentació de la primera teoria neuropsicològica del llenguatge.

Wernicke tenia només 26 anys quan publicà la seva obra. Havia participat com a cirurgià en la guerra francoprussiana i en aquells moments era assistent a l'Institut de Psiquiatria de la Universitat de Breslau. Mentre era assistent de psiquiatria, va treballar durant sis mesos amb Theodor Meynert, un neuroanatomista especialment interessat en les funcions i l'anatomia dels sistemes de fibres d'associació i projecció.

Segons el model connexionista presentat per Wernicke, el llenguatge és el producte de l'activitat d'una sèrie de centres (àrees corticals) i dels sistemes de connexions (fascicles d'associació) entre aquests centres.

En la seva primera obra Wernicke presenta diversos casos d'alteracions del llenguatge, a partir dels quals desenvolupa el seu model i descriu dos noves síndromes afàsiques. Dos dels seus pacients presentaven una alteració considerable de la comprensió. A més, tenien dificultats en la parla, encara que el trastorn expressiu era diferent del que havia assenyalat Broca. Sense arribar a l'extrem de Leborgne, que només repetia un monosíl·lab, els pacients amb

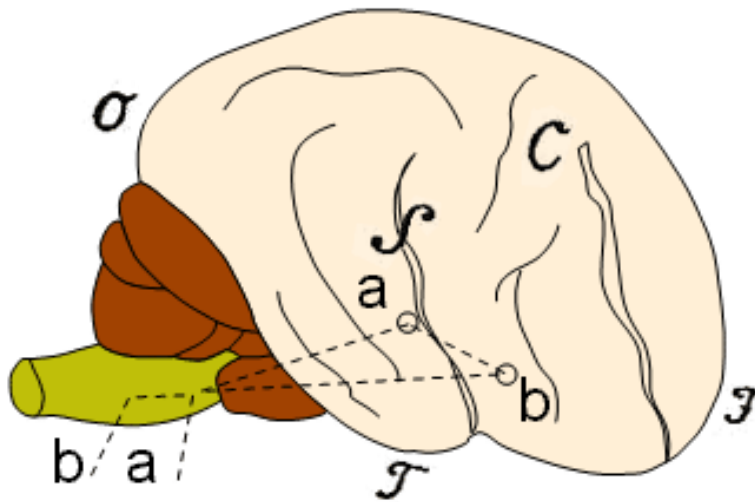
lesions anteriors que havien estat estudiats fins al moment tenien un parla reduïda, esforçada i poc fluida. Els pacients descrits per Wernicke, per contra, parlaven amb fluïdesa, mantenien patrons d'entonació, però cometien errors en la parla: substituïen unes paraules per unes altres, amb semblança en la seva forma fònica o amb alguna relació semàntica. A vegades les paraules no guardaven cap similitud amb la suposada paraula real, o, fins i tot, eren paraules inexistents. La parla, encara que correctament articulada, podia mancar de sentit per a l'oïdor.

L'estudi *post mortem* d'un d'aquests pacients va mostrar una lesió en la primera circumvolució superior temporal esquerra, estenent-se cap al lòbul parietal. Va suggerir que l'àrea lesionada constituïa un centre per a "les imatges auditives de les paraules". Aquest centre, conegut des d'aleshores com l'àrea **de Wernicke**, era necessari per a comprendre el llenguatge oral. La seva lesió produiria el que va denominar **afàsia sensorial**, caracteritzada per una alteració en la comprensió i coneguda des d'aleshores com a **afàsia de Wernicke**.

El mateix examen d'autòpsia va dur Wernicke a descartar que els trastorns expressius que apareixien en els seus pacients es deguessin a una segona lesió en l'àrea de Broca. Els dèficits detectats, va concloure, es devien a aquest efecte de la mateixa lesió posterior sobre la parla. Va proposar que el llenguatge expressiu necessitava activar les imatges auditives de les paraules en el gir temporal superior, les quals són enviades al centre de les "imatges motores" en el lòbul frontal. Aquest centre, responent conjuntament a l'influx del pensament que s'ha d'expressar i a l'influx de les representacions auditives, activaria les imatges motores per a engegar la musculatura oral.

Per a Wernicke, per tant, el llenguatge oral implicava la interacció entre dos centres cerebrals, produint-se un flux d'activació des del posterior a l'anterior. L'activació es transmet per mitjà d'un sistema de fibres des del gir temporal superior a l'àrea de Broca. Aquestes fibres d'associació van ser identificades posteriorment com a **fascicle arquejat**.

### Primer diagrama de Wernicke



Es representen els centres i connexions que formen el substrat del llenguatge oral. Les àrees de Wernicke (a) i de Broca (b) estan assenyalades en els lòbuls temporal i frontal corresponents. S'assenyala també la via auditiva –aferent i motora–eferent, i també la connexió posterior–anterior. Observeu que Wernicke va fer la seva representació sobre l'hemisferi dret.

La contribució següent de Wernicke va ser la descripció i fonamentació d'un tercer tipus d'afàsia, l'afàsia **de conducció**, causada per la lesió del fascicle arquejat. La lesió d'aquestes fibres no altera la comprensió, però "les imatges auditives de les paraules no poden exercir la seva important influència en la selecció correcta de les representacions motores". Així, la producció de la parla espontània estarà alterada, encara que els centres de les representacions motores de les paraules estiguin també intactes, i hi apareguin "substitucions de paraules". Wernicke no va definir explícitament aquestes substitucions de paraules, però els seus comentaris indiquen que es tracta del que coneixem com a parafàsies semàntiques i formals. En les últimes revisions del seu tractat, el 1906, va assenyalar la presència d'un altre símptoma produït per la lesió d'aquestes fibres d'associació, consistent en una alteració en la repetició.

En resum, **Wernicke va proposar:**

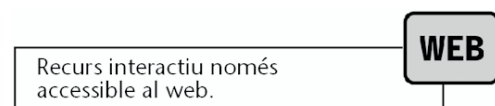
- Un model connexionista del llenguatge.
- Un centre per a les "imatges auditives de les paraules" en el gir temporal superior esquerre: *àrea de Wernicke*; la seva lesió: afàsia sensorial, posteriorment, afàsia de Wernicke.
- Un sistema de fibres de connexió: Gir Temporal Superior → Àrea de Broca (fascicle arquejat); la seva lesió: afàsia de conducció.



El model inicial de Wernicke el va desenvolupar Ludwig Lichtheim (1885), introduint-hi algunes modificacions, gran part assumides posteriorment per Wernicke mateix. De fet, en molts casos es parla del "model Wernicke–Lichtheim", encara que aquests autors mai no van elaborar conjuntament un model.

Una modificació important va ser la introducció d'un "centre dels conceptes d'objectes", una àrea on "s'elaboren els conceptes", per a la qual no s'assenyala localització, i que estaria connectada amb l'àrea de Broca i l'àrea de Wernicke. Amb aquesta modificació, el model es va fer més complex i permetia la predicció de més tipus d'afàsia. En els anys següents Jules Dejerine, rebutja l'existència d'aquest centre, i incorpora un centre vital per a la lectoescriptura, una zona visual-verbal, localitzada en el gir angular.

#### **Model de Wernicke–Lichtheim incorporant el centre dels conceptes. Model del llenguatge oral i les seves alteracions**



#### **Activitat**

Elaboreu un quadre resum en què es recullin els centres i les vies d'associació que s'havien proposat fins aquest moment, l'autor que ho va proposar i/o ho va incloure en la seva proposta, i la seva funció.

### **1.3. Les alternatives no localitzacionistes**

La reacció hol·lista o antilocalitzacionista enfront dels models associacionistes no es va fer esperar: va començar poc després dels primers models connexionistes i va continuar fins ben entrat el segle XX.

Pierre Marie (1906) va afirmar que la classificació de les afàsies en subtipus era un error. Propugnava que hi havia un únic tipus d'afàsia, l'afàsia de Wernicke, que consistiria en una alteració de la capacitat de comprensió del llenguatge a causa d'un trastorn general de la intel·ligència. No sempre aquest trastorn en la comprensió és evident en els afàsics, pel que va proposar que s'usessin tests relativament complexos per a posar-los de manifest. Les dificultats articulatòries de l'anomenada afàsia de Broca serien només una disàrtria que coexisteix amb la veritable afàsia. Va mantenir un enfrontament espectacular amb Jules Déjerine, sobre els perfils de l'afectació del llenguatge en diversos casos clínics, i també sobre neuroanatomia i la localització de les lesions en els casos diagnosticats com a afàsia de Broca.

Henry Head (1926) va atacar durament els sarcàsticament anomenats "fabricants de diagrames" i a la tradició anatòmica–connexionista. Introdueix un gran rigor en l'examen dels trastorns del llenguatge, proposant una taxonomia purament psicològica. Classifica les afàsies en quatre tipus, cadascun d'ells considerat com una manifestació de la disrupció de la capacitat simbòlica.

Per a Kurt Goldstein (1948), les lesions cerebrals alteren la capacitat per a adoptar l'"actitud abstracta", també anomenada "categòrica" o "conceptual".

No resulta fàcil definir què entén Goldstein per actitud abstracta, però potser en puguem captar el significat a partir d'un exemple proposat per ell mateix: Si en entrar en una habitació a les fosques, decidim no prémer l'interruptor del llum, perquè en fer-ho podríem despertar algú que dormís a l'habitació, adoptem una actitud abstracta. No hem actuat dirigits per les impressions sensorials immediates, sinó que hem considerat la situació conceptualment i des d'aquest punt de vista conceptual dirigim les nostres accions.

La incapacitat dels pacients per a assumir aquesta actitud abstracta és central per a explicar els trastorns afàsics. Goldstein concep les distintes alteracions afàsiques com el resultat d'una incapacitat del pacient per a adoptar una actitud abstracta pel que fa a un component determinat del llenguatge o al seu ús.

Pierre Marie, Henry Head i Kurt Goldstein, encara que facin propostes diferents, comparteixen l'intent d'explicar els diferents tipus d'afàsies com el resultat de l'alteració d'un factor únic (la intel·ligència, la capacitat simbòlica, l'actitud abstracta), no com el resultat de l'alteració de diferents centres o sistemes de connexions.

Les seves propostes no van tenir una acceptació generalitzada, ja que resulta difícil assumir que trastorns tan generals puguin explicar els dèficits específics observats en els distints pacients afàsics. Curiosament les taxonomies que proposen no difereixen significativament de les sorgides dels models associacionistes, i intenten integrar els seus resultats amb les dades disponibles sobre les localitzacions cerebrals de les lesions.

#### **1.4. Ressorgiment dels models connexionistes: Norman Geschwind**

Les teories connexionistes van perdre crèdit durant un temps, però van ressorgir amb força passada la meitat del segle XX, amb els treballs de Norman Geschwind. Aquest autor va presentar el 1965 un article, "Síndromes de desconexió en animals i en l'home", en una revista important especialitzada en neurociència, en la qual analitza un conjunt de síndromes clíniques interpretant-les com a síndromes de desconexió; és a dir, com el resultat de la interrupció de determinats circuits cerebrals. Per a això, parteix d'un curós estudi anatòmic de les connexions entre àrees corticals, entre estructures sub-

corticals i connexions cortico–subcorticals. Aquest tipus d'anàlisi, el va aplicar també als processos lingüístics, reelaborant les propostes clàssiques amb noves evidències clíniques i anatòmiques.

### Bibliografia recomanada

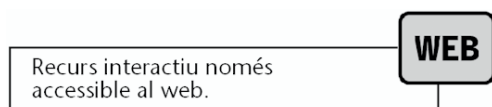
Podeu llegir la traducció al castellà d'una publicació del 1972 de Norman Geschwind, *El llenguatge i el cervell*, en la qual es desenvolupen els principals punts del seu model a:

R. F. Tompson (Ed.) (1979). *Psicologia Fisiològica, Seleccions de Scientific American*. Madrid: Blume.

Vegem el seu model sobre els mecanismes neurals del llenguatge. En aquest model assumeix la participació dels centres clàssics:

- L'àrea de Broca, localitzada en la tercera circumvolució frontal esquerra (àrea 44 de Brodmann), conté les regles per les quals el llenguatge pot codificar-se com a articulació, els programes motors per a coordinar els moviments de la musculatura implicada en el parla.

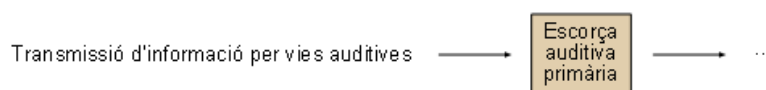
### Model de Geschwind



Es representen les àrees principals relacionades amb el llenguatge i el sistema de connexions entre la regió posterior i l'anterior.

### Activitat

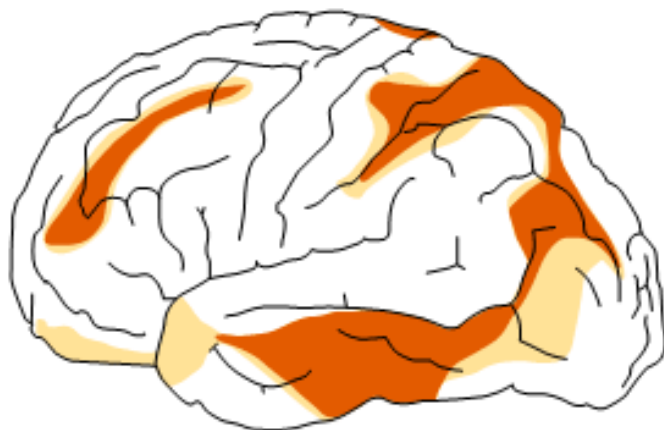
Imagineu que una persona escolta unes paraules i ha de repetir-les en veu alta. Feu un diagrama en el qual es representi la seqüència d'esdeveniments necessaris, assenyalant les àrees i connexions que hi estan implicades, perquè això sigui possible seguint el model de Geschwind. Per exemple:



- L'àrea de Wernicke (zona posterior de l'àrea 22 esquerra de Brodmann), està involucrada en el reconeixement dels patrons del llenguatge escoltat, contindria els models o formes auditives de les paraules. És la regió clau en els processos de comprensió del llenguatge.
- El fascicle arquejat connecta ambdues zones, de manera que els models auditius puguin transmetre's des de l'àrea posterior a l'àrea anterior.
- El gir angular (àrea 39 esquerra de Brodmann), zona de passada entre la regió visual i l'auditiva, que participa en la transformació del model visual d'una paraula en el seu model auditiu.

La classificació de les afàsies que proposa Geschwind és pràcticament idèntica a la proposada per Wernicke i Lichteim. A més, reprèn la idea de les afàsies transcorticals, amb motiu de l'estudi clínic i anatomopatològic d'una pacient. Es tractava d'una dona estudiada durant 9 anys, després d'haver patit un envenenament per monòxid de carboni. Era incapaç de parlar espontàniament i no comprenia el llenguatge. De manera sorprenent, es va mostrar capaç de repetir, amb una articulació correcta, les paraules o frases que se li deien. L'examen *post mortem* va revelar una lesió cortical i de substància blanca que aïllava les zones del llenguatge de la resta de l'escorça. Les àrees perisilvianes estaven, per contra, intactes: les àrees de Broca i Wernicke, i també les vies auditives i motores no n'havien estat afectades.

### Representació de lesió en "aïllament del llenguatge"



Font: Geschwind (1979), pàg. 534

Representació de les zones danyades al cervell de la pacient estudiada per Geschwind i col·laboradors que va experimentar "aïllament de les zones del llenguatge". Les lesions corticals i de substància blanca envoltaven les zones perisilvianes.

