



Artículo de Revisión

Sustrato neuronal de la memoria de trabajo espacial

Spatial working memory and its neural substrate

Juan M Gutiérrez-Garralda*, Juan Fernández-Ruiz

Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Medicina. Departamento de Fisiología

Resumen

La memoria de trabajo espacial (MTE) es el mantenimiento limitado y de corta duración de información espacial, que permite su manipulación y uso en un futuro inmediato. Debido a que la memoria no es un fenómeno directamente observable, esta debe ser considerada un constructo abstracto del cual se pueden hacer inferencias comprobables. La MTE se encuentra tan automatizada, que la mayor parte del tiempo no nos percatamos que la estamos utilizando, a menos que esta funcione incorrectamente produciendo errores. La MTE es susceptible a una gran cantidad de errores y sesgos, como el sesgo de dirección foveal, en el cual la posición de un estímulo se recuerda como más cercana a la fovea que la posición verdadera. Los errores no parecen afectar el desempeño general de la MTE.

Existen dos acercamientos en cuanto al estudio de la MTE; el estudio psicofísico se realiza para conocer sus características, límites y umbrales; el estudio psicofisiológico, busca conocer el sustrato neuronal entre el cerebro y la MTE. Los estudios psicofisiológicos de la MTE muestran una activación importante en el lóbulo prefrontal tanto en humanos como en otros primates no-humanos. Algunas hipótesis han cuestionado si existen áreas específicas en la corteza involucradas en áreas prefrontales de acuerdo al tipo de memoria de trabajo, o de acuerdo al tipo de procesamiento de la memoria. Otros autores, sugieren que dicha diferenciación no es observable y proponen que la memoria es procesada de una manera global por el lóbulo prefrontal y otras áreas auxiliares.

Palabras clave: Alocéntrica, Degradación, Egocéntrica, Espacial, Información, Memoria.

Abstract

Spatial working memory (SWM) is the limited and short lived maintenance of spatial information. It allows the manipulation of this information in short periods of time. Because memory is not a phenomenon that is directly observable, it must be considered an abstract construct from which inferences can be made. SWM is so automatized that most of the time we are not aware that we are using it unless it is malfunctioning or producing mistakes. SWM is prone to a large amount of mistakes and biases, e.g. directional foveal bias, in which the position of stimuli is remembered as closer to the fovea than the real position. These mistakes and biases do not seem to affect the overall performance of SWM.

There are two approaches when it comes to research of SWM; the psychophysics approach is primarily concerned with understanding the characteristics, limits and thresholds; the psychophysiological approach of SWM is concerned the neural correlation between the brain and SWM. Psychophysiological studies of SWM have shown the important role the frontal lobe plays in this task in both humans and non-human primates. Some hypothesis have questioned if there are specific areas in the cortex which are involved in processing different forms of SWM, or if this distinction is related to the kind of processing of SWM. Even more research has suggested that there is no such distinction and memory is processed in a global manner by the prefrontal lobe and other auxiliary areas.

Key words: Allocentric, Degradation, Egocentric, Spatial, Information, Memory.

Correspondencia: Dr. Juan M Gutiérrez-Garralda, Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Medicina. Departamento de Fisiología, Laboratorio de Psicofisiología. Ciudad Universitaria, UNAM. Ciudad de México, D.F., Correo: gutierrezgarralda@gmail.com

Este es un artículo de libre acceso distribuido bajo los términos de la licencia de Creative Commons, (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>), que permite el uso no comercial, distribución y reproducción en algún medio, siempre que la obra original sea debidamente citada.



Contenido:

I. Introducción

I.1 Memoria de trabajo

I.2 Marcos de referencia

I.3 Memoria topográfica

I.4 Estudios de psicofísica de la MTE

I.5 Estudios psicofisiológicos de la MTE

I.6 Vías visuales neuronales

I.7 Áreas neuroanatómicas de la memoria de trabajo

I.8 Dificultades en el estudio de la memoria de trabajo especial

2. Conclusión

3. Agradecimientos

4. Bibliografía

I. Introducción

Desde que se describió el concepto de memoria de trabajo en 1986,¹ distintos investigadores se han dado a la tarea de explorar las diferentes modalidades que le subyacen. Durante los últimos años se han dado grandes avances en el conocimiento de este tema, el cual parece ser mucho más complejo de lo que se creía. El componente espacial de la memoria de trabajo ha sido estudiado desde múltiples perspectivas, y el conocimiento que tenemos tanto conductual como psicofisiológico ha dado grandes pasos gracias a la tecnología y las nuevas técnicas que se tienen en computación y adquisición de imagen. La tomografía por emisión de positrones (PET) y la resonancia magnética funcional (RMf) son ejemplos de técnicas que han permitido avanzar el conocimiento neuropsicológico de forma acelerada. En este artículo, se revisan algunos de los avances más importantes que se tienen al momento sobre la memoria de trabajo espacial, así como posibles líneas de investigación a seguir para enriquecer aún más el conocimiento que se tiene de este concepto.

