

Memoria y funciones ejecutivas

J. Tirapu-Ustárrroz^a, J.M. Muñoz-Céspedes^{b,c}

MEMORY AND THE EXECUTIVE FUNCTIONS

Summary. Introduction. The terms 'executive functioning' or 'executive control' refer to a set of mechanisms involved in the improvement of cognitive processes to guide them towards the resolution of complex problems. Both the frontal lobes, acting as structure, and the executive processes, acting as function, work with memory contents, operating with information placed in the diencephalic structures and in the medial temporal lobe. Generally, we can state that many works find an association between frontal damage and specific memory shortages like working memory deficit, metamemory problems, source amnesia, or difficulties in the prospective memory. Development. This paper is a critical review of the working memory concept and proposes a new term: the attentional operative system that works with memory contents. Concerning the metamemory, the frontal lobes are essential for monitoring processes in general and for 'the feeling of knowing' kind of judgements in particular. Conclusions. Patients suffering prefrontal damage show serious problems to remember the information source. Thus, the information is rightly remembered but the spatiotemporal context where that information was learned has been forgotten. Finally, the prospective memory deals with remembering to make something in a particular moment in the future and performing the plan previously drawn up. [REV NEUROL 2005; 41: 475-84]

Key words. Executive functions. Metamemory. Neuroimaging. Prefrontal cortex. Prospective memory. Source amnesia. Working memory.

INTRODUCCIÓN

Durante muchos años, se ha postulado que los lóbulos frontales se hallan implicados en la secuenciación de los actos motores requeridos para ejecutar eficazmente una acción. Sin embargo, en las dos últimas décadas se ha ido profundizando en el papel que desempeñan los lóbulos frontales y cómo su función se extiende hacia el control de los procesos cognitivos. Así, un sólido cuerpo de evidencia científica demuestra que los lóbulos frontales como estructura cerebral se hallan implicados en la ejecución de operaciones cognitivas específicas tales como memorización, metacognición, aprendizaje y razonamiento [1]. De esta relación se infiere que los lóbulos frontales se encargan de una función ejecutiva o supervisora de la conducta. Sin embargo, esta definición resulta vaga e imprecisa, ya que no logra anclar los procesos mentales en el funcionamiento cerebral al no precisar cómo las funciones ejecutivas operan sobre contenidos cognitivos.

Las funciones ejecutivas se han definido, de forma genérica, como procesos que asocian ideas simples y las combinan hacia la resolución de problemas de alta complejidad [2]. Luria fue el primer autor [3] que, sin utilizar este término, que debemos a Muriel Lezak [4,5], conceptualizó este trastorno cuando refirió que pacientes con afectación frontal presentaban problemas de iniciativa y de motivación, se mostraban incapaces de plantear metas y objetivos y no diseñaban planes de acción en aras a lograr el objetivo deseado.

Así, términos como 'funcionamiento ejecutivo' o 'control ejecutivo' hacen referencia a una serie de mecanismos implicados en la optimización de los procesos cognitivos para orientar-

los hacia la resolución de situaciones complejas [6]. Algunos componentes integrados en estos procesos son la memoria de trabajo como capacidad para mantener la información 'on line', la orientación y adecuación de los recursos atencionales, la inhibición de respuestas inapropiadas en determinadas circunstancias y la monitorización de la conducta en referencia a estados motivacionales y emocionales del organismo. De manera más concreta, estas funciones pueden agruparse en torno a una serie de componentes como son las capacidades implicadas en la formulación de metas, las facultades empleadas en la planificación de los procesos y las estrategias para lograr los objetivos y las aptitudes para llevar a cabo esas actividades de una forma eficaz.

Desde el punto de vista neuroanatómico, se han descrito diferentes circuitos funcionales dentro del córtex prefrontal [7,8]. Por un lado, el circuito dorsolateral se relaciona más con actividades puramente cognitivas como la memoria de trabajo, la atención selectiva, la formación de conceptos o la flexibilidad cognitiva. Por otro lado, el circuito ventromedial se asocia con el procesamiento de señales emocionales que guían nuestra toma de decisiones hacia objetivos basados en el juicio social y ético (Fig. 1). El córtex prefrontal, pues, debe considerarse como un área de asociación heteromodal interconectada con una red distribuida de regiones corticales y subcorticales.