Per a Geschwind, els dèficits observats es devien al fet que s'havia produït un aïllament de la zona del llenguatge: les connexions internes estaven intactes, raó per la qual la repetició es conservava, però les paraules no podien provocar associacions en altres regions corticals i aquestes regions no tenien accés a les àrees del llenguatge (Geschwind, Levitsky, 1968).

La influència dels treballs de Geschwind és innegable. Va organitzar el Centre d'Investigació de l'Àfàsia, al **Boston Veterans Administration Hospital**, i va promoure l'estudi clínic-anatòmic dels trastorns del llenguatge. La classificació que va fer al costat de Benson, el 1971, modificada només lleugerament després, continua sent avui un punt de referència en l'estudi dels trastorns del llenguatge.

## 1.5. Formulacions actuals

Des de les aportacions de Geschwind s'ha produït un avanç considerable en la comprensió dels components del llenguatge com a procés cognitiu i en la comprensió del seu substrat neural.

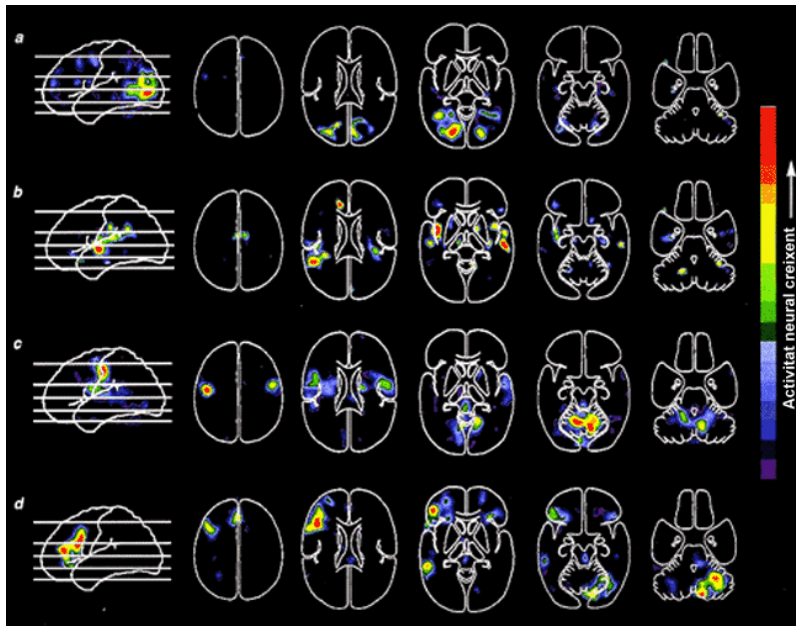
L'estudi lesional dels subjectes amb trastorns del llenguatge continua constituint actualment una font de dades important. Presos en el seu conjunt, els estudis amb TAC o RM han confirmat, en línies generals, les propostes clàssiques, però les noves dades enriqueixen, matisen i, de vegades, modifiquen les concepcions antigues.

Un dels exemples més clars el constitueix les evidències entorn de l'afàsia de Broca. S'ha observat que perquè es produeixi una afàsia de Broca permanent, les lesions han d'estendre's més enllà de l'àrea de Broca, mentre que les lesions circumscrites a aquesta àrea produeixen un mutisme inicial i una evolució posterior cap a un parla dificultosa però sense alteració lingüística significativa. S'han diferenciat, fins i tot, distints perfils després d'un minuciós estudi de la localització de petites lesions en l'opercle frontal esquerre (Alexander et al., 1990).

Altres acostaments contribueixen també de manera important a l'enteniment del substrat cerebral del llenguatge. Destaquen les aportacions que fan els estudis amb tècniques funcionals metabòliques. Així, a les dades anatòmiques subministrades per la TAC o l'RM, s'hi ha unit la possibilitat de registrar l'activitat cerebral en relació amb el llenguatge.

Els estudis amb tomografia per emissió de positrons (TEP) són els que més dades han aportat, alguns aparentment contradictoris amb les propostes clàssiques. En alguns dels primers treballs, com els fets pel grup de Petersen, Posner, Raichle i col·laboradors, va resultar sorprenent que la lectura de paraules en veu alta no produís activitat específica en les àrees anteriors esquerreres (àrea de Broca) ni activació en la regió temporoparietal. Altres grups d'investigació, per contra, han obtingut evidències de la participació de la regió posterior del gir temporal superior en lectura, tasques de comprensió auditiva i en tasques semàntiques (Wise et al., 1991; Démonet et al., 1994).

## TEP

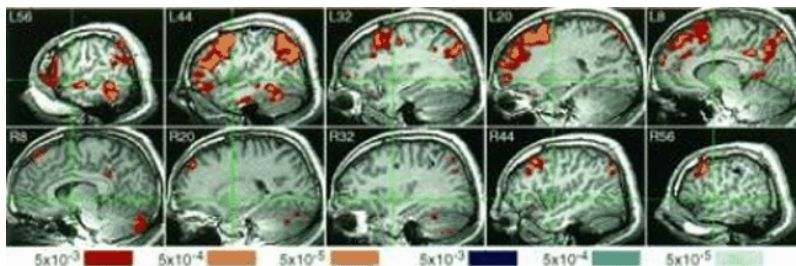


Font: Raichle (1994).

Exploració amb TEP i activitat lingüística: es registra l'activitat cerebral mentre els subjectes duen a terme unes tasques determinades. Es compara l'activitat registrada en les diferents tasques, per a deduir quina és específica a cadascuna d'elles. A (a) s'observa l'activitat occipital que es produeix quan es veuen noms de manera passiva; a (b) s'observa l'activitat temporal que es registra quan s'escolten noms; a (c) es registra activitat relacionada amb la producció de la parla i a (d) l'activitat provocada per la generació de verbs en els lòbuls frontals i temporals.

Els treballs amb RMF són més recents, i encara queden qüestions de procediment a resoldre per a utilitzar-los en l'estudi de processos cognitius complexos. A pesar d'això, s'ha avançat ja en el seu ús per a determinar la dominància cerebral per al llenguatge. Pel que es refereix a l'aprofundiment en els circuits cerebrals per al llenguatge, el grup de Binder, ha obtingut dades similars a les comentades estudiant l'activació cerebral en tasques semàntiques. L'activació estava fortament lateralitzada a l'hemisferi esquerre en la regió frontotemporo-parietal, però s'estenia més enllà de les àrees de Wernicke o de Broca (Binder et al., 1997).

## RMF



Font: Binder et al. (1997).

Identificació d'àrees lingüístiques mitjançant RMF en un subjecte de 26 anys: àrees que es van activar per la tasca de decisió semàntica en major mesura que per la tasca control de discriminació de tons. S'observa una àmplia activitat de l'hemisferi esquerre, que inclou els girs temporals superior, mitjà i inferior, el gir fusiforme, el gir angular, regions

prefrontals laterals i medials, i una regió periesplènica. Es va observar també activació en el cerebel dret.

En general, a mesura que s'han perfeccionat els procediments, i s'han reunit més evidències, les dades obtingudes amb tècniques funcionals mostren la participació en el llenguatge de les àrees recollides en els models clàssics, però també han posat de manifest que és necessari revisar aquests models per a reformular alguns conceptes, i també per a donar cabuda a altres àrees i sistemes neurals.

A partir de les evidències obtingudes en els estudis lesionals i les obtingudes en els acostaments funcionals, s'han formulat algunes propostes noves sobre l'organització cerebral del llenguatge.

Aquestes noves propostes consideren que llenguatge no està sustentat per uns pocs centres cerebrals. El llenguatge seria el resultat de l'activitat sincronitzada d'àmplies xarxes neuronals, xarxes constituïdes per diverses regions corticals i subcorticals i per nombroses vies que interconnecten aquestes regions de manera recíproca.

### 1.5.1. Model de Marsel Mesulam (1990)

Per a Marsel Mesulam el llenguatge, igual que altres funcions complexes, dependria d'una xarxa neural a gran escala composta, al seu torn, per xarxes locals separades i interconnectades.

En aquesta xarxa hi ha dos nuclis anatòmics, l'àrea de Wernicke i l'àrea de Broca, però els complexos aspectes del llenguatge requereixen la interacció entre aquestes regions nodals i altres regions cerebrals. Les dues regions claus, per a les quals manquem d'una clara delimitació anatòmica, les defineix àmpliament, incloent-hi zones adjacents:

- L'àrea de Wernicke, a més del terç posterior del gir temporal superior, inclouria les parts adjacents de les àrees heteromodals 37, 39 i 40. Constitueix el pol semàntic-lèxic de la xarxa.
- L'àrea de Broca, definida com la regió la lesió de la qual produeix afàsia de Broca, inclouria, a més de l'àrea 44, les zones adjacents premotores (44 i 6) i escorça heteromodal prefrontal (45, 47). Constitueix el pol sintàctic-articulatori de la xarxa.

L'àrea de Wernicke no seria un magatzem de paraules sinó un punt d'accés per a accedir a una matriu distribuïda i multidimensional, el lèxic, que contindria la informació sobre la relació so–paraula–significat. L'àrea de Broca constitueix un nòdul per a la transformació de les representacions neurals de les paraules en les seqüències articulatòries corresponents. El paper de l'àrea de Broca no es

limitaria a la seqüenciació dels fonemes, morfemes i infleccions en les paraules, sinó que també actuaria seqüenciant les paraules en frases. Estaria vinculada amb el fet que aquestes paraules s'ordenin i pronuncïin en la manera més apropiada per al seu significat.

Segons Mesulam, tant un àrea com l'altra tenen components expressius i receptius. Així, per exemple, les lesions en l'àrea de Broca no solament comporten trastorns en la producció sinó que també apareixen dificultats en la comprensió de frases en les quals el significat sigui molt dependent prop de les paraules i de les preposicions. De manera similar, les lesions en l'àrea de Wernicke produeixen dèficits expressius com la substitució d'una paraula per una altra (parafàsies semàntiques) o un ús incorrecte de les paraules funció.

En resum, segons la proposta de Mesulam, en parlar de la representació cerebral del llenguatge les dicotomies expressió/recepció, motor/sensorial, sintaxi/semàntica, han d'entendre's com a conceptes relatius, més que absoluts.

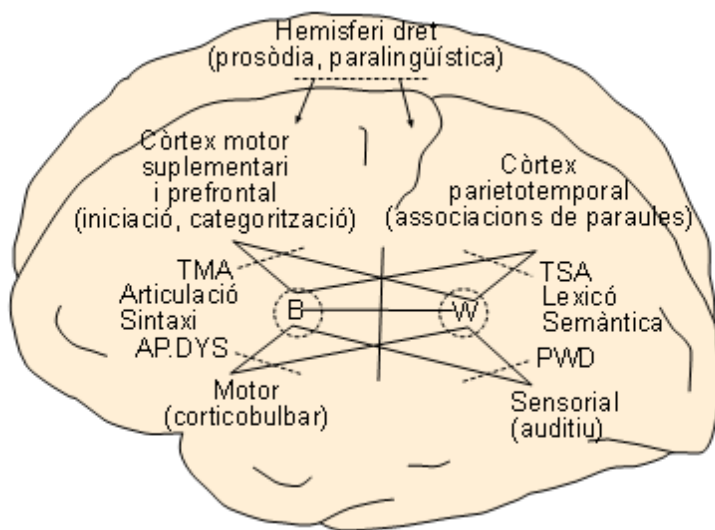
En la formulació de Mesulam s'inclouen, també, com a àrees i vies de la xarxa neural per al llenguatge:

- a) l'àrea motora suplementària, el còrtex prefrontal heteromodal i les seves connexions amb la resta del sistema neural per al llenguatge;
- b) les àrees heteromodals d'associació temporoparietals i les seves connexions;
- c) l'hemisferi dret.

L'àrea motora suplementària tindria un paper important en la iniciació i planificació de la parla. El còrtex prefrontal heteromodal participaria en la recuperació de paraules des de les seves categories supraordinades. Les àrees heteromodals temporoparietals són crucials en els processos d'enllaç de les paraules amb el seu significat. L'hemisferi dret contribueix, segons Mesulam, en els aspectes prosòdics i en processos paralingüístics.



### Model neural del llenguatge proposat per Mesulam



Font: Mesulam (1990).

La lesió dels principals components d'aquest sistema, o de les seves interconnexions, produirà tipus d'afàsia diferents. Usualment es produiran alteracions amb components tant expressius com receptius, excepte en el cas de lesions confinades a l'input auditiu o lesions en el nucli motor d'associació central en l'àrea de Broca (o les seves connexions amb les àrees motores). En el primer cas, es produiran alteracions específiques de la modalitat auditiva i exclusivament en l'àmbit receptiu (p. ex., sordesa pura per a les paraules). En el segon, apareixeran alteracions de l'articulació de la parla que per a Mesulam no s'han de considerar com a alteracions afàsiques (afèmia, disàrtria, etc.).

En una línia semblant se situen els treballs d'Antonio i Hanna Damasio. Aquests autors han fet treballs anatomopatològics en pacients amb trastorns del llenguatge, i també investigacions amb tècniques funcionals. La conjunció d'ambdós acostaments ha donat lloc a la seva proposta d'un complex sistema neural per al llenguatge.

#### Bibliografia recomanada

En la revista *Investigación y Ciencia*, podeu trobar un interessant article d'Antonio i Hanna Damasio, en el qual proposa l'existència de tres sistemes cerebrals: un sistema per a representar els conceptes, un altre per a representar els fonemes, les paraules i les regles per a combinar paraules, i un tercer sistema intermediari entre aquests dos primers.

A. Damasio, H. Damasio (1992-noviembre). Cerebro y lenguaje. *Investigación y Ciencia*, 194, 59-66.

Els components d'aquest sistema neural estarien localitzats en l'hemisferi esquerre i inclourien, a més dels sistemes perisilvians anterior i posterior, i el fascicle arquejat, la participació de regions del còrtex temporal esquerre, fora de les àrees clàssiques del llenguatge. Aquestes regions, estarien implicades en l'accés a noms de persones, objectes, animals, etc. Els pacients amb lesions en aquestes zones tenen preservats els conceptes, però tenen dificultats per a evocar les formes lèxiques corresponents. Concretament, la circumvolució

temporal mitjana i la inferior, des del pol temporal fins la cruïlla parietotemporooccipital, formarien part d'un sistema intermediari o de mediació en la recuperació lèxica d'entitats concretes. Han diferenciat, fins i tot, zones específiques per a determinats tipus de conceptes: noms de persones–pol temporal, animals–còrtex inferotemporal... encara que aquests resultats són més controvertits. Proposen també que el còrtex premotor esquerre podria tenir un paper similar per a recuperar verbs o, en termes més generals, per a l'accés a paraules referents a accions (Damasio et al., 1996).

En resum, els models neurals actuals amplien la definició anatòmica dels clàssics centres del llenguatge i inclouen, a més, noves àrees, corticals i subcorticals, com a parts del complex sistema neural que sustenta el llenguatge. D'altra banda, les unitats que componen els sistemes o xarxes es consideren com a regions funcionals ricament interconnectades, generalment de manera bidireccional. Les funcions de les diferents àrees o circuits s'han definit amb més precisió a partir dels coneixements sobre el processament del llenguatge, que van aportant els estudis de la psicolingüística.