I.1 Memoria de trabajo

La MTE se refiere al almacenamiento por un tiempo corto y limitado de información espacial, la cual está relacionada a la posición

de los objetos en el medio ambiente. Como implica su definición, esta memoria sólo se mantiene por un corto tiempo para un uso inmediato, ya que poco después de ser almacenada, esta información es degradada o bien reemplazada por nueva información.

La MTE es una función que se utiliza de forma constante y de la cual no nos percatamos fácilmente. Sin ella, sería imposible manejarnos en el espacio y estaríamos propensos a cometer muchos errores conductuales. Debido a que no es directamente observable, es necesario estudiarla como un constructo abstracto. Un constructo abstracto se refiere a una serie teórica de procesos que son útiles en la representación de información,² Diversos autores han tratado de categorizarla y describirla de acuerdo a distintos modelos buscando una comprensión más clara de la memoria. El modelo más aceptado sobre la arquitectura de la memoria es el que propusieron Baddeley y Hitch.³ Este modelo fue denominado *memoria de trabajo* y se ha convertido en el modelo principal en el estudio de la memoria de corta duración.¹ El modelo de memoria de trabajo es un sistema en el cual la memoria es un almacenamiento temporal a corto plazo que funciona a través de un sistema ejecutivo central y dos subsistemas esclavos: una pizarra visoespacial y un circuito fonológico (Figura 1).⁴

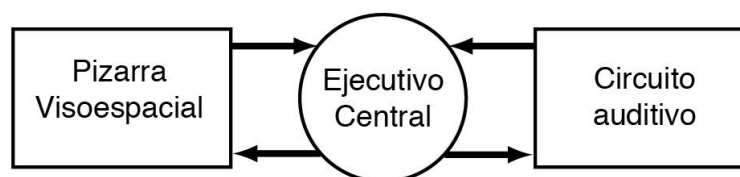


Figura 1. Modelo de la memoria de trabajo de (Baddeley & Hitch, 1976).

El ejecutivo central es un sistema flexible, responsable de administrar y regular los subsistemas esclavos y que se encarga de dirigir la atención y “decidir” qué información almacenar. La pizarra visoespacial es un subsistema que contiene información visual y

espacial. Es en este subsistema en el que se puede ubicar a la MTE. Aunque en un principio el modelo de memoria de trabajo sólo contenía dos subsistemas, Baddeley añadió un tercer componente a su teoría más tarde: el buffer episódico.⁵ Este componente se encarga de

vincular a través de los subsistemas la información visual, espacial y verbal en orden cronológico. El modelo de Baddeley resuelve algunos problemas que se tenían con el modelo

clásico (modal) de la memoria a corto y a largo plazo (Figura 2)^{6, 7, 8} al grado que se ha convertido en el modelo estándar cuando se estudia la memoria de corta duración.

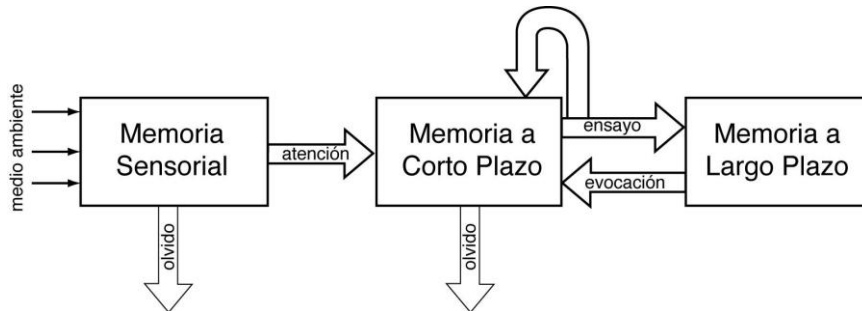


Figura 2. Modelo modal de la memoria de (Atkinson & Shiffrin, 1968).

La memoria de trabajo es observable desde muy temprana edad y se han realizado estudios en niños, los cuales demuestran el uso de esta capacidad desde los 8 años de edad,⁹ aunque es posible que ya se tenga desde antes.

Parte del éxito de este modelo se debe al descubrimiento de dos vías visuales que comienzan en la corteza visual primaria, las cuales proyectan hacia distintas áreas de la corteza; una hacia el lóbulo temporal y otra hacia el lóbulo parietal, lo cual sugiere que la información visual es procesada en diferentes áreas dependiendo de su naturaleza (una vía asociada a la información sobre la posición espacial de los objetos y una vía con información asociada a la representación y reconocimiento de los objetos).¹⁰ Posteriormente, estudios de RMNf demostraron que parecen existir dos áreas en la corteza que se especializan de acuerdo al tipo de memoria de trabajo que se está procesando. Sobre todo parece existir una diferencia entre la corteza prefrontal dorsolateral y ventromedial.¹¹ Estos hallazgos concuerdan con el modelo de Baddeley, en el sentido que dos distintas vías neurofisiológicas funcionan de forma independiente en el procesamiento de información, al igual que los subsistemas del modelo de memoria de trabajo.