Si el sistema es supramodular, debe plantearse qué sistemas participan en el funcionamiento ejecutivo y, dentro de estos sistemas, qué función desempeña la memoria. En los años 1980 y 1989 Fuster [9] publicó su teoría general sobre el córtex prefrontal y consideró que éste era fundamental en la estructuración temporal de la conducta. Según este autor, dicha estructuración se llevaría a cabo mediante la coordinación de tres funciones subordinadas:

- Una función retrospectiva de memoria a corto plazo provisional.
- Una función prospectiva de planificación de la conducta (no olvidemos que la memoria es retrospectiva y prospectiva).
- Una función consistente en el control y supresión de las influencias internas y externas capaces de interferir en la formación de patrones de conducta.

Aceptado: 05.09.05.

^a Servicio de Neuropsicología y Neuropsiquiatría. Clínica Ubarmin. Egüés, Navarra. ^b Departamento de Psicología Básica II (Procesos Cognitivos). Universidad Complutense de Madrid. Pozuelo de Alarcón, Madrid. ^c Servicio de Daño Cerebral. Hospital Beata María Ana. HHSCJ. Madrid, España.

Correspondencia: Dr. Javier Tirapu Ustárrroz. Servicio de Neuropsicología y Neuropsiquiatría. Clínica Ubarmin. Elcano, s/n. E-31486 Egüés (Navarra). E-mail: jtirapuu@cfnavarra.es

© 2005, REVISTA DE NEUROLOGÍA

Cuando afirmamos que las funciones ejecutivas son el resultado de un sistema supramodal de procesamiento múltiple reconocemos implícitamente su relación recíproca con otras funciones cerebrales en una doble dirección. Así, por un lado, las funciones ejecutivas afectarán a los procesos mnésicos (procesamiento *top-down*), pero también los procesos mnésicos influirán en un adecuado funcionamiento ejecutivo (procesamiento *bottom-up*).

De forma genérica, en este trabajo se van a revisar algunas investigaciones que han relacionado las estructuras y funcionamiento del córtex frontal con la memoria. Los estudios de neuroimagen funcional con sujetos normales han vinculado la corteza frontal con la memoria episódica y con varios procesos relacionados con las funciones mnésicas como la memoria de trabajo, la ordenación temporal del recuerdo y la metamemoria [10-12]. Existen, pues, pocas dudas sobre la implicación de los lóbulos frontales en los procesos de memoria, pero no se conoce exactamente cuál es su función ni cómo se relacionan diferentes regiones prefrontales entre sí, ni con otras estructuras como el lóbulo temporal medial –por ejemplo, el hipocampo– y el diencefalo –por ejemplo, el tálamo anterior y dorsomedial– [13,14]. En esta misma línea de investigación, recientemente Fletcher y Henson [15] han sugerido que dentro de la corteza frontal lateral es posible distinguir tres áreas –ventromedial, dorsolateral y anterior– cuya activación diferencial se asocia a procesos de mantenimiento de la información, manipulación/verificación, y selección de objetivos, respectivamente.

Pero mientras que estas estructuras difieren en términos de su contribución específica, nadie cuestiona su fundamental importancia en los procesos de memoria, como se pone de relieve tras una lesión en estas estructuras. Así, las lesiones en el lóbulo temporal medial o en estructuras diencefálicas pueden producir graves amnesias anterógradas globales que afectan al recuerdo y al reconocimiento. En cambio, las lesiones de la corteza frontal no producen una pérdida generalizada de memoria, sino que se da una tendencia a ejecutar adecuadamente las pruebas de recuerdo y reconocimiento. Sin embargo, estos pacientes muestran algunos problemas cuando deben poner en juego habilidades implicadas en la búsqueda y selección de información pertinente para cada situación. En definitiva, la corteza frontal tiene un papel fundamental en la organización, búsqueda, selección y verificación del recuerdo de la información almacenada [16,17]. Por tanto, no interviene en los procesos de almacenamiento *per se*, sino que media en procesos estratégicos de recuperación, monitorización y verificación.

Así pues, las estructuras frontales operan con contenidos de la memoria, son directores de orquesta que trabajan estratégicamente con información que se halla en estructuras diencefálicas y del lóbulo temporal medial. La pregunta a la que responde o debería responder el lóbulo frontal es: ¿qué información necesito y para qué la necesito? En palabras de Moscovitch y Winocur [18], ‘el lóbulo frontal confiere inteligencia al estúpido sistema temporal medial/diencefálico’.