## 2. Llenguatge i asimetries hemisfèriques

### 2.1. Acostaments a l'estudi de l'asimetria cerebral

Hem conegut com l'aportació de Paul Broca va constituir la primera localització cerebral d'un procés cognitiu, el llenguatge, en concret la facultat per a articular el llenguatge. Al mateix temps, el fet que aquesta localització se situés en l'hemisferi esquerre (tercera circumvolució frontal esquerra) i també la seva relació contralateral amb la preferència manual (dretana), constitueix la primera evidència de la asimetria funcional dels hemisferis cerebrals. Fins aleshores, aquests hemisferis havien estat considerats simètrics, tant anatòmicament com funcionalment.

La localització, per part de Paul Broca, en la tercera circumvolució frontal esquerra de la facultat per a articular el llenguatge, constitueix també la primera evidència de la asimetria funcional dels hemisferis cerebrals.

A partir d'aquí es van succeir una sèrie d'aportacions que van confirmar aquesta asimetria funcional. Per a estudiar-la s'han utilitzat procediments diferents. Els anomenats estudis clínics, en els quals s'utilitzen pacients amb lesions cerebrals, són els de més tradició, ja que constitueixen el primer acostament a l'estudi de la asimetria cerebral. El seu objectiu és analitzar i comparar els efectes produïts per lesions unilaterals. La seva lògica és senzilla: si una lesió en un hemisferi produeix un efecte determinat, que no es produeix després d'una lesió similar en l'altre hemisferi, podem concloure que és el primer el que està relacionat funcionalment amb l'activitat objecte d'estudi. En el seu conjunt, els estudis clínics han aportat evidències importants sobre l'especialització hemisfèrica per a diferents funcions psicològiques, contribuint significativament a la nostra comprensió actual del fenomen de la asimetria cerebral.

Els estudis de subjectes comissurotomitzats o de cervell dividit parteixen de l'estudi de subjectes als quals se'ls ha seccionat algunes de les comissures cerebrals, especialment el cos callós.

#### Comissures cerebrals

#### Vegeu també

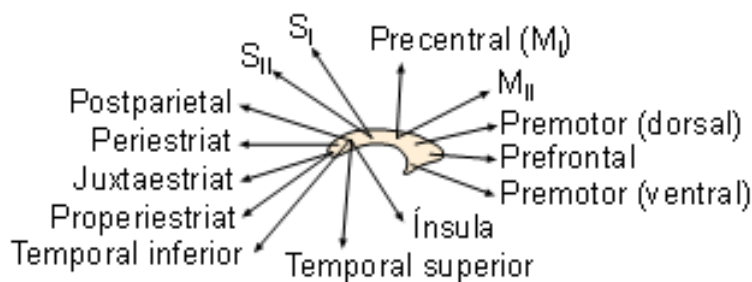
Podeu consultar l'apartat El llenguatge: des de la descripció de Broca fins avui dia.



Representació de les principals comissures cerebrals del cervell humà.

En la figura superior hi ha representat el sistema de comissures cerebrals. Les més importants són el cos callós i la comissura anterior. El terç anterior del cos callós (rostre i genoll) interconnecta els lòbuls frontals, la porció mitjana (tronc o cos) interconnecta àrees parietals i temporals, i el terç posterior (espleni) interconnecta els lòbuls occipitals (vegeu la figura inferior).

#### Cos callós



Localització topogràfica de les fibres interhemisfèriques en el cos callós.  
Font: Pandya, Karol, Heilbronn (1971).

La comissura anterior interconnecta zones temporals, encara que es pot encarregar de transmetre informació visual en absència de cos callós. Ambdues comissures han suscitat un gran debat sobre la importància del seu paper funcional. Actualment, s'accepta que la disposició d'aquestes comissures permet una connexió punt a punt de l'escorça cerebral d'ambdós hemisferis.

En humans, les primeres comissurotomies es van fer entre la darreriet dels anys trenta i la primeriet dels quaranta. Aquestes intervencions es van emprar com a últim recurs en pacients epilèptics focals, amb l'objectiu clínic d'evitar la propagació interhemisfèrica de l'activitat epilèptogena, després del fracàs del tractament farmacològic i la inconveniència de l'ablació unilateral.

Les primeres intervencions les van fer William Van Wagenen i els pacients avaluats per Andrius Akelaitis. Sorprenentment, la intervenció semblava no tenir conseqüències per a l'activitat quotidiana del subjecte. Posteriorment es va comprovar que aquests resultats es devien, d'una banda, al fet que la callosotomia va ser parcial, i d'altra, a deficiències en el procediment d'examen.

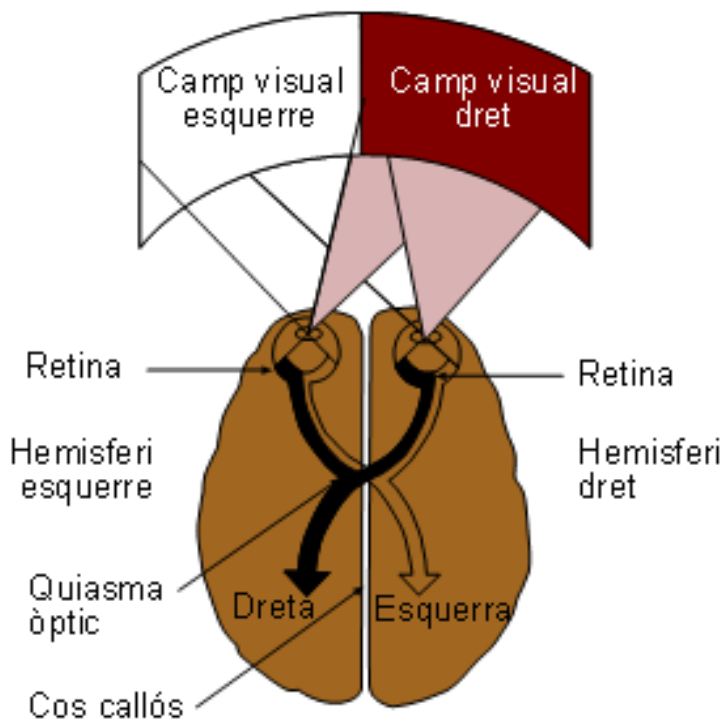
Els treballs posteriors de Ronald Myers i Roger Sperry van demostrar que era necessari dissenyar un procediment perquè l'input sensorial fos rebut exclusivament per un dels hemisferis (lateralització d'estímuls) i poder estudiar el

rendiment independent de cada hemisferi. Per a això, hauria de partir-se de l'anàlisi de l'organització anatòmica del sistema sensorial corresponent, visual, auditiu, somestèsic, etc.

En relació amb el sistema visual, per exemple, la projecció del camp visual (CV) sobre la retina s'organitza de manera que el camp visual a la dreta del punt de fixació (camp visual dret, CVD), es projecta en la meitat esquerra de cada retina i el camp visual esquerre (CVI) ho fa en la meitat dreta de la retina de cada ull. Expressat d'una altra manera: cada CV es projecta sobre l'hemirretina nasal de l'ull ipsilateral i sobre l'hemirretina temporal de l'ull contralateral. Els fotorreceptors retinians transmeten els estímuls visuals i transmeten la informació a les interneurons, les quals les transmeten a les cèl·lules ganglionars. Els seus axones formen el nervi òptic (II nervi cranial).

Atesa l'organització descrita abans, les fibres del nervi òptic de cada ull transmeten informació referida a ambdós camps visuals. En el quiasma òptic s'uneixen els dos nervis òptics i es produeix una decussació parcial: les fibres procedents de les hemirretines nasals produeixen una decussació i les procedents de les temporals segueixen el seu curs. D'aquesta manera, cada tracte òptic (via visual des del quiasma al tàlem) conté fibres de l'hemirretina temporal ipsilateral i de l'hemirretina nasal contralateral, o, en altres termes, transmet la informació procedent del camp visual contralateral. Des del tàlem (cos geniculat lateral), les radiacions òptiques transmeten la informació a l'escorça visual primària. Finalment, per tant, cada escorça visual rep la informació relativa al camp visual contralateral.

#### Esquema de vies visuals



Vies visuals als hemisferis cerebrals

Atenent a l'organització que hem resumit, l'investigador, una vegada ja hagi conegut el camp visual total del subjecte, pot projectar un estímul visual en l'hemisferi que vulgui situant-lo en un camp visual o un altre. En el cas dels subjectes comissurotomitzats, es tracta de pacients a qui se'ls ha seccionat el cos callós, pel que s'impedeix la transmissió de la informació d'una escorça visual a l'altra. Per tant, la informació enviada a un hemisferi hi queda confinada, i així permet l'estudi independent de les funcions de cada hemisferi.

També podeu consultar les webs següents:

- <http://faculty.washington.edu/chudler/vispath.html>

- [http://www.macalester.edu/~psych/what-hap/UBNRP/Split\\_Brain/Split\\_Brain\\_Consciousness.html](http://www.macalester.edu/~psych/what-hap/UBNRP/Split_Brain/Split_Brain_Consciousness.html)
- <http://faculty.washington.edu/chudler/split.html>

Algunes de les evidències més espectaculars de la asimetria cerebral provenen d'aquesta línia d'investigació. Els procediments emprats més freqüentment per a la lateralització d'estímuls han estat els visuals i els auditiu (escolta dicòtica), encara que també s'han emprat la lateralització d'estímuls a partir de les vies somatosensorials.

Les descobertes que s'han fet en els estudis de subjectes comissurotomitzats han estat de les de més impacte en el camp de les neurociències del segle passat, cosa que va comportar al seu pioner, Roger Sperry, la concessió del Premi Nobel de Fisiologia i Medicina el 1981.

En línies generals, els estudis amb subjectes comissurotomitzats han permès els avanços més significatius en el camp de l'especialització hemisfèrica. Les seves aportacions i la seva discussió han marcat l'evolució conceptual del problema. Tal com el mateix Sperry assenyala, després de la comissurotomia, cada hemisferi funciona independentment en la majoria dels processos cognitius, amb les seves pròpies sensacions, percepcions, memòries, aprenentatges, etc. Això ha tingut, fins i tot, implicacions filosòfiques relatives a si és possible parlar d'una única unitat de consciència. Al mateix temps, els seus procediments han permès el desenvolupament del tercer gran acostament, el de l'estudi amb subjectes neurològicament normals.

Els estudis amb subjectes neurològicament normals s'inicien en comprovar que els procediments de lateralització d'estímuls dissenyats per als subjectes comissurotomitzats es poden emprar en subjectes amb cervell intacte. Igual que en el cas anterior, els procediments visuals (taquistoscòpics) i l'escolta dicòtica constitueixen les aproximacions més utilitzades.

En els subjectes comissurotomitzats, la secció del cos callós comporta eliminar les vies per a la transmissió interhemisfèrica de la informació, d'aquesta manera, la informació queda confinada en l'hemisferi receptor. No obstant això, en un cervell intacte, aquestes vies romanen actives. La presentació lateralitzada permet a l'investigador decidir l'hemisferi que rebrà la informació, però no pot assegurar què ocorre posteriorment. El problema, per tant, és en la interpretació de les diferències entre les presentacions en un.

En aquest cas, només amb l'aplicació dels controls metodològics adequats, els resultats podrien interpretar-se en termes de les diferents capacitats de processament de cada hemisferi. És a dir, cada hemisferi processaria la informació rebuda amb un cert nivell d'eficàcia i les diferències interhemisfèriques, si es produeixen, serien conseqüència de les diverses capacitats dels hemisferis per al tractament de la informació o tasca de què es tracti.

En resum, atenent al tipus de subjecte estudiat, podem diferenciar tres acostaments metodològics a l'estudi de la asimetria funcional: els estudis de pacients amb lesions cerebrals unilaterals, els estudis de subjectes que han sofert la secció del cos callós (comissurotomitzats o amb cervell dividit) i els estudis amb subjectes neurològicament normals.

### **Activitat**

Cada procediment d'investigació té els seus avantatges i inconvenients. Reflexioneu sobre quines serien les limitacions i els avantatges de cadascun d'ells.

A més dels estudis basats en procediments conductuals, per a cadascun d'aquests acostaments, actualment tenim un bon nombre de procediments derivats de l'important desenvolupament de les noves tècniques funcionals d'imatge especialment la Tomografia per Emissió de Positrons (PET), i la Resonància Magnètica Funcional (RMF), etc.

## **2.2. Dominància cerebral**

Després de l'aportació pionera de Paul Broca sobre la localització cerebral del llenguatge, es van succeir les d'altres autors, com Carl Wernicke, Jules Dejerine, etc, que van donar peu a l'aparició del concepte de dominància cerebral. Aquest terme, encunyat per primera vegada el 1868 pel neuròleg britànic John Hughlings Jackson, feia referència a la superioritat general de l'hemisferi esquerre (dominant, rector, superior, principal, etc.) sobre el dret (dominat, subordinat, menor, mut, etc.).

Posteriorment, les primeres dades sobre l'alteració del processament espacial i musical com a conseqüència de lesions dretes, van dur a assignar les "funcions no verbals" a l'hemisferi dret (HD). En aquest sentit, el terme dominància cerebral deixa de referir-se a la superioritat absoluta d'un hemisferi sobre un altre, per a passar a indicar la major especialització de cadascun d'ells en les funcions verbals o no verbals. Es configura així l'anomenada dicotomia verbal–no verbal: l'hemisferi esquerre (HI) considerat com l'hemisferi dominant per al llenguatge i l' HD com l'hemisferi dominant per a les funcions no lingüístiques.

A mesura que s'avança en aquesta línia, els resultats posen de manifest que tampoc la dicotomia verbal–no verbal pot mantenir-se en termes absoluts. D'aquesta manera, emergeix la concepció de l'especialització hemisfèrica com un fenomen relatiu i no absolut. Situant-nos en el camp de la dominància cerebral per al llenguatge, l'HI no es considera actualment com l'únic responsable del processament verbal, ja que l'HD també té una participació important. Actualment, per tant, es considera el fenomen de la asimetria funcional cerebral com un fenomen de grau, no de "tot o gens": un hemisferi predomina sobre l'altre en el control d'una determinada funció, però la funció no pot adjudicar-se exclusivament i absolutament a aquest hemisferi.

Els principals processos psicològics presenten un major o menor grau de diferenciació hemisfèrica. Actualment, el concepte de dominància cerebral fa referència al major predomini d'un hemisferi sobre l'altre en el control d'un procés determinat. Per exemple, es parla de dominància cerebral per al llenguatge per a assenyalar la major especialització de l'hemisferi esquerre en el control del llenguatge.

### 2.3. Asimetries anatòmiques

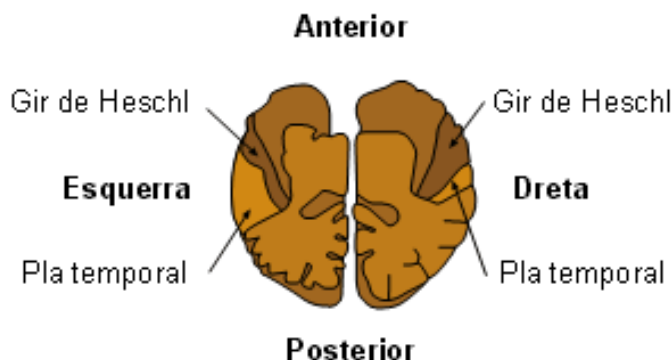
En aquest punt, només ens referirem a les asimetries anatòmiques que podrien tenir relació amb el possible substrat neural de l'especialització hemisfèrica per al llenguatge.