1.2 Marcos de referencia

Toda la información espacial requiere de un plano o marco de referencia sobre el cual basarse para tener sentido. Sin estos planos, sería imposible orientarse en el espacio ya que la información espacial no tendría una estructura sobre la cual construir la información. Los marcos de referencia son representaciones mentales que contienen la información espacial de los objetos que nos rodean. Un marco de referencia espacial es una manera en la que se puede representar la localización de distintas entidades en el espacio.¹² Solamente existen dos marcos de referencia y la información espacial solamente puede codificarse a través de uno o el otro. Los marcos o planos de referencia que pueden utilizarse son: (1) en función de la posición del observador y (2) en función de la posición de un objeto en relación a otros objetos. Cuando la información espacial se basa en la posición del observador, es decir, en el marco de referencia interno, se le llama memoria egocéntrica. Esta información es construida a partir del lugar en el que el observador percibe los datos espaciales. Cuando la información espacial se construye en referencia a otros objetos, es decir, con un marco de referencia externo, se le llama memoria allocéntrica (o exocéntrica).¹³ Por ejemplo, cuando queremos

recordar el lugar en el que hemos guardado un libro, lo podemos hacer de acuerdo a un marco de referencia interno o egocéntrico (el libro se encuentra a mi derecha, aproximadamente 40 centímetros), o lo podemos hacer de acuerdo a un marco de referencia externo o aloécéntrico (el libro que busco se encuentra a la derecha del diccionario, y a la izquierda de la enciclopedia). Es posible estudiar las diferencias que existen si se utiliza un marco de referencia en lugar del otro en distintos procesamientos espaciales. También se ha demostrado que la información es distinta, y específica de acuerdo al marco de referencia que se está utilizando.¹⁴ Estas diferencias en el procesamiento de información espacial de acuerdo al marco de referencia también parece afectar la forma en que la información es procesada a nivel cerebral.

Galati et al.,¹⁵ encontraron diferencias neuroanatómicas de acuerdo al marco de referencia que se está utilizando: en primer lugar, descubrieron una red bilateral fronto-parietal, localizada primordialmente en el hemisferio derecho para el procesamiento que utiliza un marco de referencia egocéntrico. Por otro lado, el procesamiento aloécéntrico muestra una actividad unilateral mucho menos extensa que el anterior. Neggers et al.,¹⁶ realizaron un estudio de resonancia magnética nuclear funcional (RMNf), en el que la señal de la oxigenación en la sangre (señal BOLD por sus siglas en inglés) en el lóbulo parietal superior aumenta durante procesamientos de tipo egocéntrico, pero no duramente procesamientos aloécéntricos. Asimismo, encontraron una respuesta BOLD negativa durante los juicios aloécéntricos en el giro superior temporal, lo cual puede suponer una disminución de actividad neuronal durante esta condición. Otros autores^{17, 18} han tratado de replicar estos hallazgos, pero no han podido encontrar estas diferencias psicofisiológicas, por lo que proponen que la información espacial es procesada de forma paralela sin importar el marco de referencia que se esté utilizando. Una de las ventajas del marco de referencia egocéntrico es que permite la navegación en el espacio. El procesamiento de información espacial de los objetos que nos

rodean se encuentra en constante actualización, de otra forma la navegación por el espacio sería imposible. Esta información puede ser almacenada en lo que se conoce como *memoria topográfica*.

1.3 Memoria topográfica

La memoria topográfica puede definirse como la habilidad de orientarse en el espacio, de reconocer y seguir un itinerario, y de reconocer lugares familiares.¹⁹ No existe un consenso de si la memoria topográfica debe considerarse parte de la memoria espacial o si se trata de un constructo independiente. No podemos negar el hecho de que la memoria topográfica contiene elementos espaciales. Sin embargo, su constitución parece ser diferente a tal grado que pudiera considerarse un fenómeno independiente, aunque utilice recursos de la memoria de trabajo espacial. Mientras que la mayor parte de los estudios de memoria espacial muestran activación en áreas de la corteza cerebral, la memoria topográfica parece estar localizada en áreas parahipocampales.^{20, 21}