Las alteraciones de memoria relacionadas con las disfunciones ejecutivas, pues, no guardarán tanta relación con los contenidos, sino con las estrategias. En términos generales podemos afirmar que múltiples trabajos relacionan el daño frontal con déficit de memoria específicos, como son:

- Afectación de la memoria de trabajo.
- Problemas de metamemoria.
- Amnesia de la fuente.
- Dificultades en la memoria prospectiva.

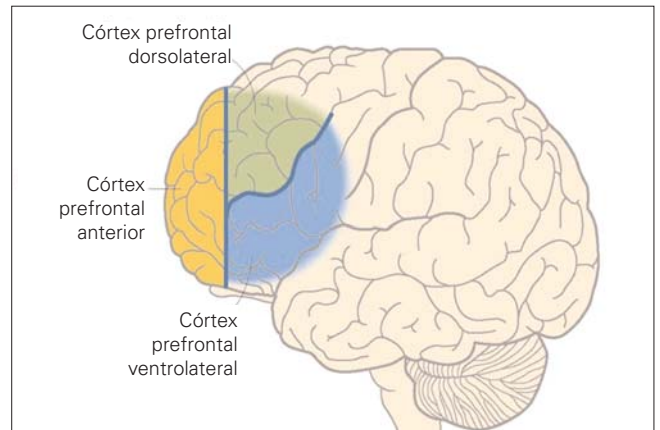


Figura 1. Vista lateral izquierda del córtex prefrontal.

Otros fenómenos de gran interés como los falsos reconocimientos o las fabulaciones no se abordan en este artículo, ya que con frecuencia se asocian a otras alteraciones psicopatológicas.

MEMORIA DE TRABAJO O TRABAJO CON LA MEMORIA

En los últimos 30 años nuestra concepción de la memoria a corto plazo se ha ampliado. Este concepto ya no sólo hace referencia al mantenimiento ‘en la mente’ de información que no se halla en el ambiente, sino que también hace alusión a la manipulación y transformación de esta información para planificar y guiar nuestra conducta. El concepto de memoria de trabajo o memoria operativa (*working memory*) trata de aglutinar esta rica concepción. La memoria de trabajo se define como un sistema que mantiene y manipula la información de manera temporal, por lo que interviene en importantes procesos cognitivos como la comprensión del lenguaje, la lectura, el razonamiento, etc. Este modelo quedó desarrollado inicialmente por Baddeley y Hitch [19,20], pero ha sufrido una reformulación en el año 2000 [21], y se ha fragmentado en la actualidad la memoria de trabajo en subcomponentes diferenciados: el bucle fonológico, la agenda visuoespacial, el ejecutivo central y el *buffer* episódico.

El bucle fonológico hace referencia a un proceso de control basado en el repaso articulatorio. Sirve como ejemplo lo que usted está haciendo mientras lee estas líneas. Si colocáramos unos sensores en su musculatura orofacial observaríamos que usted está repitiendo con un lenguaje subvocal lo que está leyendo y esto le ayuda a procesar la información. Este subcomponente actúa, por tanto, como en un sistema de almacenamiento provisional que le permite utilizar el sistema subvocal hasta que su cerebro procese esta información. De este modo el bucle fonológico es relevante para el almacenamiento transitorio del material verbal y para mantener el habla interna que está implicada en la memoria a corto plazo.

La agenda visuoespacial opera de forma similar al bucle fonológico, sólo que su cometido se centra en mantener y manipular imágenes visuales. Este sistema se alimentaría de imágenes visuales y se emplearía en la creación y utilización de estas imágenes.

El sistema ejecutivo central (SEC) es un sistema por medio del cual se llevan a cabo tareas cognitivas en las que interviene la memoria de trabajo, y que realiza operaciones de control y

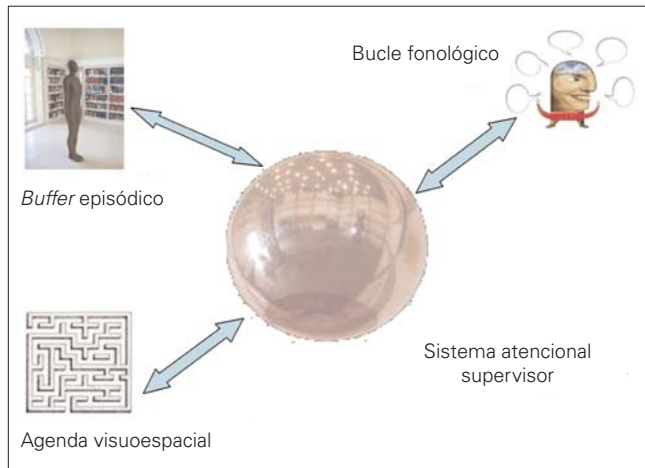


Figura 2. ¿Memoria de trabajo o sistema atencional operativo?