Encara que es tenen referències d'asimetries anatòmiques des de la darrera del segle XIX (diferències en grandària o pes dels dos hemisferis, asimetries en la cissura de Silvio, en el volum del lòbul occipital, etc.), l'interès pel tema reneix el 1968, després de la publicació dels treballs sobre el *planum temporale* fets per Norman Geschwind i Walter Levitsky.

Aquests autors van trobar que en el 65% dels cervells examinats el *planum temporale* esquerre era més gran, en el 24% dels cervells no hi havia diferències, i en un 11% el pla temporal més gran corresponia a l'hemisferi dret. Al mateix temps, la magnitud de la asimetria esquerra és considerable, i el costat esquerre pot arribar a ser deu vegades més gran que el dret. Quan el *planum temporale* més gran és el dret, la asimetria és menys marcada. Aquestes dades han estat confirmades posteriorment per altres autors i, a més, s'ha observat que aquestes asimetries estan ja presents en el cervell de fetus a les 30 setmanes de gestació, amb una distribució similar a l'oposada en adults.

El *planum temporale* és una regió cortical, de forma triangular, localitzada en la superfície superior del lòbul temporal, just al gir de Heschl. Conté còrtex associatiu auditiu d'ordre superior i és una regió que sol aparèixer lesionada en subjectes que presenten afàsia de Wernicke.

#### Asimetria *planum temporale*



Representació de la superfície temporal superior mostrant el *planum temporale*, just al gir de Heschl.



Font: adaptat de LeMay (1982).

Aquests resultats del *planum temporale* es basen en anàlisis macroscòpiques *post mortem*. pel que fa a citoarquitectura, destaquen els treballs de Galaburda i col·laboradors, que ha demostrat també l'existència d'una asimetria en l'àrea *Tpt*. Aquesta àrea ocupa la major part del *planum temporale* i zona adjacent del gir temporal superior posterior (és un àrea comunament afectada en l'afàsia de Wernicke). Les dades obtingudes mostren que, en aquells cervells on hi ha una asimetria esquerra per al *planum temporale*, l'àrea *Tpt* esquerra és més gran que la dreta, mentre que altres àrees de la regió temporal superior mostren poca o cap asimetria. Per tant, la asimetria de l'àrea *Tpt* es considera que és paral·lela a la del *planum temporale*, i també pot ser d'una magnitud considerable (7 vegades més gran en el costat esquerre que en el dret).

Unes altres àrees citoarquitectòniques mostren també diferències esquerra-dreta a favor de l'hemisferi esquerre, encara que de menys magnitud, com la zona corresponent al *gir angular* (la lesió del qual està associada a alteracions en la lectura i l'escriptura); la *pars opercularis* i la *pars triangularis* del gir frontal inferior (associada a la producció d'afàsia de Broca. A nivell subcortical, aquestes asimetries esquerres es reproduïxen, fins i tot més, en el nucli talàmic posterior lateral (nucli que també ha estat vinculat amb el llenguatge).

Les asimetries anatòmiques més importants relacionades amb el possible substrat de l'especialització hemisfèrica del llenguatge són: la del *planum temporale* i la seva àrea *Tpt* corresponent. Estan situades en la part posterior gir temporal superior i mostren una asimetria a favor de l'hemisferi esquerre i amb una distribució poblacional similar (65% més l'esquerre; 11% més el dret i un 24% que no mostra diferències).

## 2.4. Hemisferi esquerre i llenguatge

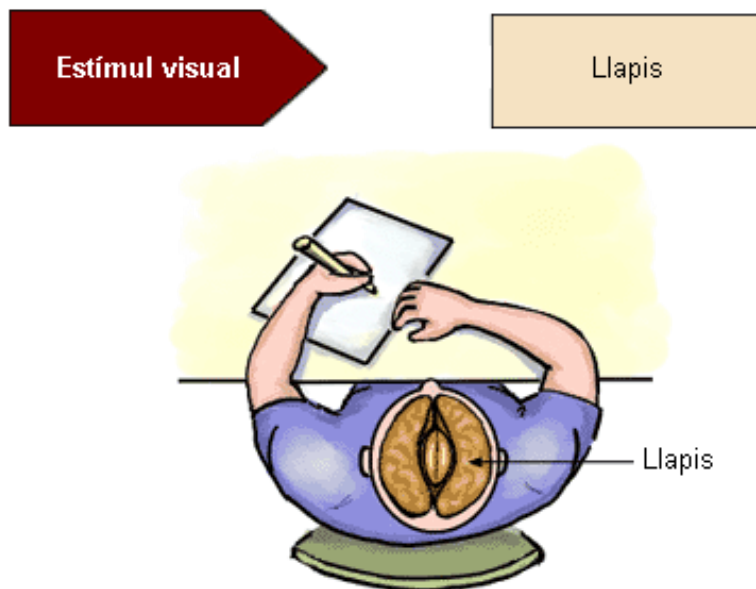
Durant molt de temps l'interès es va centrar exclusivament en els processos verbals i, consegüentment, en el paper dominant de l'hemisferi esquerre. Encara que avui sabem que altres processos tenen també una organització asimètrica, el llenguatge és possiblement un dels processos més cridanerament lateralitzats i ha estat l'objecte d'estudi en la majoria dels treballs d'investigació en aquest camp.

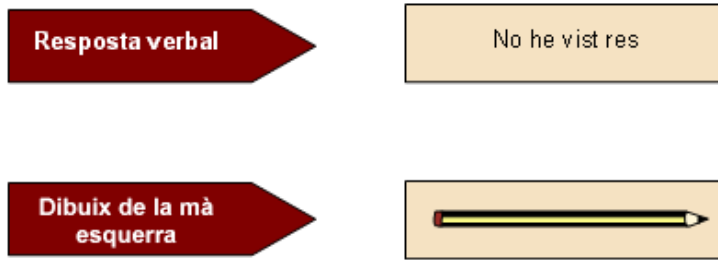
Una idea ha romàs al llarg dels nombrosos anys transcorreguts des dels inicis de l'estudi de les diferències hemisfèriques: la vinculació especial de l'hemisferi esquerre amb el llenguatge. El que sí que ha sofert variacions és la manera com s'ha definit aquesta vinculació, des de les postures més qualitatives o "absolutes" fins a les més quantitatives o "de grau". La idea central s'ha mantingut perquè, des dels diferents acostaments, les evidències que donen suport a la relació entre l'hemisferi esquerre i el llenguatge són aclaparants.

En els estudis amb subjectes lesionats s'ha posat clarament de manifest que la incidència de trastorns afàsics després de lesions de l'hemisferi esquerre és substancialment més gran que la seva incidència després de lesions de l'hemisferi dret, especialment en subjectes dretans. Aquestes alteracions en el llenguatge produïdes per lesió de l'hemisferi esquerre afecten tant a l'àrea de la producció del llenguatge com de la seva comprensió. Així, podem trobar reducció de la fluïdesa verbal, trastorns articularis i fonèmics, errors de denominació, alteracions en la construcció sintàctica, trastorns en la comprensió del llenguatge oral, etc. També se'n presenten alteracions en llenguatge escrit, tant de la lectura com de l'escriptura.

Els treballs amb subjectes comissurotomitzats han aportat també dades contundents sobre l'especialització de l'hemisferi esquerre per al llenguatge. Una de les primeres evidències es va observar en projectar el dibuix d'un objecte en cada camp visual. Si es projectava en el CVD-HI (camp visual dret-hemisferi esquerre), el subjecte responia correctament el nom de l'objecte i el podia descriure sense problemes. En canvi, si es projectava sobre el CVI-HD (camp visual esquerre-hemisferi dret), el subjecte responia que "no veia res". Ara bé, si se li mostraven després diversos objectes, perquè elegís entre diverses alternatives amb la mà esquerra el que corresponia amb el dibuix, o bé se li demanava que ho dibuixés, ho feia correctament.

#### Laterallització d'estímul visual





Procediment per a la lateralització d'estímuls visuals. Presentació d'estímuls en el CVI-HD i resposta oral i pictòrica.

### Activitat

Reflexioneu sobre per què s'ha precisat en el text anterior que la mà utilitzada per a seleccionar l'objecte presentat en el CVI-HD és la mà esquerra. Seria igual que fos la mà dreta?

El problema no era, per tant, de percepció o reconeixement, sinó que residia en la incapacitat de l'hemisferi dret per a respondre verbalment. En resum, quan la informació es lateralitzava a l'hemisferi esquerre dels subjectes comissurotomitzats, aquests mostraven tenir una capacitat verbal pràcticament equivalents a les d'un subjecte normal; quan la informació es projectava a l'hemisferi dret, no tenia accés als centres del llenguatge, localitzats en l'hemisferi esquerre, i els subjectes es manifestaven "afàsics" i "agràfics".

L'objectiu de molts treballs fets amb subjectes neurològicament normals va ser també demostrar la capacitat superior de l'hemisferi esquerre per a processar matèria verbal. Així, s'ha obtingut una superioritat del CVD-HI utilitzant estímuls visuals com lletres, síl·labes, trígrames i paraules. En la modalitat auditiva l'avantatge de l'HI s'ha obtingut mitjançant la presentació de síl·labes o dígit i, en menor mesura, de paraules o frases.

No obstant això, els resultats obtinguts en subjectes neurològicament normals conformen un panorama relativament confús. Es confirmen les descobertes bàsiques obtingudes en els altres acostaments, però la superioritat observable de l'HI per a una tasca verbal en particular depèn d'un gran nombre de factors. Alguns dels factors que fan desaparèixer l'avantatge de l'HI actuarien prevalent la participació dels mecanismes visuoespacials de l'HD (tasques d'identitat física, judicis igual-diferent, etc.). En altres casos, es proposa que alguns d'aquests factors facilitin la manifestació de les capacitats verbals de l'HD.

L'hemisferi esquerre presenta una clara dominància en el processament lingüístic: l'articulació, l'anàlisi fonològica, la fluïdesa verbal, la denominació, els aspectes gramaticals i sintàctics, i també els mecanismes de la comprensió. Aquesta superioritat es refereix tant al llenguatge oral com a l'escrit (lectura i escriptura).

## 2.5. Hemisferi dret i llenguatge

Ja hem assenyalat que avui dia l'HI no es considera com l'únic responsable del processament verbal. Encara que el seu paper predominant és un fet ben establert, diversos autors han proposat l'existència de certes capacitats lingüístiques en l'hemisferi dret.

L'origen d'aquests informes és divers. Un primer grup el constitueixen els estudis sobre la capacitat de l'HD per a assumir algunes funcions verbals després de lesió de l'HI. Els resultats d'aquests treballs es poden considerar com a evidències indirectes sobre una potencialitat de l'HD per a participar en els processos verbals en condicions no patològiques.

Entre aquestes evidències indirectes, les hemisferectomies (resecció àmplia o total d'un hemisferi) primerenques constitueixen una evidència clara de la plasticitat cerebral. Una hemisferectomia esquerra, feta en els primers anys de vida, comporta una reorganització cerebral en la qual l'HD assumeix les competències habitualment associades a l'absent HI. Aquesta reorganització permet un desenvolupament del llenguatge aparentment normal, encara que un examen detallat posa de manifest que la capacitat de l'HD per a assumir les funcions lingüístiques no és completa. Els hemisferectomitzats esquerres presenten certes dificultats per al processament sintàctic i fonològic de certa complexitat.

Unes altres evidències indirectes de les capacitats de l'HD procedeixen de l'estudi de la recuperació funcional després de lesions àmplies de l'HI en adults. En general, el llenguatge espontani es manté pràcticament absent, mentre que la comprensió sol experimentar una evolució més positiva, permetent dur a terme certes tasques de designació o comprendre ordres simples. Atesa la destrucció massiva de les àrees clàssicament vinculades al llenguatge, aquesta evolució ha estat atribuïda a la participació de l'HD.

Evidències més directes procedeixen d'estudis específicament dirigits a l'examen d'aquesta capacitat. Els resultats més significatius s'han obtingut en estudiar l'efecte de les lesions de l'HD sobre el llenguatge. Encara que els trastorns importants que es produeixen en el llenguatge després de lesions de l'HI estan absents quan la lesió afecta l'HD, un examen del processament del material lingüístic en subjectes amb lesions dretes ha posat de manifest l'existència de certes alteracions: en la prosòdia (entonació, ritme, inflexions, etc.), en determinades tasques de lèxic i semàntiques (denominació, judicis de similitud semàntica, apreciar relacions d'antonímia, etc.) i en el processament dels aspectes contextuals del discurs (metàfores, ironia, humor, etc.).

L'estudi detallat dels efectes de les comissurotomies i els estudis de subjectes neurològicament intactes van confirmar els resultats anteriors.

En general, i en el marc d'una dominància cerebral esquerra per al llenguatge, l'hemisferi dret participa en la prosòdia, en processos lexico-semàntics i en la relació llenguatge–context.

## 3. Hipòtesi entorn dels circuits de memòria

### 3.1. Introducció

Actualment es coneix que són diverses les estructures cerebrals que participen en els distints tipus de memòria, operant conjuntament per mitjà de circuits neuroanatòmics i neurofisiològics. Aquest coneixement ha descartat definitivament la idea que la memòria està formada per una entitat única, localitzada en una àrea o estructura cerebral determinada, com es va creure fins la segona meitat del segle XX.

Sabem que hi ha una classificació de la memòria segons el seu gradient temporal: memòria a curt termini i memòria a llarg termini, i a partir d'ara el nostre objectiu serà conèixer els mecanismes cerebrals responsables de la memòria a llarg termini, dividida en memòria declarativa i memòria procedimental. I de la memòria a curt termini subdividida en memòria de treball.

### 3.2. Memòria a llarg termini: mecanismes cerebrals implicats

#### 3.2.1. Memòria declarativa i lòbul temporal medial

L'estudi detingut del paper que desenvolupa el lòbul temporal medial en la memòria es va iniciar al principi de la segona meitat del segle XX amb l'estudi de pacients epilèptics. Les crisis epilèptiques que patien aquests malalts eren realment severes i la farmacologia no ajudava a millorar la patologia, amb el que aquests pacients es convertien en candidats perfectes per a ser operats quirúrgicament. Aquesta tècnica quirúrgica, nova i revolucionària, consistia en l'extirpació bilateral dels lòbuls temporals. El cas més famós i el més estudiat ha estat el cas d'HM.

#### **Història d'HM**

El 1953, un home de 27 anys conegut com a *HM* va ser sotmès a una extirpació bilateral del lòbul temporal, amb l'objectiu d'eliminar una epilèpsia severa que patia des de la infància i que no podia ser controlada per cap tractament farmacològic. Els símptomes neurològics van assenyalar que els orígens de les crisis es trobaven en ambdós lòbuls temporals medials. No obstant això, a partir de l'operació, HM va ser incapaç de retenir més enllà d'uns pocs minuts qualsevol fet que succeís al seu voltant, alhora va perdre els records dels 11 anys previs a l'operació.

Efectivament, amb motiu de l'operació, les crisis convulsives van disminuir significativament en aquest pacient i es va observar una millora espectacular de la malaltia, la qual podia ser controlada amb un tractament amb anticomicials. No obstant això, HM va patir una alteració dràstica de la memòria. Havia

perdut la capacitat de crear nous records i de consolidar-los a llarg termini. Tanmateix, encara era capaç de recordar esdeveniments previs a l'operació, de fet recordava el seu nom, la seva professió, els seus pares, la seva infància, etc.