1.4 Estudios de psicofísica de la MTE

La memoria de trabajo espacial se puede enmarcar dentro del concepto de la pizarra viso-espacial, de acuerdo al modelo de memoria de trabajo de Baddeley y Hitch.³ Aunque los subsistemas esclavos se han estudiado de forma exhaustiva, aún no se ha profundizado en el aspecto espacial de la pizarra viso-espacial. Una de las formas de abordar este fenómeno es la caracterización de la capacidad humana para procesar, almacenar y manipular la información espacial. Esta caracterización de los umbrales de cualquier fenómeno psicológico es conocida como *psicofísica*. Los estudios psicofísicos de cualquier proceso psicológico arrojan información fundamental a partir de la cual se puede generar más conocimiento. La MTE ha sido sometida a estudios psicofísicos que buscan determinar los umbrales de la detección espacial, así como los errores y tendencias durante el ejercicio de codificar y después evocar esta información.²² Uno de los problemas más importantes en el estudio de la

MTE es que existen errores visuales que ocurren desde la percepción, lo cual puede afectar la información que se codifica en la memoria. Si no es posible conocer el grado de error que existe en la percepción, ¿cómo estudiar los errores que afectan el desempeño de la MTE y cómo es posible discernirlos con la distorsión provocada únicamente por la memoria? Es prácticamente imposible distinguir un error perceptual de un error generado a partir de procesamiento post-perceptual. Los errores pueden ser provocados por la percepción, por el procesamiento de la información, o por la interacción de ambos sistemas. Por ejemplo, el fenómeno de tendencia foveal (*foveal bias*) es un error en el cual el sujeto reproduce una localización espacial con un sesgo en dirección de la fovea. Los estudios que se habían hecho sobre este fenómeno sugerían que el error se debía a un sesgo mnemónico.²³ Sin embargo, publicaciones más recientes proponen que el error puede ocurrir desde la visión y que la atención parece tener un papel más importante de lo que se creía en este fenómeno.²⁴ La ilusión de Fröhlich es otro fenómeno en el cual se muestra un error consistente a través de distintas pruebas. Cuando un estímulo está en movimiento y el sujeto debe reportar el primer o el último lugar donde este estuvo visible, existe un ligero sesgo en dirección del movimiento de dicho estímulo. Debido a que para cualquier estudio de este fenómeno todo sujeto necesita tiempo para contestar en la prueba y utiliza recursos y procesamientos mnemónicos, es prácticamente imposible saber si el sesgo se debe a procesos de la memoria o a procesos visuales. Algunos autores, como Müsseler & Aschersleben²⁵ creen que el fenómeno se debe a procesos atencionales. La mayor parte de las conclusiones de los estudios que buscan responder estas interrogantes indican que los sesgos y errores de la MTE se deben a una combinación tanto de procesos visuales como de errores mnemónicos de procesamiento espacial. En un estudio que comprendía cuatro distintos protocolos, Werner & Diedrichsen³⁰ determinaron que las distorsiones espaciales son multifactoriales. Los sesgos y errores dependen de variables que interactúan con el

procesamiento espacial. Por ejemplo, la presencia de puntos de referencia, estímulos distractores, grado de la excentricidad retinal en la que se percibió el estímulo, e incluso la distancia entre la posición del estímulo y el borde de la pantalla.²⁶

1.5 Estudios psicofisiológicos de la MTE

Una parte esencial en la comprensión de la memoria de trabajo espacial es el estudio psicofisiológico de este fenómeno. Los estudios psicofísicos de la MTE pueden determinar los umbrales y el desempeño humano en diferentes contextos sin embargo, no son capaces de arrojar información sobre la función neuronal. Para el estudio de un fenómeno cognitivo como la MTE, es necesario primero determinar las características psicofísicas, antes de estudiar su efecto psicofisiológico.

1.6 Vías visuales neuronales

La información visual es capturada en la retina y viaja por distintas áreas subcorticales antes de llegar a la corteza visual primaria. Posteriormente, la información es transportada a otras partes de la corteza cerebral en donde otros procesamientos son llevados a cabo. Gracias a distintos experimentos en primates no humanos, se sabe que la memoria visual es procesada en áreas prefrontales de la corteza.^{27, 28, 29} En 1982, Ungerleider y Mishkin demostraron a través de experimentos en primates que existen dos vías de procesamiento de información visual; una vía ventral occipital-temporal o vía del “qué”, la cual identifica las cualidades de un objeto, y una vía dorsal occipital-parietal o vía del “dónde”, la cual identifica la posición espacial del objeto.¹⁰ Estas vías transportan información visual a distintas áreas de la corteza. Su descubrimiento llevó a subsecuentes experimentos que buscaban demostrar la existencia de redes neuronales separadas en la corteza prefrontal ligadas a la memoria de trabajo. Una de las críticas que se ha hecho a la hipótesis de las dos vías es que se ha descubierto que las vías parecen estar altamente interconectadas. La evidencia proveniente del estudio de ilusiones visuales, en específico la ilusión de Ebbinghaus (Figura 3), sugiere que existen errores

perceptuales, los cuales no son observables cuando el sujeto realiza una acción, como la de calcular el tamaño de los círculos con el dedo pulgar e índice.³⁰