selección de estrategias. En este sentido, el propio Baddeley reconoce sus dificultades para definir el concepto de SEC y los procesos implicados en éste, por lo que opta por recurrir al concepto de sistema atencional supervisor (SAS) de Norman y Shallice para intentar operativizar este escurridizo sistema. Este modelo plantea que el SAS se activa cuando una situación se reconoce como novedosa o no rutinaria, por lo que se precisa poner en acción procesos ejecutivos de anticipación, selección de objetivos, planificación y monitorización. En cada uno de estos procesos actuaría la memoria de trabajo y en particular el SAS (recordemos que el propio Baddeley asume que el SEC se puede explicar por el modelo de SAS de Shallice) [22]. Es muy importante señalar que el SEC o SAS no contiene información, lo que indica lo inapropiado de la denominación de este sistema con el término de memoria. Por tanto, el SAS trabaja con la información y su cometido fundamental se centra en seis procesos interrelacionados, pero que pueden diferenciarse como:

- Codificación/mantenimiento de información cuando se saturan los sistemas esclavos (bucle y agenda).
- Mantenimiento/actualización como capacidad del SEC/SAS para actualizar y mantener la información.
- Mantenimiento y manipulación de la información.
- Ejecución dual entendida como la capacidad para trabajar con bucle y agenda simultáneamente.
- Inhibición como capacidad para inhibir estímulos irrelevantes del tipo paradigma Stroop.
- Alternancia cognitiva que incluye procesos de mantenimiento, inhibición, y actualización de sets o criterios cognitivos.

La inclusión de un nuevo componente (*buffer episódico*) procede de nuevos datos que llevan a pensar que la información fonológica y visual se combina de algún modo, e integra además la información que proviene de la memoria a largo plazo. Se trata, en definitiva, de un sistema donde se almacena simultáneamente información de los dos primeros componentes y de la memoria a largo plazo, de modo que se crea una representación multimodal y temporal de la situación actual. Este cuarto componente no está localizado en un área específica del cerebro, sino que se debe a la descarga sincrónica de diferentes grupos de neuronas en una red ampliamente distribuida y formada por vías redundantes [23].

Una vez revisado el concepto de memoria de trabajo debemos reconocer que éste se ha reformulado y que presenta varias modificaciones que se han de tener en cuenta:

- No se trata de un sistema de memoria, sino de un sistema atencional operativo para trabajar con contenidos de la memoria.
- El SEC contiene varios subprocesos, pero no contiene información y debería denominarse SAS (lo que resulta coherente con la denominación de sistema atencional operativo).
- Se añade un tercer sistema esclavo denominado '*buffer episódico*' (Fig. 2).

Como señaló el propio Baddeley, 'el término memoria de trabajo es inadecuado, un accidente histórico que refleja el hecho de que el modelo evolucionó del concepto más primitivo y limitado de memoria a corto plazo. El almacenamiento de memoria es sólo un componente del sistema que depende de los procesos de control atencional'.

La pregunta central en este contexto es: ¿qué aporta el córtex prefrontal a la memoria de trabajo? Goldman-Rakic [24,25] ha propuesto una nueva comprensión de la memoria de trabajo que se basa en las implicaciones de la arquitectura funcional del córtex prefrontal. Para esta autora, esta región cerebral desempeñaría un papel preponderante en las funciones de la memoria de trabajo y debería entenderse como una red de integración de áreas, cada una de las cuales estaría especializada en un dominio específico. Así, cada subsistema de la memoria de trabajo se encontraría interconectado con diferentes áreas corticales de dominio específico. Las áreas prefrontales relacionadas con la agenda visuoespacial se conectarían con el lóbulo parietal posterior o el bucle fonológico con áreas temporales relacionadas con el lenguaje. Este modelo alternativo plantea que el SEC coactiva múltiples procesadores de dominio específico, cada uno de los cuales contendría sus propios módulos de control. Aunque este modelo no resuelve las dudas sobre cómo opera el SEC, sí arroja algo de luz sobre cómo sistemas independientes y simples pueden trabajar concertadamente para dar lugar a una conducta compleja.