El més sorprenent de tot això era que HM mantenia intacta la memòria a curt termini; és a dir, podia fer una tasca i retenir-la durant uns segons, i sempre que hi estigués concentrat, la feia satisfactòriament. No obstant això, quan la seva atenció es desviava cap a una altra cosa o bé passava un període de temps d'un minut o més, era incapaç d'identificar o recordar el que estava fent. És a dir, no podia consolidar la memòria de curt termini a llarg termini. Per això les tasques li resultaven sempre noves, igual que les persones del seu entorn, metges i cuidadors, que no els recordava encara que els veiés dia rere dia.

Amb motiu dels estudis duts a terme sobre HM, i altres pacients amnèsics, es van extreure diverses conclusions sobre la implicació del lòbul temporal medial en la memòria:

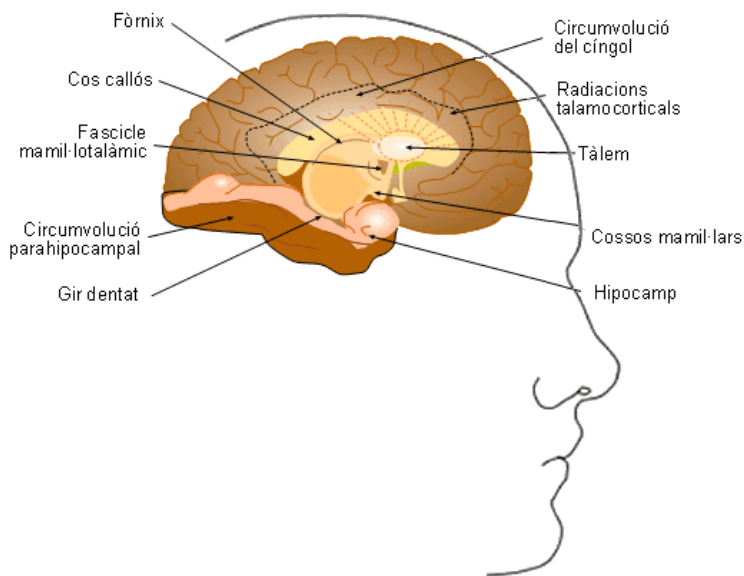
- La memòria a curt termini i la memòria a llarg termini han de residir en àrees cerebrals distintes, ja que l'extirpació del lòbul temporal medial afectava la formació de memòries a llarg termini, però no la de memòries a curt termini.

Com s'ha esmentat anteriorment, HM podia fer tasques senzilles satisfactòriament. Però si deixava de concentrar-se en la tasca que feia o bé passava un període de temps superior a un minut, oblidava completament què feia. D'aquesta observació es va deduir que el lòbul temporal medial, i més concretament, l'hipocamp i les àrees adjacents no eren responsables de la formació de la memòria a curt termini, encara que sí que intervenien en la consolidació de la memòria a llarg termini. Per contra, era evident que en la formació de la memòria a curt termini era un altre el mecanisme cerebral que hi devia estar implicat.

- La memòria a llarg termini també sembla subdividir-se en dues fases. Una d'inicial que permet la consolidació de la memòria a llarg termini i una altra posterior o tardana que permet emmagatzemar records en altres regions cerebrals, possiblement el neocòrtex.

Una de les observacions més importants de l'estudi de pacients que han sofert una operació quirúrgica, inclòs el cas HM, és que es coneix exactament la localització i l'abast de la lesió cerebral. En el cas dels pacients que van ser sotmesos a una extirpació del lòbul temporal medial, les àrees que s'hi inclouïen eren: la formació hipocampal (que al seu torn consta del gir dentat, el subículum, la fímbria i la regió CA de l'hipocamp) i el gir parahipocàmpic.

### Neuroanatòmica del lòbul temporal medial



No obstant això, no quedava totalment clar quina era l'extensió ni quines àrees hi devien estar implicades exactament per a induir una alteració de la memòria a llarg termini, així que tota l'atenció dels investigadors es va centrar en l'hipocamp, i es va considerar que la lesió hipocampal era la principal responsable de l'alteració amnèsica.

#### Estudis en animals

Els estudis que es feien en animals, amb motiu del cas HM, tampoc no aportaven informació suficientment clara per a poder deduir quines àrees cerebrals hi estaven realment implicades. Més aviat al contrari, mentre uns estudis presentaven l'hipocamp com la regió determinant en l'alteració de memòria, uns altres a més de l'hipocamp hi incloïen:

- l'amígdala (Mishkin, 1978);
- la substància blanca del lòbul temporal (Horel, 1978);
- lesions en l'escorça adjacent a l'hipocamp que interrompia les vies de connexió amb l'escorça cerebral (Squire, 1992);
- o senzillament ni tan sols hi incloïen l'hipocamp (LeDoux, 1996).

No obstant això, no va ser fins el 1986 quan es va poder establir d'una manera empírica la implicació de l'hipocamp en la consolidació de la memòria. Aquest any es va presentar un cas d'un pacient amnèsic en el qual l'única estructura afectada era l'hipocamp. Stuart Zola-Morgan, David Amaral i Larry Squire, de la Universitat de San Diego, van descriure el cas d'un pacient, RB, que va presentar un trastorn de memòria semblat al d'HM com a conseqüència d'una isquèmia; és a dir, d'una disminució del rec sanguini al cervell, soferta en el transcurs d'una operació cardiovascular.



RB va sobreviure alguns anys, durant els quals va presentar alteracions importants de memòria, en absència de qualsevol altre dèficit cognitiu. A la seva mort, l'exploració histològica del cervell va revelar una lesió bilateral localitzada únicament en l'hipocamp, concretament la regió CA1.

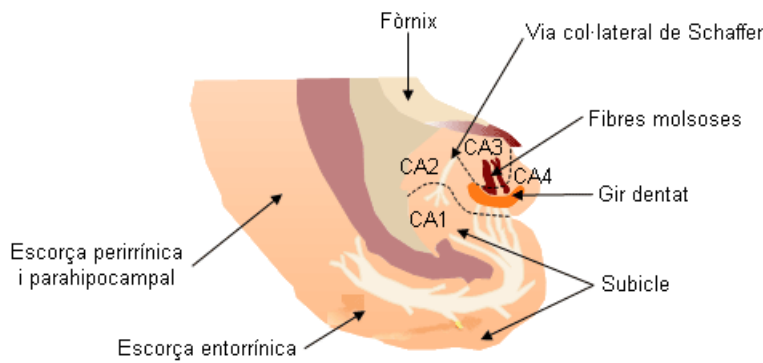
S'ha d'indicar que l'hipocamp consta de quatre regions funcionalment distintes i conegudes com a CA1, CA2, CA3 i CA4. Avui dia es coneix que la isquèmia afecta molt específicament la regió CA1 de l'hipocamp. Posteriorment, aquestes observacions han estat replicades en els diversos estudis fets en animals (Auer, Jensen, Whishaw, 1989; Davis, Volpe, 1990; Zola-Morgan, Squire, 1990).

Encara que les investigacions dutes a terme assenyalaven plenament l'hipocamp com el responsable de les alteracions amnèsiques, es va observar que les lesions en l'hipocamp únicament afectaven l'emmagatzematge de records nous. De fet, HM mantenia intactes els records i les memòries de la seva infantesa, i també altres records previs a l'operació. Per tant, es va deduir, que **l'hipocamp devia tenir un paper important en l'emmagatzematge inicial de la memòria a llarg termini, emmagatzematge que després es transferiria a una altra regió cortical**. Zola-Morgan i Squire (1990) van descriure, amb motiu dels seus estudis sobre l'amnèsia retrògrada en micos, que el paper de la formació hipocampal en l'emmagatzematge de la memòria és temporal. És a dir, l'hipocamp consolida inicialment la informació adquirida durant un període determinat de temps, que pot ser mesos o anys. No obstant això, la seva implicació disminueix a mesura que la memòria es transfereix o relega a zones més importants, com l'escorça cerebral, per a una emmagatzematge molt més permanent que pot durar tota una vida.

El lòbul temporal intervé en la consolidació inicial de memòries declaratives a llarg termini.

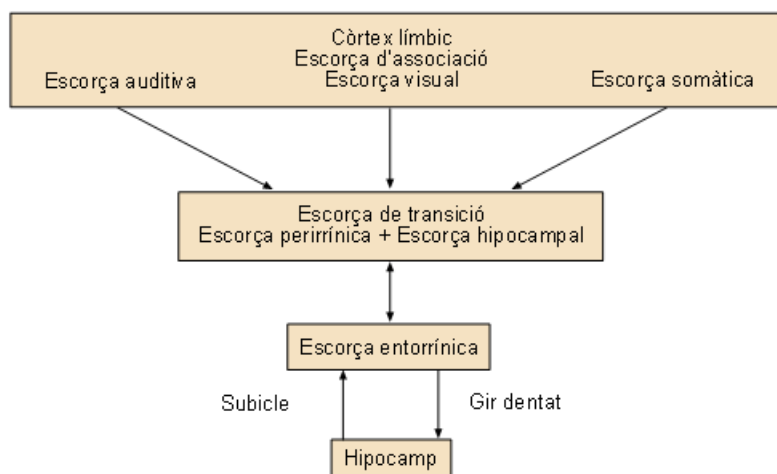
No obstant això, quins són els aspectes generals de funcionament dels mecanismes de la memòria del lòbul temporal? Avui dia, la majoria dels científics estan d'acord que les estructures necessàries per a la formació de la memòria declarativa a llarg termini són: **la formació hipocampal** (que al seu torn consta del gir dentat, el subículum, la fímbria i la regió CA de l'hipocamp) i el gir **parahipocàmpic** (que en el seu interior es troba l'escorça entorrinal, l'escorça perirrinal i l'escorça hipocàmpica, que són les regions que proporcionen les entrades i sortides d'informació a l'hipocamp).

### Organització interna de l'hipocamp i del gir hipocampal

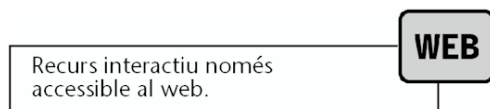


El procés de consolidació de la memòria a llarg termini s'inicia amb l'entrada, el registre i el processament (memòria sensorial) dels estímuls externs que es fa per mitjà de les diferents àrees corticals d'associació o transició. La informació de l'estímul accedeix a la zona d'associació bé de manera directa per mitjà de l'escorça entorrinal, o bé de manera indirecta per les dues regions adjacents, les escorces perirrinal i parahipocampal. Finalment, aquestes representacions molt més processades són enviades de l'escorça entorrinal per mitjà del gir dentat fins a l'hipocamp. L'hipocamp també pot rebre informació de l'amígdala, que proporcionarà la informació emocional. I també de regions subcorticals per via del fòrnix que transmet axones dopaminèrgics de l'àrea tegmental ventral, axons noradrenèrgics del locus ceruli, axons serotoninèrgics del nucli del rafe i axons acetilcolinèrgics del septe medià. Posteriorment, l'hipocamp torna a comunicar-se via subículum amb l'escorça entorrinal i les zones corticals via escorça perirrinal i parahipocampal.

### Estructures del lòbul temporal medial implicades en la memòria declarativa



### Procés de consolidació de la memòria a llarg termini



En l'interior de l'hipocamp, el circuit és d'escorça entorrinal a gir dentat, hipocamp (CA3 i CA1) i de sortida subículum fins a l'escorça entorrinal.

### 3.2.2. Memòria procedimental i multiplicitat de sistemes cerebrals

Sens dubte, el mecanisme implicat en la formació de la memòria declarativa és possiblement el mecanisme amnèsic més ben estudiat. No obstant això, una de les contribucions més importants en l'estudi de la memòria ha estat el concepte que no hi ha un únic mecanisme de memòria, sinó que, en realitat, són múltiples els mecanismes existents. Aquesta conclusió s'ha observat amb motiu que en absència de l'hipocamp, són uns altres els mecanismes cerebrals que intervenen en l'aprenentatge procedimental o implícit. Si reprenem el cas d'HM, encara que inicialment es va pensar que les lesions bilaterals del lòbul temporal afectaven l'adquisició de nous aprenentatges, aviat es va observar que els pacients amnèsics podien adquirir i memoritzar aprenentatges procedimentals o implícits. Això va suggerir que **la memòria declarativa i la memòria procedimental es troben en regions neuroanatòmicament diferents.**

Com s'ha explicat en l'apartat anterior, la memòria procedimental o implícita es divideix en quatre subtipus:

#### **Priming**

L'activació de l'estímul, la memòria incidental o el *priming* no són més que denominacions diferents, que podem trobar en la bibliografia, que identifiquen i defineixen un mateix concepte. I es refereix a la facilitat que presenta un individu per a detectar o identificar paraules o altres estímuls que han estat presentats prèviament a causa, justament, de la seva presentació prèvia. Les investigacions amb pacients amnèsics, inclòs HM, han posat de manifest que en tasques que es presenta una llista de paraules i posteriorment es demana als subjectes que completin una sèrie de paraules fragmentades o incompletes, s'observa com els pacients amnèsics fan millor la prova i completen molt millor les paraules fragmentades presentades amb anterioritat, però no les paraules que no estaven en la llista inicial. Encara que manifestin que no recorden que se'ls presentés aquesta llista de paraules (Warrington, Weiskrantz, 1973). En un altre estudi, els pacients amnèsics van desenvolupar una preferència musical per unes melodies en detriment d'unes altres simplement perquè havien estat presentades amb anterioritat, encara que novament manifestessin que no coneixien aquestes melodies i que mai abans les havien escoltat (Johnson, Kim, Risse, 1985).

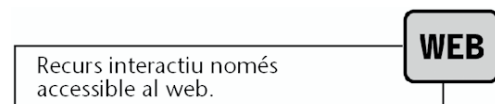
## Habilitats o destreses

Les habilitats s'adquireixen gradualment i sovint sense tenir-ne consciència. De fet, les habilitats motores poden ser apreses i consolidades sense que ens adonem d'això, com per exemple conduir un cotxe o nedar. Novament, els pacients amb amnèsia proporcionen una ajuda important per a estudiar si aquest tipus de memòria procedimental requereix o és dependent de la memòria declarativa. I de fet s'ha observat que les habilitats motores, perceptives o perceptivomotors dels pacients amnèsics estan intactes, independentment de la lesió cerebral que s'observa en el lòbul temporal medial. Estudis en aquesta línia han demostrat que la capacitat dels pacients amnèsics per a llegir imatges de paraules invertides en el mirall millorava amb la pràctica.

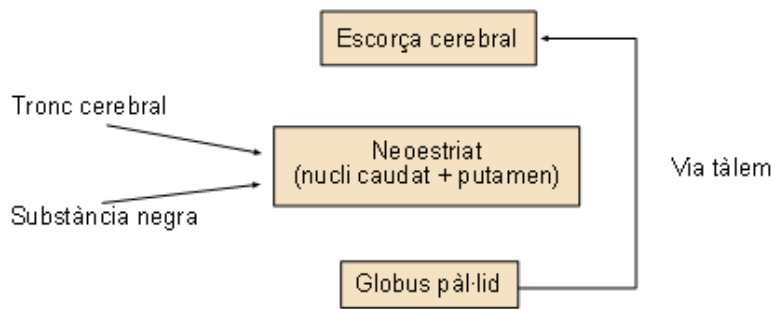
Un altre exemple de memòria preservada en l'adquisició d'aprenentatges motors és l'experiment realitzat per Benzin i Squire (1989). En aquest experiment, l'experiència adquirida en aixecar diversos pesos amb una mà va afectar la valoració que feien els subjectes quan aixecaven pesos, uns 25 minuts més tard, amb l'altra mà. En aquest experiment tampoc es van apreciar diferències entre els subjectes amnèsics i els subjectes controls.