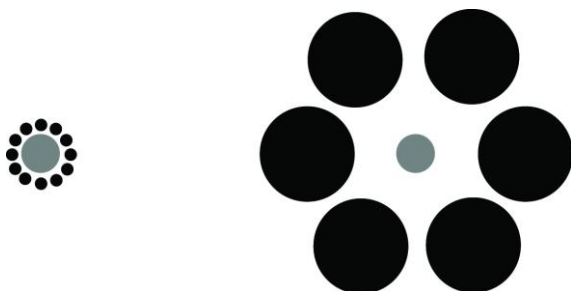


Figura 3. Ilusión de Ebbinghaus. Aunque son del mismo tamaño, el disco gris de la izquierda parece más grande que el disco gris de la derecha (Goodale y Milner, 1992).

En otras palabras, aunque en la ilusión de Ebbinghaus los círculos interiores se perciben como si fuesen de distinto tamaño, las acciones motoras guiadas a través de la visión no están sujetas a la misma distorsión. Estos hallazgos fueron confirmados por Glover y Dixon.³¹ Estos investigadores mostraron que la ilusión afecta la orientación de la mano al principio, pero que los sujetos corrigen conforme la trayectoria de la acción guiada. Franz et al.,³² concluyeron que esta distorsión es observable incluso en acciones motoras y que los sujetos no corrigen durante la trayectoria. Esto pone en duda los hallazgos de Goodale y Milner por lo que se requiere de un estudio más profundo para su aclaración.

Ya sea que la ilusión óptica sea observable en acciones motoras guiadas o no, fue gracias a la hipótesis de las dos vías de Ungerleider y Mishkin,¹⁰ que se sentaron las bases para el descubrimiento de áreas dedicadas a procesamientos cognitivos específicos. A partir de este momento el estudio de la MTE se enfocó en la interrogante sobre si es posible distinguir áreas en la corteza prefrontal que se dedican a cierto tipo de procesamiento mnemónico, ya que la diferencia entre la memoria enfocada a tareas espaciales y tareas

de forma o apariencia es discernible a nivel conductual.³³

1.7 Áreas neuroanatómicas de la memoria de trabajo

Courtney et al.,¹¹ utilizaron resonancia magnética funcional en un experimento en el que se le mostró diferentes rostros humanos a una muestra de sujetos y se les pidió que consignaran a la memoria. También se les pidió que memorizaran información espacial sobre los mismos estímulos, sólo que la información visual fue pasada por un filtro de distorsión. De esta forma, los estímulos contenían la misma cantidad de información visual, aunque no era posible distinguir los rostros de estos estímulos. Courtney observó con los resultados de este experimento, que existen dos áreas en la corteza prefrontal ligadas a procesar memoria de trabajo espacial de acuerdo al contenido de información. El área dorsolateral-medial procesa memoria de trabajo espacial, mientras que el área ventrolateral-medial se encarga de la memoria de trabajo facial. Estas áreas prefrontales parecen confirmar la hipótesis de las dos vías visuales de Ungerleider y Mishkin.

Este hallazgo, propició una serie de análisis tratando de replicar el experimento. Después de una serie de experimentos, D'Esposito et al.,³⁷ rechazaron que la memoria de trabajo se encuentre organizada en una subdivisión rostral/ventral en el cortex prefrontal. En cambio, sugirieron que existe una organización hemisférica (izquierdo para la información no-espacial, derecho para la información espacial).³⁴ Utilizando memoria de trabajo espacial, pero intercambiando el estímulo de los rostros humanos por objetos abstractos, Owen et al.,³⁵ rechazaron también la idea de una organización rostral/ventral y sugieren que regiones específicas del cortex prefrontal lateral llevan a cabo contribuciones ejecutivas funcionales idénticas para la memoria de trabajo ya sea espacial o no-espacial. Posteriormente, Owen et al.,³⁶ propusieron que la división rostral/ventral puede ser válida, pero que esta no depende de la naturaleza de la memoria de trabajo (espacial o no-espacial) sino al tipo de procesamiento que se le da a

dicha información. Owen ideó un experimento tipo *n-back* en el cual el observador debe recordar la posición en que apareció un estímulo (Figura 4).