Recientes trabajos han contribuido a clarificar la influencia del córtex prefrontal en los procesos mnésicos [26-29]. En una tarea de tipo Sternberg [30], la persona debe reconocer unas letras después de un intervalo de cinco segundos. Si al individuo se le ofrecen más de tres letras para que posteriormente las reconozca, se activa el córtex prefrontal ventrolateral izquierdo, pero si se le ofrecen seis letras se activa el córtex prefrontal dorsolateral. Rypma ha propuesto que el córtex frontal dorsolateral se activa cuando debemos mantener información que excede a la capacidad de la memoria de trabajo. De acuerdo con este punto de vista, el córtex prefrontal dorsolateral relacionado con las funciones ejecutivas se encargaría de los procesos estratégicos necesarios para mantener una cantidad de información que, de otra forma, saturaría el bucle fonológico de la memoria de trabajo.

La relación entre memoria de trabajo y las funciones ejecutivas también queda de manifiesto en las pruebas de reconocimiento demorado. Los estudios con resonancia magnética funcional dejan patente que el córtex prefrontal dorsolateral no puede relacionarse con una acción cognitiva unitaria y simple. Cuando la información que ha de recordarse excede a la capacidad de la memoria de trabajo interviene el córtex prefrontal dorsolateral, lo que sugiere que esta región puede facilitar la codificación de la información. Durante el subsiguiente período de demora, cuando la información no es accesible al sujeto, el sector ventrolateral y

el dorsolateral se activan [31,32] (Fig. 3). Esta hipótesis plantea por tanto que, mientras la codificación y la manipulación de la información dependen preferentemente del sector dorsolateral, el mantenimiento de dicha información se relaciona más con la actividad del sector ventrolateral.

Podemos afirmar que los lóbulos frontales operan con contenidos de la memoria para orientar estos contenidos hacia la ejecución de conductas adaptativas. Los lóbulos frontales actúan como un sistema central inteligente encargado de la codificación y de la recuperación. Esto incluye la capacidad para iniciar y dirigir la búsqueda, monitorizar y verificar el resultado de la búsqueda y comparar el resultado encontrado con el pretendido o esperado.

METAMEMORIA

El concepto de ‘metacognición’ hace referencia a la capacidad de evaluación y control de nuestros propios procesos cognitivos. Fernández Duque et al [33] ofrecen un marco conceptual para el estudio de la metacognición basado en procesos de control ejecutivo, tales como la atención selectiva, la resolución de conflictos, la detección del error y el control inhibitorio. Este planteamiento sugiere la existencia de una estrecha relación entre los procesos metacognitivos y las funciones ejecutivas. La metamemoria hace referencia al conocimiento sobre nuestra propia memoria [34], lo que implica aspectos tan complejos como la estimación de la capacidad de nuestro aprendizaje, la selección de las estrategias de memorización, la evaluación o monitorización del aprendizaje, la conciencia de lo que conozco y no conozco o las creencias sobre nuestra memoria. Se trata, pues, de un concepto poliédrico que plantea aspectos relacionados con el conocimiento sobre cómo la memoria funciona, qué estrategias utiliza y su autoeficacia.

La metamemoria se valora mediante pruebas que miden la capacidad del sujeto para hacer juicios sobre su propia capacidad de memoria, lo que sugiere que los procesos de metamemoria y de memoria se hallan diferenciados. De hecho, la amnesia puede ocurrir sin afectación de la metamemoria, y problemas de metamemoria se pueden dar sin afectación de la memoria episódica (memoria autobiográfica, recordar/rememorar) [35,36].

En el ámbito clínico la estrategia más utilizada ha sido la aplicación de cuestionarios mediante los cuales los individuos proporcionan información acerca de varios aspectos del propio funcionamiento de la memoria y del impacto de estos déficit en la vida diaria [37]. Una estrategia especialmente interesante es solicitar a las personas que hagan una predicción del recuerdo ante una lista de palabras o imágenes. Algunas investigaciones de Vilkki et al [38] con el empleo de esta estrategia en población clínica han arrojado resultados muy interesantes al mostrar que tanto los afectados por una lesión frontal izquierda como los afectados por una lesión frontal derecha, aunque éstos de forma más acentuada, sobreestimaron su nivel de ejecución.