Diversos estudis sobre la localització anatòmica dels mecanismes cerebrals que semblen estar implicats en la memòria d'habilitats i en el *priming* apunten als ganglis basals. Els ganglis basals són estructures subcorticals simètriques situades en la part inferior dels hemisferis cerebrals. **Els ganglis basals es componen del nucli caudat, putamen i globus pàl·lid.** Els dos primers es coneixen com a neoestriats, mentre que el putamen i el globus pàl·lid formen el nucli lenticular. Els ganglis basals són responsables del sistema extrapiramidal assumint el control de la motricitat voluntària i també automàtica. De fet, les lesions en els ganglis basals són responsables de dues malalties tan conegudes com la malaltia de Parkinson i la malaltia de Huntington, en les quals s'observa una dificultat per a aprendre destreses de tipus motor. Els ganglis basals reben projeccions del còrtex cerebral, inclosa l'escorça frontal, la substància negra i el tronc cerebral. Estudis neuropsicològics realitzats i també els estudis sobre animals experimentals confirmen la participació dels ganglis basals en funcions amnèsiques.

### Imatge neuroanatòmica dels ganglis basals



### Esquema de les principals connexions anatòmiques dels ganglis basals



Font: adaptat de Deus, Pujol, Espert (1996).

El neoestriat és un punt de trobada de neurones aferents procedents del còrtex cerebral, el tronc encefàlic i la substància negra. Les vies eferents projecten del globus pàl·lid a les diverses estructures cerebrals via el tàlem.

### Aprentatges associatius

Condicionament clàssic i condicionament operant. Amb anterioritat al cas HM, es va descriure un altre pacient que patia una amnèsia anterògrada com a conseqüència d'una lesió cerebral. I. Claparede, el metge responsable, s'havia de presentar cada vegada que la visitava com si hi anés per primera vegada, ja que la pacient era incapaç de recordar que ja l'havia conegut abans. Un dia el Dr. Claparede es va disposar a saludar la seva pacient com sempre ho feia, encaixant-li la mà, però aquesta vegada es va posar una xinxeta a la mà. Evidentment, la pacient va retirar la mà tan ràpidament com va notar la burxada de la xinxeta i a partir d'aleshores, encara que no reconeixia el metge quan la visitava novament, es negava a encaixar-li la mà. Quan la memòria és d'un tipus aversiu o involucra emocions o un grau d'alerta molt gran, hi intervenen els mecanismes del condicionament de la por, que és una variació del paradigma experimental més utilitzat en els estudis realitzats sobre aprenentatge animal: el **condicionament clàssic** de Pavlov.

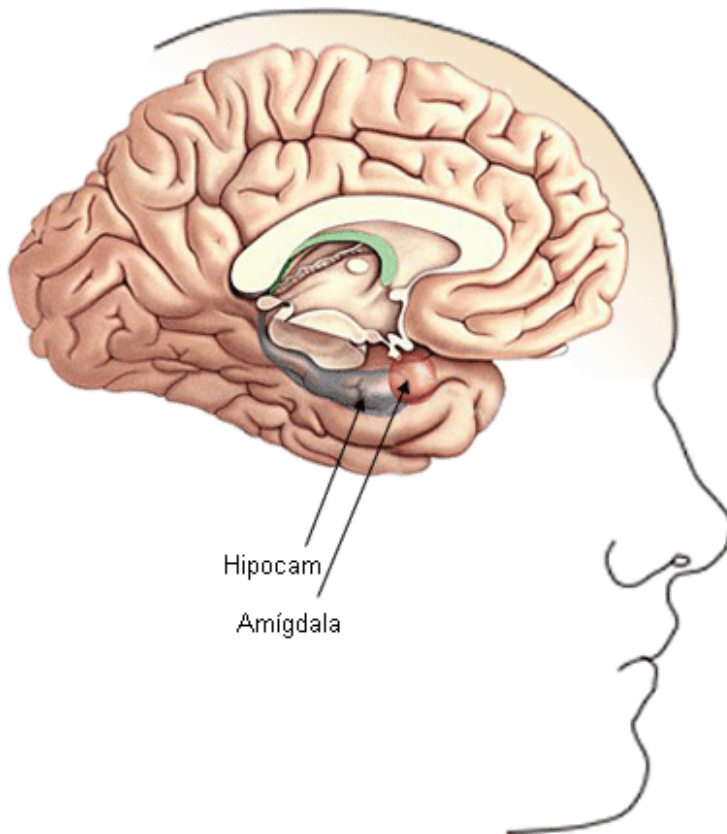
Recordem breument que el condicionament de la por consisteix que un estímul relativament neutre com pot ser una llum o el so d'un timbre (l'estímul condicionat) és seguit per un estímul dolorós (l'estímul incondicionat), generalment un xoc elèctric. Després de diverses sessions d'entrenament l'animal desenvolupa una resposta condicionada a la llum o el timbre provocant tensió dels músculs, alteracions a la pressió sanguínia i del ritme cardíac, etc.

**Aquest tipus de condicionament emocional depèn en gran mesura de l'amígdala i de zones corticals relacionades.** L'amígdala (o complex amigdalí) és una estructura que té forma d'ametlla i està formada per una dotzena de nuclis aproximadament.

#### Bibliografia recomanada

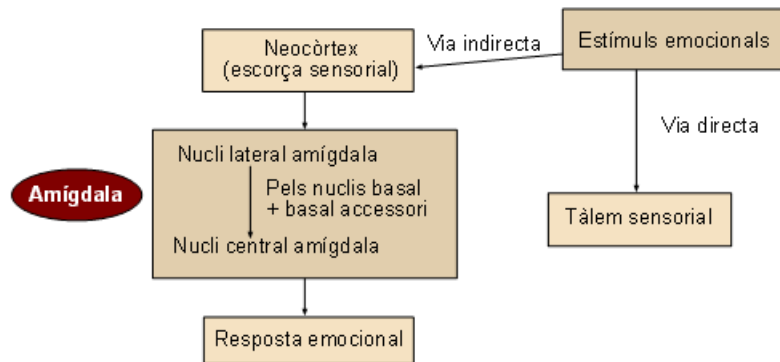
J. LeDoux (1996). *El cerebro emocional*. Barcelona: Ariel/Planeta.

### Imatge neuroanatòmica de l'amígdala en relació amb el cervell



Les connexions aferents i eferents de l'amígdala constitueixen els elements principals en els circuits del condicionament de la por. Es coneixen dues vies, una directa on l'amígdala rep projeccions dels receptors sensorials (visual, auditiu i somatosensorial) per mitjà del tàlem, i una altra indirecta per on també rep informació d'estructures corticals. Aquestes dues rutes convergeixen en la porta d'entrada sensorial de l'amígdala: el nucli lateral. S'ha demostrat que tant la via directa tàlem–amígdala com la indirecta tàlem–còrtex–amígdala són suficients perquè produeixin el condicionament de la por. **L'entrada cortical a l'amígdala és important perquè és essencial si es vol obtenir una representació precisa de l'estímul condicionat. Mentre que la via directa tàlem–amígdala facilita una entrada d'informació ràpida encara que molt menys detallada de l'estímul condicionat.** Una vegada la informació ha entrat en el nucli lateral de l'amígdala, arriba als nuclis intermedis i després al nucli central de l'amígdala, el qual, al seu torn, projecta a diverses àrees hipotalàmiques i del tronc cerebral que produiran els característics senyals de por i ansietat. Lesions en el nucli central de l'amígdala impedeixen la formació de la respostes condicionades a la por.

## Estructures implicades en el processament de la informació en el nucli amigdalí



Font: adaptat de Le Doux (1993).

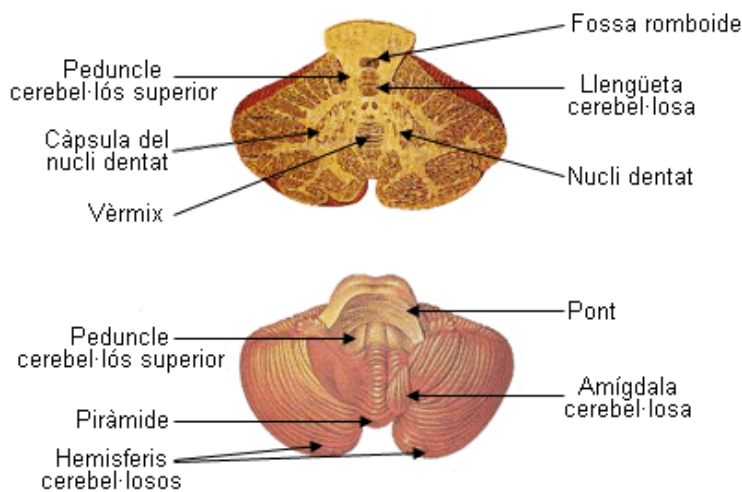
Algunes de les estructures cerebrals que projecten a l'amígdala també han estat implicades en diversos aspectes del condicionament de la por, per exemple l'hipocamp i el còrtex prefrontal. S'ha descrit que l'**hipocamp** també té una funció en el condicionament contextual de l'estímul condicionat (la llum o el timbre). És a dir, està implicat en el processament de la informació espacial o configuracional de l'entorn que es desenvolupa el condicionament de la por. Així, per exemple, el lloc on es desenvolupen les sessions d'entrenament (la sala d'experimentació, l'investigador o altres estímuls presents) adquireixen implicacions aversives quan s'aplica l'estímul incondicionat, és a dir el xoc elèctric. D'aquesta manera, quan l'animal és conduït de nou a la sala d'experimentació on se li ha administrat els xocs elèctrics, la combinació d'olors i sons de la situació experimental desencadenarà les respostes de por. L'altra estructura cerebral implicada és el **còrtex prefrontal medial**, el qual està implicat en l'extinció del condicionament, és a dir el procés pel qual l'estímul condicionat (la llum o el timbre) perd l'habilitat de desencadenar la resposta de por en l'animal després de la presentació repetida de l'estímul condicionat sense ser acompanyat de l'estímul incondicionat.

Si tornem a la pacient del Dr. Claparede, podem veure com es confirma la dicotomia existent entre memòria declarativa i memòria procedimental. Veiem com el coneixement conscient de l'associació entre l'estímul condicionat i l'incondicionat (que està intervingut per l'hipocamp), és a dir, relacionar l'encaixada amb la xinxeta no és "recordat" per la pacient, mentre que el mecanisme de protecció de la pacient en negar-se a donar-li la mà és recordat i està controlat per un altre mecanisme de memòria en què està implicada l'amígdala.

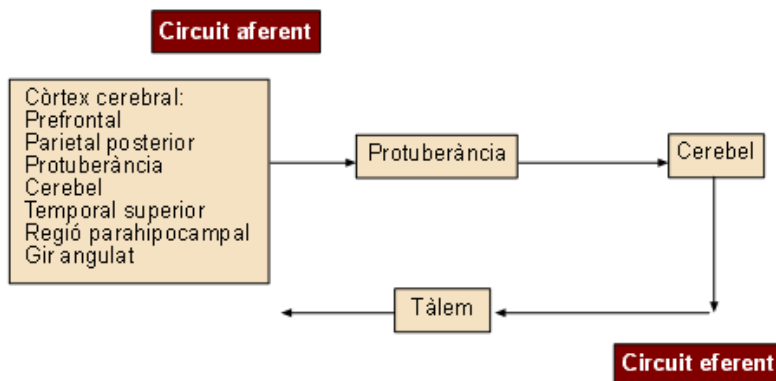
L'estudi de la memòria en pacients amnèsics també va demostrar que el condicionament clàssic de respostes de parpalleig (o *eyeblick*) estan conservades. Aquesta prova consisteix a presentar simultàniament un estímul neutre (un so) i un estímul advers, que consisteix a aplicar un cop d'aire a l'ull. Després de diverses sessions d'entrenament, l'animal respon amb parpalleig quan escolta l'estímul sonor. En els pacients amnèsics es va observar un condicionament normal al parpalleig. Actualment, es coneix pels experiments realitzats en ani-

mal que la regió responsable d'aquest reflex múscul–esquelètic és el cerebel, de fet s'ha observat que lesions en aquesta estructura cerebral eliminen per complet la resposta condicionada.

**El cerebel és una estructura neuronal encarregada de regular la coordinació, postura, to i control dels moviments motors fins.** L'estudi de trastorns cerebel·losos ha demostrat que dur a terme proves que requereixin d'un aprenentatge i memòria motora recent provoca uns resultats alterats en els pacients amb lesions cerebel·loses. La principal via d'entrada de l'escorça cerebral al cerebel és la via corticopontocerebel·losa, que recull informació dels lòbuls frontal, parietal, temporal i fins i tot del sistema límbic. La via corticopontina recull aferències d'aquestes estructures per a fer sinapsis en el pont o protuberància, passar per mitjà del peduncle cerebel·lós mitjà contralateral per arribar finalment a l'escorça cerebel·losa. **En el cas de la memòria es proposa que les regions cerebel·loses responsables serien els hemisferis laterals cerebel·losos i els nuclis dentat i emboliforme.**



### **Circuit aferent corticopontocerebel·lós i circuit eferent cerebel·lós–tàlem–cortical**





Per a finalitzar, hem de destacar que en els estudis de neuroimatge duts a terme també destaquen el paper del cerebel en l'aprenentatge motor i no motor, encara que hi continua havent resultats contradictoris.

En estudis fets durant les primeres fases d'aprenentatge, o quan s'adquireix més pràctica en la tasca, han mostrat una activació significativa de diverses regions cerebel·loses, com la vermis i el nucli dentat, el neocerebel dret lateral i anterior (Barris, Guàrdia, 2001).

### **Aprenentatges no associatius**

En aquest tipus d'aprenentatges, com és l'habitució, la memòria s'estableix per mitjà de reflexos automàtics, dels quals no en tenim cap tipus de control ni tan sols de coneixement. L'acte reflex és una unitat funcional que es produeix com a resposta a estímuls específics recollits per neurones sensorials.

**El mecanisme responsable de l'aprenentatge no associatiu és la disminució de la conducció excitatòria que succeeixen en les sinapsis de les neurones sensorials.** Això és degut a una disminució de la quantitat de neurotransmissor alliberat en les neurones presinàptiques com a conseqüència de la presentació repetida de l'estímul.

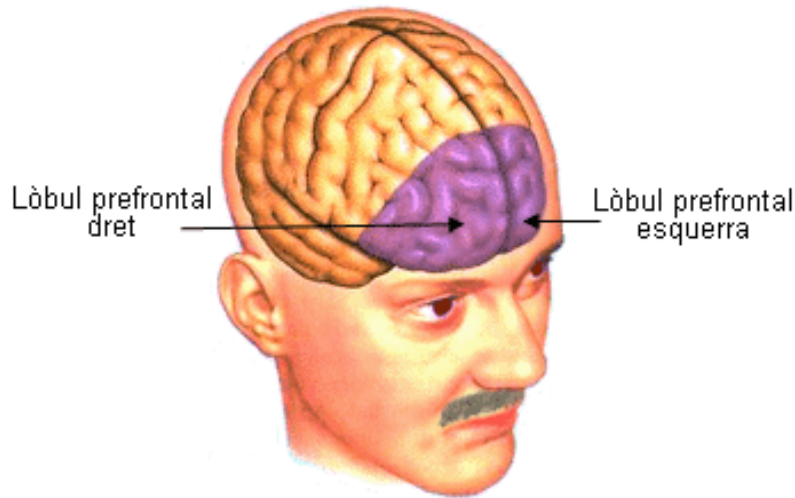
Els mecanismes cerebrals implicats en la memòria procedimental apunten, entre altres, als ganglis basals i el cerebel.