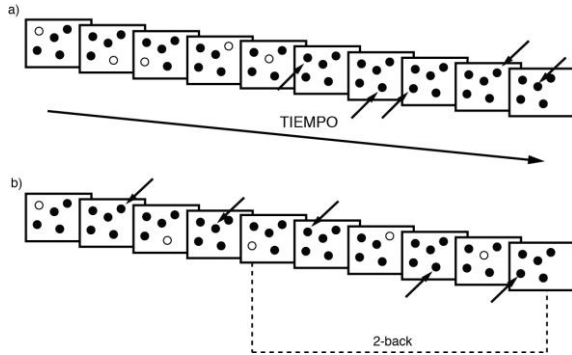


Figura 4. Experimento de Owen et al., 1999. (a) Los sujetos recuerdan cinco posiciones secuenciales. Posteriormente, reproducen estas posiciones (flechas negras). (b) Los sujetos responden después de cada exposición e indican cuál fue el estímulo mostrado dos pasos anteriores.

Cuanto mayor sea el número de estímulos a recordar antes de responder, se requiere de una mayor carga mnemónica, así como una constante actualización de la información. De esta forma, se llegó a la conclusión de que existe una mayor actividad en ambas regiones (ventrolateral y dorsolateral) cuando la información debe ser actualizada y manipulada constantemente (*n-back*), mientras que una tarea de memoria de trabajo simple, sólo muestra actividad en la región ventrolateral del cortex prefrontal de hemisferio derecho.³⁶ En otro experimento, se le pidió a los sujetos que memorizaran una serie de letras. Posteriormente, se les pidió que alfabetizaran mentalmente las letras memorizadas o que las recordaran en el orden en que fueron desplegadas. Este experimento tenía la finalidad de observar y comparar la manipulación de la información mnemónica en contraste del mantenimiento mnemónico simple de la información. Los resultados encontraron activación en ambas regiones previamente mencionadas. Sin embargo, la activación en la región dorsolateral fue mayor durante la manipulación (alfabetización) de la

información.³⁷ Glahn et al.,³⁸ llegaron a una conclusión parecida con su experimento de memoria espacial, sugiriendo que el área ventrolateral únicamente muestra activación durante las cargas mnemónicas más elevadas. Utilizando nuevamente la técnica de *n-back* Postle et al.,³⁹ trataron de observar esta separación, sin embargo llegaron a la conclusión de que el desempeño de la memoria de trabajo no puede dissociarse de la actividad cortical prefrontal. Asimismo, sugirieron que el procesamiento de la memoria de trabajo visual puede estar mediado por regiones posteriores asociadas con procesamientos sensoriales específicos a su dominio.³⁹ Existen otras ideas sobre este modelo de diferenciación entre áreas dorsales y ventrales del cortex prefrontal. Diwadkar et al., demostraron que la actividad en el área dorsolateral aumenta conforme se aumenta el número de lugares que se deben recordar.⁴⁰ También se ha sugerido que el área dorsolateral del cortex prefrontal ayuda en el mantenimiento de la información al dirigir la atención a representaciones internas de estímulos sensoriales y planes motores que se encuentran almacenadas en regiones posteriores.⁴¹ YuanYe Ma et al., proponen que esta área dorsolateral solamente es observable cuando se están utilizando marcos de referencia egocéntricos en los procesos de memoria.⁴²

No existe un consenso sobre si es posible observar una división funcional en el cortex prefrontal o si estas áreas estén dedicadas a una cognición o conducta específica. Ambas posturas parecen tener un bagaje de evidencia significativo que no puede ignorarse, lo cual nos conduce a la siguiente sección que trata sobre los problemas para estudiar este tipo de procesos. Dejando a un lado si existe o no una diferenciación fisiológica para el procesamiento de esta información, el mantenimiento de información espacial requiere de actividad neuronal persistente a través del tiempo.⁴³

1.8 Dificultades en el estudio de la memoria de trabajo espacial

Los estudios de la MTE presentan las mismas dificultades que la mayoría de los estudios de

memoria. En primer lugar, existen muchos procesos que son necesarios para la MTE, los cuales son muy difíciles de distinguir de ésta. Por ejemplo, la atención es un proceso cognitivo que es vital en la codificación y evocación de la memoria, pero que es muy difícil de separar. También existen procesamientos visuales los cuales deben tomarse en cuenta en cualquier estudio de la MTE. Segundo, la gran mayoría de los experimentos que se han hecho de MTE utilizan un número fijo de estímulos inmóviles de los cuales debe memorizarse su localización la cual se mantiene fija. Esto pone en duda si la información que se está memorizando es realmente espacial o si el mecanismo puede estar sujeto a otras características (por ejemplo, un cuadrante egocéntrico o la posición relativa a otros estímulos). Finalmente, la presentación de cualquier estímulo contiene elementos espaciales, los cuales pueden ser ignorados proactivamente, pero que pueden estar siendo percibidos. Esto puede tener un efecto sobre todo en los estímulos no-espaciales cuando se les compara con estímulos espaciales.

La gran ventaja que se tiene en el estudio de la MTE es que es un campo que ha sido poco investigado y por lo mismo es posible que existan muchos factores por descubrir. El avance en la tecnología permite realizar un análisis cada vez más profundo y detallado de este fenómeno, tanto a nivel psicofísico como a nivel psicofisiológico. Asimismo, el rápido desarrollo de técnicas de neuroimagen como la resonancia magnética nuclear funcional y la tomografía por emisión de positrones, permite una resolución más sensible de los protocolos de estudio y cada vez arrojan datos más claros sobre el funcionamiento de la MTE y otros procesos cognitivos involucrados como la atención y la planeación motora.

2. Conclusión

Existen todavía muchas líneas de investigación relacionadas a la MTE que no se han indagado, las cuales probablemente serán abordadas en un futuro no muy lejano. Un ejemplo importante que no se ha analizado y a través

del cual es posible contribuir con la expansión del conocimiento de la MTE es el estudio del mantenimiento y manipulación de información espacial en una representación mental de alineación. La posición de un estímulo es memorizada para posteriormente compararse con un segundo estímulo en función de la alineación de uno de los ejes de simetría, aunque este segundo estímulo no se encuentre en la misma posición que el primero. ¿Qué procesos están involucrados cuando se debe hacer una proyección mental de alineación para comparar un estímulo con otro estímulo previamente memorizado? Otro ejemplo es la manipulación de la MTE en virtud de áreas y superficies. La capacidad del sistema para recordar áreas y volúmenes no se conoce, así como sus características psicofísicas y neurofisiológicas. Estos son dos ejemplos de tareas relacionadas a la MTE que pueden abordarse en un futuro, con lo cual se tendría un entendimiento mucho más robusto de este fenómeno cognitivo.

3. Agradecimientos

CONACYT-CVU 230047 por apoyo económico.

4. Bibliografía

1. Funahashi, S.; Bruce, C. J.; Goldman-Rakic, P. S. Mnemonic Coding of Visual Space in the Monkey's Dorsolateral Prefrontal Cortex. *Journal of Neurophysiology*, p. 331-349, 1989.
2. Courtney, S. M. et al., An Area Specialized for Spatial Working Memory in Human Frontal Cortex. *Science*, v. 279, p. 1347-1351, 27 February 1998.
3. Owen, A. M. et al., Redefining the functional organization of working memory processes within human lateral prefrontal cortex. *European Journal of Neuroscience*, p. 567-574, 1999.

4. D'Esposito, M. et al., Maintenance versus Manipulation of Information Held in Working Memory: An Event-Related fMRI Study. *Brain and Cognition*, p. 66-86, 1999.
5. Glahn, D. C. et al., Maintenance and Manipulation in Spatial Working Memory: Dissociations in the Prefrontal Cortex. *NeuroImage*, p. 201-213, 2002.
6. Baddeley, A. D. *Working Memory*. Oxford University Press, 1986.
7. Willingham, D. B. *Cognition: The Thinking Animal*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall, 2001.
8. Baddeley, A. D.; Hitch, G. *Working Memory*. *Psychology of Learning and Motivation*, v. 8, p. 47-89, 1974.
9. Baddeley, A. D. The fractionation of working memory. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v. 93, p. 13468-13472, 1996.
10. Baddeley, A. The episodic buffer: A new component of working memory? *TRENDS in Cognitive Science*, v. 4, p. 417-423, 2000.
11. Murdock, B. B. *Human Memory: Theory and data*. Mahwah, NJ: Erlbaum, 1974.
12. Waugh, N. C.; Norman, D. A. Primary memory. *Psychological Review*, v. 72, n. 2, p. 89-104, 1965.
13. Atkinson, R. C.; Shiffrin, R. M. Human Memory: A proposed system and its control processes. In: SPENCE, K. W.; SPENCE, J. T. *The Psychology of learning and motivation*. New York: Academic Press, v. 2, 1968.
14. Nelson, C. A. et al., Functional Neuroanatomy of Spatial Working Memory in Children. *Developmental Psychology*, v. 36, n. 1, p. 109-116, 2000.
15. Ungerleider, L. G.; Mishkin, M. Two Cortical Visual Systems. *Analysis of Visual Behavior*, 1982.
16. Klatzky, R. L. Allocentric and egocentric spatial representations: Definitions, distinctions, and interconnections. In: FREKSA, C.; Habel, C.; Wender, K. F. *Spatial cognition - An interdisciplinary approach to representation and processing of spatial knowledge*. Berlin: Springer-Verlag, 1998. p. 1-18.
17. Howard, I. P.; Templeton, W. B. *Human Spatial Orientation*. London: Wiley, 1966.
18. Waller, D. Egocentric and nonegocentric coding memory for spatial layout: Evidence from scene recognition. *Mem Cognit*, p. 491-504, 2006.
19. Galati, G. et al., The neural basis of egocentric and allocentric coding of space in humans: a functional magnetic resonance study. *Experimental Brain Research*, p. 156-164, 2000.
20. Neggers, S. F. W. Et al. Interactions between ego- and allocentric neuronal representations of space. *NeuroImage*, p. 320-331, 2006.
21. Wang, R. F.; Spelke, E. S. Human Spatial Representation: insights from animals. *TRENDS in cognitive sciences*, p. 376-382, 2002.
22. Burgess, N. Spatial memory: how egocentric and allocentric combine. *TRENDS in Cognitive Sciences*, v. 10, n. 12, p. 551-557, 2006.
23. Bérubé, L. *Terminologie de neuropsychologie et de neurologie du comportement*. Montréal: Les Éditions de la Chenelière Inc., 1991. 36 p.
24. Epstein, R. et al. Neuropsychological evidence for a topographical learning