## **3.3. Memòria a curt termini: mecanismes cerebrals implicats**

### **3.3.1. Memòria de treball i lòbul prefrontal**

Actualment, a pesar que el lòbul frontal ocupa entre el 25% i el 35% del total de l'escorça cerebral, continua sent un gran desconegut. Algunes de les funcions cognitives que li són atribuïdes inclouen la planificació, la capacitat d'abstracció, el raonament, la capacitat d'inhibició, el control ambiental de la conducta, l'atenció, i també la participació en la memòria de treball.

### Imatge neuroanatòmica del lòbul prefrontal en relació amb el cervell i amb les seves divisions



Inicialment, i a causa dels trastorns amnèsics descrits en subjectes amb alguna lesió frontal, es creia que el lòbul frontal participava d'alguna forma tant en la memòria declarativa com en la procedimental, i en la memòria de treball. S'han descrit trastorns amnèsics en pacients amb tumors que afecten el lòbul frontal, en subjectes que han sofert un trencament d'aneurisma de l'artèria comunicant anterior o bé en lesions específiques del lòbul frontal. No obstant això, com que cap d'aquestes patologies són específiques del lòbul frontal, és possible que sigui la implicació d'altres regions les que originin aquests dèficits amnèsics. Per exemple, els tumors per infiltració o compressió d'estructures veïnes a l'escorça frontal poden produir afectacions patològiques en altres àrees cerebrals. O en el cas de subjectes amnèsics per trencament d'aneurisma de l'artèria comunicant anterior, que encara que el mal afecta la regió frontal medial, el mateix s'estén cap a estructures prosencefàliques basals, que també estan implicades en trastorns amnèsics.

La hipòtesi que el lòbul prefrontal pogués estar implicat en les funcions amnèsiques es va formar amb motiu dels estudis duts a terme en micos per Jacobsen que presentaven àmplies lesions prefrontals.

En aquests experiments, els micos eren sotmesos a dos tipus de tasques, una la "resposta demorada" (*delayed response*) i l'altra denominada tasca d'"alternança demorada" (*delayed alternation*). La prova de resposta demorada consistia a presentar una pansa sota un dels dos objectes que s'ensenyaven al mico. Per a escollir la pansa, el mico no havia de recordar l'objecte sota el qual es trobava la pansa sinó si la pansa estava situada en l'objecte situat a la dreta o a l'esquerra. És a dir, per a fer la prova correctament era necessari que el mico retengués en la ment la localització de la pansa durant l'interval de demora, en el qual el camp d'acció estava ocult a la vista. Els resultats d'aquest experiment van mostrar que amb intervals de temps molt curts, els micos feien la prova molt bé, no obstant això es va observar que el rendiment empitjorava a mesura que el temps de demora augmentava. Quan eren micos que tenien una lesió en el còrtex prefrontal els que feien aquesta prova, s'observava que l'executaven molt malament, fins i tot amb temps de demora molt curts (Le Doux, 1996; Squire, 1987).

Amb motiu dels resultats d'aquests estudis i d'altres investigacions similars es va plantejar que el lòbul prefrontal estava implicat en els processos de memòria a curt termini, concretament en la memòria de treball.

Amb anterioritat, vam veure com l'escorça **prefrontal medial** participa en els processos d'extinció de la memòria emocional o del condicionament de la por. En aquest cas, és l'escorça **prefrontal lateral** la que intervé amb més freqüència en la memòria de treball.

Els estudis realitzats per Patricia Goldman-Rakic i per Joaquín Fuster, dos dels investigadors més importants avui en dia, apunten també en aquesta direcció. L'escorça prefrontal lateral, segons aquests autors, està capacitada per a intervenir en els processos de memòria de treball, ja que té els punts de connexió amb els diferents sistemes sensorials (com el visual i l'auditiu), i també amb altres mecanismes neocorticals. També està connectada amb l'hipocamp i amb altres zones corticals que participen en la memòria a llarg termini.

En els estudis neuropsicològics realitzats a pacients amb lesions frontals s'ha observat que els pacients no presenten dèficits en tasques de reconeixement o evocació. Les alteracions apareixen quan la tasca amnèsica va més allà, quan s'ha d'evocar o reconèixer esdeveniments concrets.

És a dir, els pacients amb lesions frontals presenten dificultats quan han de recordar l'ordre d'esdeveniments similars. Per exemple, en un estudi fet en què es presentaven parells de colors, llums, tons, figures asimètriques, etc., amb un interval de temps de demora entre els parells d'estímuls, el subjecte havia d'assenyalar si el segon estímul presentat era igual o distint a l'anterior. Els resultats d'aquest experiment van indicar que els pacients amb lesions en el lòbul prefrontal resolien molt malament aquesta prova. Un altra prova en què aquests pacients solen presentar un rendiment molt baix és la prova de Brown-Peterson, que avalua la memòria a curt termini amb interferència. En aquesta prova es presenta als pacients una tríade de paraules o consonants que han de recordar després d'una prova distractora (com comptar de 100 a 0 de 4 en 4, o de 3 en 3).

La funció del lòbul prefrontal consisteix a organitzar i programar efectivament la conducta voluntària, suprimir qualsevol estímul que interfereixi i desenvolupar les respostes més apropiades per a adaptar-se al mitjà que ens envolta.

## 4. Conceptualització i dicotomies en la distinció dels tipus de memòria

### 4.1. Generalitats

La memòria és una funció cognitiva complexa que està íntimament relacionada amb l'aprenentatge; de fet, la memòria és una conseqüència de l'aprenentatge. Denominem **aprenentatge** la capacitat d'adquirir una informació nova mentre que la **memòria** inclou la capacitat de registrar, retenir i recuperar les experiències, habilitats i informacions prèviament adquirides o apreses per l'ésser humà, ja siguin conscientment o inconscientment.

Els estadis de memòria es coneixen com a codificació, consolidació i recuperació. Inicialment, la informació és emmagatzemada en un estat transitori i posteriorment convertida en un estat més durador, la **codificació**. Aquest procés de convertir memòries làbils en memòries més estables i permanents, que s'estabilitzen progressivament amb el pas del temps, es diu **consolidació**. L'últim estadi de memòria és la **recuperació** (o evocació); és a dir, la capacitat d'accedir a la informació emmagatzemada.

#### Processos funcionals de la memòria

Procés de memòria	Descripció
Codificació	Representa els processos mitjançant els quals la informació visual i auditiva o les habilitats motores són inicialment organitzades i processades per a la seva repetició immediata o recuperació posterior.
Consolidació	Són els processos encarregats de convertir memòries temporals en memòries més estables i permanents.
Recuperació	És el procés pel qual el material après o les habilitats són recuperades. Aquest procés pot ser conscient o inconscient.

### 4.2. Principals tipus de memòria

#### 4.2.1. Memòria a curt termini

La memòria a curt termini és una memòria temporal amb una capacitat d'emmagatzematge limitada, que pot durar des d'uns minuts a unes poques hores.

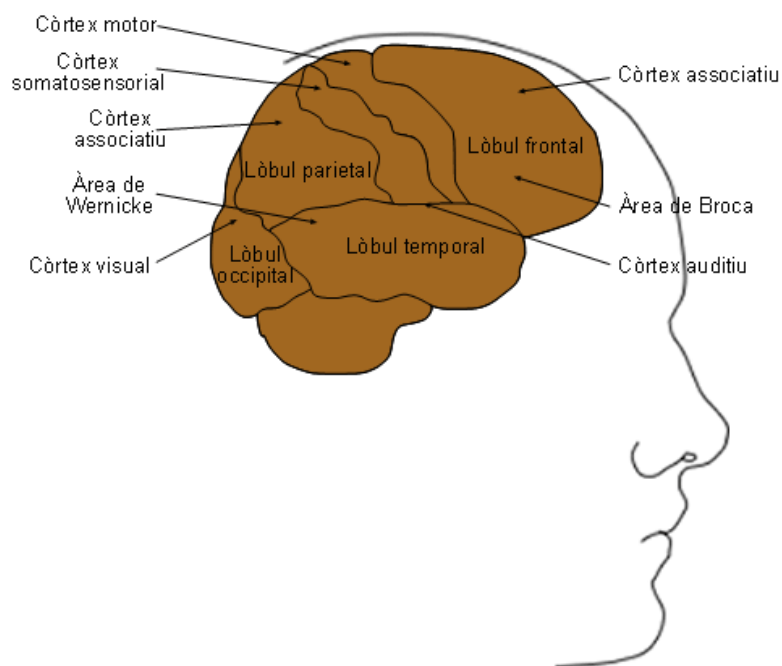
## Memòria sensorial

La memòria sensorial és el primer pas en l'entrada d'informació exterior al nostre cervell. Té una durada limitada d'uns mil·lisegons. Aquest tipus de memòria té lloc en els mateixos sistemes perceptius del nostre cervell, especialment en les regions corticals (escorces d'associació) on es crea una representació o còpia exacta dels estímuls percebuts. La memòria sensorial es classifica segons el processament neocortical en cadascuna de les principals maneres sensorials en:

- a) memòria visual o icònica;
- b) memòria auditiva o ecoica;
- c) memòria tàctil; i
- d) memòria olfactiva.

Una vegada s'han creat les memòries perceptives, aquestes es projecten en diverses àrees del cervell com el lòbul temporal medial i el diencèfal, on serà analitzat en el nostre banc personal de dades. D'aquesta manera, quan el model visual, auditiu, etc., és reconegut per la nostra memòria de coneixements i experiències passades podem reconèixer i identificar l'estímul. Per exemple, assaborir un aliment determinat pot fer-nos recordar una situació agradable o desagradable viscuda prèviament.

### Representació neuroanatòmica de les diverses localitzacions funcionals de l'escorça cerebral

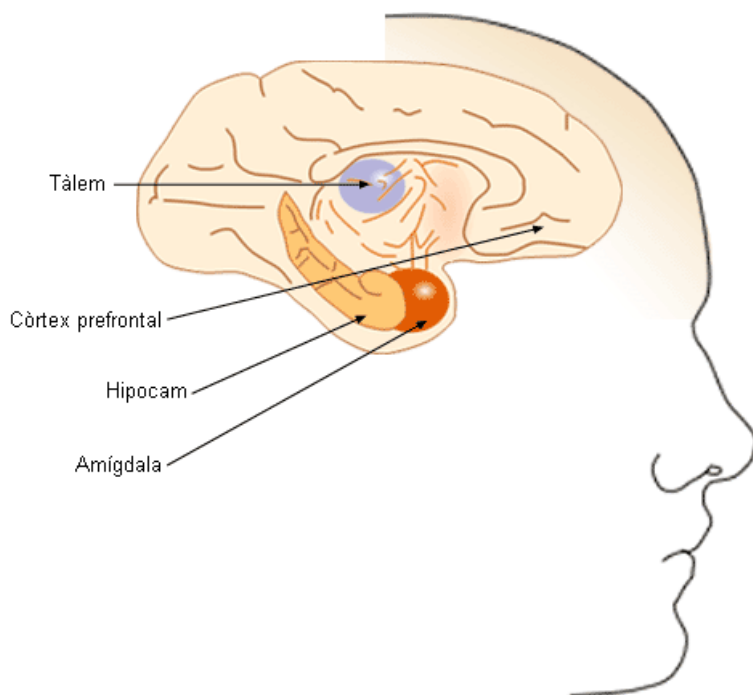


## Memòria de treball

En els últims anys, i amb motiu de les investigacions d'Alan Baddeley (1992), s'ha elaborat el concepte d'una variant de la memòria a curt termini que s'ha denominat **memòria de treball o *working memory***. La memòria de treball és molt ràpida i es desenvolupa en pocs segons o minuts, i es reté durant un període curt de temps. Aquesta memòria anomenada també operativa s'encarrega de mantenir la informació accessible durant el temps que sigui necessari per al seu processament. És el tipus de memòria que ens permet resoldre un problema, fer càlculs mentals, retenir algunes dades, etc., i fa que, per exemple, s'oblidi un número de telèfon quan s'ha marcat. A més, té una capacitat i una durada limitada, que la majoria dels investigadors ha fixat en set  $\pm$  dues unitats d'informació. Neuroanatòmicament sembla que té una localització en la regió anterolateral del lòbul prefrontal.

Hem de destacar que hi ha una discrepància sobre la similitud conceptual entre la memòria de treball i la memòria a curt termini que ens pot confondre. Hi ha alguns autors que consideren que la memòria de treball consisteix en una sèrie de processos neuronals que permeten la retenció, l'execució o la resolució d'una tasca en un moment determinat, i que formaria part de la classificació de la memòria a curt termini, que només es refereix a un mecanisme d'emmagatzematge temporal. No obstant això, hi ha autors que consideren que la memòria de treball i la memòria a curt termini són dos noms distints per al mateix concepte de procés cognitiu.

### Representació neuroanatòmica lòbul prefrontal



#### 4.2.2. Memòria a llarg termini

La memòria a llarg termini fa referència a la retenció d'informació de manera relativament permanent i il·limitada que perdura com a mínim unes 24 hores i pot arribar a durar tota la vida.

Una tècnica important per a comprendre neurobiològicament la memòria ha estat l'estudi de la plasticitat neuronal i la morfologia sinàptica. D'aquesta manera s'ha observat que la memòria de treball i la memòria a curt termini són creades immediatament estimulants inicialment els mateixos òrgans receptors sensorials que al seu torn estimularien les neurones aferents per mitjà de la transmissió sinàptica (mitjançant neurotransmissors com l'acetilcolina i el glutamat). Durant les primeres 3-6 hores, tampoc les podem diferenciar de la memòria a llarg termini, ja que ocorren simultàniament. No obstant això, la memòria a llarg termini es diferencia de la memòria a curt termini en els mecanismes moleculars implicats, ja que la "persistència" de la memòria a llarg termini necessita de l'expressió gènica, i això inclou des de la síntesi de noves proteïnes fins a canvis moleculars i estructurals, com per exemple la formació de noves sinapsis o l'augment del nombre d'espines.

Clínicament la memòria de treball, la memòria a curt termini i la memòria a llarg termini es coneixen com a memòria immediata, memòria recent i memòria remota.

Des del punt de vista de la neuropsicologia clínica podem considerar:

1) **la memòria immediata** com la capacitat de retenir informació i evocar-la immediatament sense que el subjecte centri la seva atenció en cap altra tasca.

2) **la memòria recent** és la capacitat d'evocar la informació prèviament presentada després d'un període de temps en el qual el subjecte ha centrat la seva atenció en altres tasques.

3) **la memòria remota** seria la capacitat de recordar i evocar esdeveniments del passat.

##### Contingut complementari

Alguns exemples de proves per a valorar la memòria immediata són la repetició de dígits del WAIS, els cubs de Corsi o el test de retenció visual de Benton.