- mechanism in parahippocampal cortex. *Cognitive Neuropsychology*, p. 481-508, 2001.
25. Eichenbaum, H. et al. The Hippocampus, Memory, and Place Cells: Is it spatial Memory or a Memory Space? *Neuron*, p. 209-226, 1999.
 26. Nelson, T. O.; Chaiklin, S. Immediate Memory for Spatial Location. *Journal of Experimental Psychology*, v. 6, n. 5, p. 529-545, 1980.
 27. Kerzel, D. Memory for the position of stationary objects: disentangling foveal bias and memory averaging. *Vision Research*, p. 159-167, 2002.
 28. Uddin, M. K.; Kawabe, T.; Nakamizo, S. Attention shift not memory averaging reduces foveal bias. *Vision Research*, p. 3301-3306, 2005.
 29. Müsseler, J.; Aschersleben, G. Localizing the first position of a moving stimulus: The Fröhlich effect and an attention-shifting explanation. *Perception & Psychophysics*, p. 683-695, 1998.
 30. Werner, S.; Diedrichsen, J. The time course of spatial memory distortions. *Memory & Cognition*, p. 718-730, 2002.
 31. Owen, A. M.; Evans, A. C.; Petrides, M. Evidence for a Two-Stage Model of Spatial Working Memory Processing within the Lateral Frontal Cortex: A Positron Emission Tomography Study. *Cerebral Cortex*, Mon, p. 31-38, 1996.
 32. Cohen, J. D. et al., Temporal dynamics of brain activation during a working memory task. *Nature*, p. 604-608, 1997.
 33. Goodale, M. A.; Milner, A. D. Separate visual pathways for perception and action. *Trends in Neurosciences*, p. 20-25, 1992.
 34. Glover, S. R.; Dixon, P. Dynamic illusion effects in a reaching task: Evidence for separate visual representations in the planning and control of reaching. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance.*, p. 560-572, 2001.
 35. Franz, V. H.; Sharnowski, F.; Gegenfurtner, K. R. Illusion Effects on Grasping are Temporally Constant Not Dynamic. *Journal of Experimental Psychology*, p. 1359-1378, 2005.
 36. Darling, S.; Della Sala, S.; Logie, R. H. Dissociation between appearance and location within visuo-spatial working memory. *The quarterly journal of experimental psychology*, Edinburgh, UK, v. 62, n. 3, p. 417-425, 2009.
 37. D'Esposito, M. et al. Functional MRI studies of spatial and nonspatial working memory. *Cognitive Brain Research*, p. 1-13, 1998.
 38. Owen, A. M. et al., Functional organization of spatial and nonspatial working memory processing within the human lateral frontal cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, p. 7721-7726, 1998.
 39. Postle, B. R. et al., An fMRI Investigation of Cortical Contributions to Spatial and Nonspatial Visual Working Memory. *Neuroimage*, p. 409-423, 2000.
 40. Diwadkar, V. A.; Carpenter, P. A.; Just, M. A. Collaborative Activity between Parietal and Dorso-Lateral Prefrontal Cortex in Dynamic Spatial Working Memory Revealed by fMRI. *NeuroImage*, p. 85-99, 2000.
 41. Curtis, C. E.; D'Esposito, M. Persistent activity in the prefrontal cortex during

- working memory. *TRENDS in Cognitive Sciences*, v. 7, p. 415-423, September 2003.
42. Ma, Y.; Hu, X.; Wilson, F. A. The egocentric spatial reference frame used in dorsal-lateral prefrontal working memory in primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, p. doi:10.1016/j.neubiorev.2011.03.011, 2011.
43. Srimal, R.; Curtis, C. E. Persistent neural activity during the maintenance of spatial position in working memory. *Neuroimage, New York*, v. 39, p. 455-468, August 2008.

Recibido: 27 de octubre de 2010

Aceptado: 03 de mayo de 2011