##### Contingut complementari

Alguns exemples de proves per a valorar la memòria recent són la llista de paraules de Rey, figura de Rey o l'evocació de nous esdeveniments (què has esmorzat avui?, què vas fer ahir?, etc.).

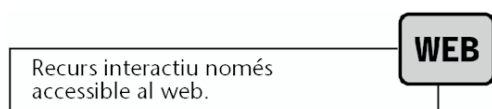
##### Contingut complementari

Per exemple, a quin col·legi vas anar?

## Amnèsia anterògrada i amnèsia retrògrada

Des de fa bastants anys, es coneix que una lesió bilateral cerebral en el lòbul temporal medial i en la línia mitja del diencèfal provoca dèficits de memòria. Les lesions en aquestes regions cerebrals dificulten la capacitat de crear noves memòries, **amnèsia anterògrada**, i també d'evocar memòries formades amb anterioritat a la lesió, **amnèsia retrògrada**. El cas més famós ha estat el del pacient HM (Scoville, Milner, 1957). El 1953 HM, de 27 anys d'edat, va ser sotmès a una resecció bilateral dels lòbuls temporals medials amb l'objectiu de medicar les severes crisis epilèptiques que patia i que no podien controlar-se farmacològicament. L'operació quirúrgica, que va consistir en l'extirpació del teixit cerebral que contenia els punts o focus principals de la malaltia, va resoldre amb èxit les crisis convulsives. No obstant això, a partir d'aleshores HM va presentar una profunda amnèsia anterògrada, oblidant els esdeveniments quotidians tan ràpidament com succeïen. Curiosament la capacitat intel·lectual es va mantenir intacta, i també la memòria immediata, el llenguatge i les habilitats socials. HM era capaç de recordar una petita quantitat d'informació sempre que no es distraigués. Tanmateix, aquesta memòria immediata no es consolida i quan deixa de fer esment de la tasca que fa, s'oblida per complet del que estava fent.

### Esquema



## Memòria declarativa

La memòria a llarg termini pot diferenciar-se al seu torn en memòria declarativa i memòria procedimental. Una classificació conceptualment similar és la de memòria explícita i memòria implícita respectivament, proposada per Daniel Schacter.

La **memòria declarativa**, correspon al que, en general, tots anomenem i coneixem per memòria. És la memòria d'esdeveniments, de persones, de conceptes, d'idees, de fets històrics, de rostres, etc.

La memòria declarativa, al seu torn, pot subdividir-se en memòria episòdica i memòria semàntica. La **memòria episòdica** es refereix a la informació d'esdeveniments i fets que la persona experimenta al llarg de la seva vida, contextualitzat en temps i espai, seria la informació autobiogràfica. La **memòria semàntica**, en canvi, es refereix al coneixement de la informació general del mitjà que ens envolta sense cap context temporoespacial. Per exemple: quina és la capital de França?



Les memòries declaratives es formen en regions medials del lòbul temporal (hipocamp i amígdala) i del diencèfal (cossos mamil·lars, nucli mediodorsal del tàlem).

### **Memòria procedimental**

La **memòria procedimental** consisteix en la retenció d'habilitats, procediments o normes mitjançant l'aprenentatge perceptual, d'estímul-resposta i motor, que necessita atenció encara que les persones no siguin necessàriament conscients d'això. La memòria procedimental sembla funcionar automàticament. Correspon a l'habilitat d'escriure a màquina, de conduir un cotxe o de cordar-se els cordons de les sabates.

Neuroanatòmicament la memòria procedimental té una localització que comprèn el circuit frontal-neoestriat i el cerebel.

La memòria declarativa i la memòria procedimental són, per tant, dos sistemes de memòria neuroanatòmicament i funcionalment distintes. És a dir, la lesió d'un sistema no implica necessàriament l'alteració de l'altre. Així, en el cas d'HM s'observa una incapacitat d'aprendre informació nova (memòria declarativa). No obstant això, quan ell i altres pacients amb amnèsia anterògrada s'estudien amb més atenció, s'observa que aquesta alteració amnèsica no implica una incapacitat de l'aprenentatge procedimental. De fet, es va veure que les capacitats bàsiques de l'aprenentatge perceptual (com reconèixer dibuixos incomplets), l'aprenentatge de resposta sensorial (com la discriminació de melodies) i l'aprenentatge motor (com la prova de dibuix en un mirall) es trobaven intactes. Contràriament, l'alteració de la memòria procedimental s'ha detectat en pacients amb demència subcortical amb afectació dels ganglis basals.

La memòria procedimental, al seu torn, s'ha subdividit en 4 grups separats:

- a) **Priming, memòria incidental o activació de l'estímul**, consisteix en la facilitat que presenta un individu per a detectar o identificar paraules o altres estímuls que han estat presentats prèviament com a resultat de la seva presentació prèvia. Per exemple: davant la presentació de la paraula *infermera*, el subjecte evoca la paraula *metge*. Algunes proves de valoració neuropsicològiques són el reconeixement visual d'objectes incomplets, completar dibuixos fragmentats, completar paraules fragmentades, etc.
- b) **Aprenentatge motor: habilitats i destreses**. Una gran part de la nostra conducta és motora, com menjar, nedar, conduir, escriure, etc. Les conductes motores s'adquireixen i perfeccionen amb la pràctica i encara que inicialment els moviments són voluntaris, maldestres i conscients, amb la pràctica aquestes conductes acaben sent automàtiques, precises i inconscients. Algunes proves de valoració neuropsicològica són la lectura repetida en mirall, els laberints de Porteus, la Torre d'Hanoi, etc.

- c) **Aprentatge associatiu.** Correspondria a la idea que com més freqüent s'aparellin dos estímuls, més fort estaran associats. Alguns exemples d'aprenentatge associatiu són el **condicionament clàssic** i el **condicionament operant**.
- d) **Aprentatge no associatiu:** Habitució i sensibilització. Un exemple d'**habitució** pot ser la reacció reflexa de sobresalt en resposta a un estímul inesperat. Per exemple, si estudiem en la biblioteca és molt possible que inicialment el soroll de la porta en tancar-se bruscament ens sobresalti. No obstant això, si l'estímul inesperat es repeteix (és a dir, el soroll de la porta tancant-se bruscament), la resposta reflexa de sobresalt disminuirà progressivament (perdrà intensitat) fins desaparèixer. Per contra, la **sensibilització** es refereix a l'augment de la reacció davant els successos ambientals, és a dir a mesura que es presenta l'estímul inesperat la nostra resposta reflexa s'incrementarà.

## Activitats

### Activitat 1

Seria correcte dir que Paul Broca va proposar que el control cerebral del llenguatge sigui en el lòbul frontal esquerre? Desenvolupa la teva resposta breument.

### Activitat 2

Assenyaleu les diferències i semblances entre les propostes clàssiques i el model de Marsel Mesulam. Desenvolpeu aquest tema breument.

### Activitat 3

Seleccioneu la resposta correcta.

En un resum dels plantejaments de Carl Wernicke sobre la relació cervell-llenguatge, direm que:

- a) Proposa un sistema bidireccional de fibres d'associació des del gir temporal superior a l'àrea de Broca.
- b) Qüestiona l'existència d'un centre per al control de la parla en el lòbul frontal esquerre.
- c) Defineix l'afàsia de conducció.

### Activitat 4

Seleccioneu la resposta correcta.

Les propostes de tipus hol·lístic o no localitzacionistes sobre la relació cervell-llenguatge:

- a) Fan classificacions de les afàsies similars a les proposades pels connexionistes.
- b) Neguen l'existència de l'afàsia.
- c) Neguen que les afàsies es deguin a lesions cerebrals.

### Activitat 5

Seleccioneu la resposta correcta.

En estudiar el model de Norman Geschwind, podem concloure que:

- a) Es tracta d'un model connexionista.
- b) No accepta la implicació del gir angular en el procés de lectura.
- c) Nega l'existència de les afàsies transcorticals.

### Activitat 6

Seleccioneu la resposta correcta:

El model neural del llenguatge de Damasio i Damasio (1992) inclou:

- a) La participació de les àrees perisilvianes anteriors.
- b) La participació dels girs temporals mitjà i inferior en la recuperació de verbs.
- c) La negació de la participació del fascicle arquejat.

### Activitat 7

Dibuixeu un esquema de l'organització de les vies visuals i assenyaleu on situaríeu una paraula perquè es projectés a l'escorça visual esquerra.

### Activitat 8

Assenyaleu la resposta correcta.

Una de les principals evidències que el cervell és anatòmicament asimètric la trobem en el fet que:

- a) El *planum temporale* dret sol ser més gran que l'esquerre.
- b) La majoria de les àrees del gir temporal superior solen ser més grans en l'hemisferi esquerre.
- c) L'àrea Tpt esquerra és més gran que la dreta, en la majoria dels casos estudiats.

### Activitat 9

Assenyaleu la resposta correcta.

Actualment, el concepte de dominància cerebral es refereix a:

- a) La dominància de l'hemisferi esquerre en els aspectes cognitius.
- b) La competència exclusiva de l'HI per al llenguatge i de l'HD per als processos espacials.
- c) La major competència d'un hemisferi cerebral respecte a l'altre per a una determinada funció.

#### **Activitat 10**

Assenyaleu la resposta correcta.

Prenent en el seu conjunt les diverses evidències, podem dir que l'HD participa en alguns aspectes del llenguatge, per exemple:

- a) En anàlisis fonològiques complexes.
- b) En processos lèxics–semàntics.
- c) En processos sintàctics complexos.

## **Solucionari**

### **Autoavaluació**

1. Resposta oberta
2. Resposta oberta
3. c)
4. a)
5. a)
6. b)
7. Resposta oberta
8. c)
9. c)
10. a)

## Bibliografia

- Abel, T., Kandel, E. (1998). Positive and negative regulatory mechanisms that mediate long-term storage. *Brains Research Reviews*, 26, 360-378.
- Allegri R. F., Harris P. (2001). La corteza prefrontal en los mecanismos atencionales y la memoria. *Revista de Neurología*, 32, 449-453.
- Arriada, N., Otero, E., Corona, T. (1999). Conceptos actuales sobre cerebelo y cognición. *Revista de Neurología*, 29, 1075-1082.
- Baddeley, A. (1992). Working memory. *Science*, 255, 556-559.
- Barrios M., Guàrdia J. (2001). Relación del cerebelo con las funciones cognitivas: evidencias neuroanatómicas, clínicas y de neuroimagen. *Revista de Neurología*, 33, 582-591.
- Binder, J. R. et al. (1997). Human brain language areas identified by functional magnetic resonance imaging. *The Journal of Neuroscience*, 17, 353-362.
- Carlson, N. R. (1996). *Fundamentos de Psicología Fisiológica*. Prentice-Hall Hispanoamericana.
- Cohen, N. J., Squire, L. (1980). Preserved learning and retention of pattern-analyzing skill in amnesia: dissociation of knowing how and knowing that. *Science*, 210, 207-209.
- Damasio, A. R. et al. (1996). Failure to respond autonomically to anticipated future outcomes following damage to prefrontal cortex. *Cerebral Cortex*, 6, 215-225.
- Damasio, A. R., Damasio, H. (1992). Cerebro y lenguaje. *Investigación y Ciencia*, 194, 59-66.
- Davis, M. (1998). Are different parts of the extended amygdala involved in fear versus anxiety?. *Biological Psychiatry*, 44, 1239-1247.
- Deus, J., Pujol, J., Espert, R. (1996). Memoria y ganglios basales: una revisión teórica. *Psicología Conductual*, 4, 3, 337-361.
- Fuster, J. M. (1994). *Memory in the cerebral cortex*. Cambridge: Bradford Book/The MIT Press.
- Geschwind, N., Levitsky, W. (1968). Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region. *Science*, 161, 186-187.
- Geschwind, N. (1979) El lenguaje y el cerebro. R. F. Tompson (Ed.). *Psicología Fisiológica, Selecciones de Scientific American*. Madrid: Blume.
- Horel, J. A. (1978). The neuroanatomy of amnesia: A critique of the hippocampal memory hypothesis. *Brain*, 101, 403-445.
- Johnson, M. K., Kim, J. K., Risse, G. (1985). Do alcoholic Korsakoff's syndrome patients acquire affective reactions? *Journal of Experimental Psychology: Learning, Motivation and Cognition*, 11, 3-11.
- Junqué, C., Barroso, J. (1994). *Neuropsicología*. Madrid: Síntesis.
- LeDoux, J. (1993). Emotional memory systems in the brain. *Behavioural Brain Research*, 58, 69-79.
- LeDoux, J. (1996). *El cerebro emocional*. Barcelona: Ariel/Planeta.
- LeDoux, J. (1998). Fear and the brain. Where we have been, and where we are going?. *Biological Psychiatry Research*, 58, 69-79.
- LeMay, M. (1982). Morphological aspects of human brain asymmetry. *Trends in neuroscience*, 5, 273-275.
- Martínez, J. L., Barea-Rodríguez, E. J., Derrick, B. E. (1998). Long-term potentiation, long-term depression and learning. J. L. Martínez, R. Kesner (Eds.). *Neurobiology of learning and memory*. San Diego: Academic Press.
- McGaugh, J. L. (2000). Memory-a century of consolidation. *Science*, 287, 248-251.
- Mesulam, M. (1990). Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language and memory. *Annals of Neurology*, 28, 597-613.

- Milner, B. (1965). Memory disturbance after bilateral hippocampal lesions. P. Milner, S. Glickman (Eds.). *Cognitive Processes and the Brain*. Princeton: Van Nostrand.
- Mishkin, M. (1978). Memory in monkeys severely impaired by combined but not separate removal amygdala and hippocampus. *Nature*, 273, 297-298.
- Pandya, D. N., Karol, E. A., Heilbronn, D. (1971). The topographical distribution of interhemispheric projections in the corpus callosum of the rhesus monkey. *Brain Research*, 32, 31-43.
- Phelps, E. A., Anderson, A. K. (1997). Emotional memory: What does the amygdala do?. *Current Biology*, 7, 311-314.
- Raichle, M. (1994). Representación visual de operaciones mentales. *Investigación y Ciencia*, 213, 22-29.
- Rogan, M. T., LeDoux, J. (1996). Emotion: system, cells, synaptic plasticity. *Cell*, 85, 469-475.
- Schacter, D. L., Graf, P. (1986). Effects of elaborative processing on implicit and explicit memory for new associations. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*, 12, 3, 432-444.
- Scoville, W. B., Milner, B. (1957). Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology and Psychiatry*, 20, 11-21.
- Squire, L. R. (1987). *Memory and brain*. New York: Oxford University Press.
- Squire, L. R., Zola-Morgan, S. (1991). The medial temporal lobe system. *Science*, 253, 1380-1386.
- Squire, L. R. (1992). Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys and humans. *Psychological Reviews*, 99, 2, 195-231.
- Warrington, E., Weiskrantz, L. (1979). Conditioning in amnesic patients. *Neuropsychologia*, 17, 187-194.
- Warrington, E., Weiskrantz, L. (1982). The effect of prior learning on subsequent retention in amnesic patients. *Neuropsychologia*, 20, 233-248.
- Zola-Morgan, S., Squire, L. R. (1990). The primate hippocampal formation: evidence for a time-limited role in memory storage. *Science*, 250, 288-290.
- Zola-Morgan, S., Squire, L. R., Amaral, D. G. (1986). Human amnesia and the medial temporal region: enduring memory impairment following a bilateral lesion limited to field CA1 of the hippocampus. *Journal of Neuroscience*, 6, 2950-2967.