En esta línea, el índice de metamemoria puede establecerse como la diferencia entre los ítems que recuerdo y los que creo voy a recordar. Los primeros podrían hacer referencia a la memoria episódica (los conozco porque he tenido una ‘experiencia’ con ellos) y los segundos a la memoria semántica (creo que tengo un conocimiento sobre ello). Recientes investigaciones en neurociencia cognitiva sugieren que el córtex prefrontal derecho lleva a cabo juicios basados más en aspectos superficiales mientras que el córtex prefrontal izquierdo (o

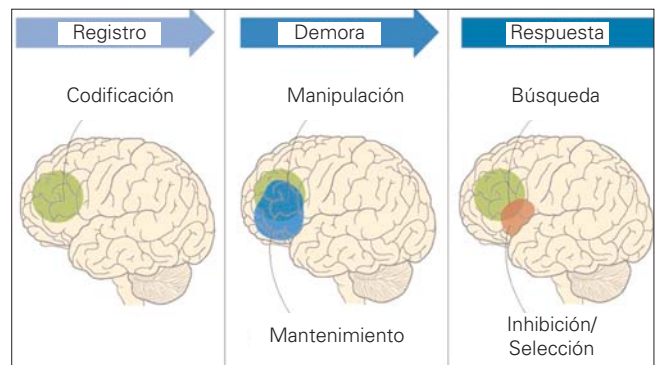


Figura 3. Trabajando con la memoria [31].

derecho e izquierdo simultáneamente) basan sus juicios en análisis más elaborados sobre la capacidad del recuerdo además de evaluar los resultados de la búsqueda y eliminar la información discordante. Así pues, el lóbulo frontal izquierdo sería el encargado de inhibir ciertos procesos que ocurren durante el recuerdo y que dotan de familiaridad a un recuerdo que no es el adecuado. Este planteamiento es muy sugerente en la medida en que plantea que la metamemoria es la confluencia entre la memoria episódica y semántica (lo que sé y lo que conozco que sé) y que esta confluencia se lleva a cabo en el córtex prefrontal [39,40].

Por otra parte, en nuestra vida cotidiana nos encontramos con situaciones en las que no logramos recordar la respuesta a una cuestión, pero estamos seguros de que podríamos emitir una respuesta adecuada si nos ofrecieran varias posibilidades de respuesta. Esto ocurre porque estos estímulos nos permiten acceder a información de la memoria semántica y existe una relación entre una respuesta y una emoción positiva que nos guía hacia uno de los estímulos al reconocerlo como familiar. La metamemoria, en este sentido, requiere la ejecución de procesos de recuperación y, al mismo tiempo, la supervisión de estos procesos de recuperación. Mediante un paradigma de ‘sensación de conocer’ (FOK, del inglés *feeling of knowing*) [41] se ha intentado identificar las áreas cerebrales implicadas en este tipo de actividad. ¿Recuerda usted quién conquistó por primera vez el monte Everest? Si lo recuerda no hay problema, pero, si no es así, ¿cree que conoce la respuesta y podría señalarla si le presentamos varios nombres? Esta es una pregunta prototípica de un paradigma FOK.

Originalmente, Hart [41] propuso que en el paradigma FOK los juicios del individuo se realizan en base a su capacidad de acceso a la memoria, y sugiere que, aunque no recordemos algo, podemos confiar en la capacidad de acceso a la información. Otras hipótesis más recientes plantean que los juicios FOK se basan en el conocimiento que tenemos sobre nuestro sistema de memoria y su capacidad para recuperar información cuando poseemos una cantidad parcial de la misma [42]. En contraste con estos modelos que ponen su énfasis en la accesibilidad, una segunda hipótesis propone que los juicios FOK se basan en evaluar la familiaridad del estímulo que se nos presenta [43,44]. Recientemente, Koriat y Levy-Sadot [45] han intentado integrar los modelos de familiaridad y accesibilidad para proponer que las predicciones sobre nuestra capacidad de recuperación implican un doble proceso que comienza con una señal de familiaridad y termina con una evaluación de accesibilidad a la información.

Las distintas hipótesis acerca de los mecanismos cognitivos que subyacen a procesos de metamemoria han contribuido a determinar con mayor precisión las estructuras y redes cerebrales que sustentan estos procesos. Los distintos trabajos en este sentido han propuesto que los lóbulos frontales son fundamentales para los procesos de monitorización en general [46,47] y para los juicios tales como los de ‘sensación de que se conoce’ en particular [48]. Recientemente, Souchay et al [49] han demostrado que las personas ancianas tienen menos agudeza en sus juicios FOK que las personas jóvenes, y que estos problemas se relacionan con ejecución en pruebas de funciones ejecutivas. Los estudios de otros investigadores que utilizaban técnicas de neuroimagen han evidenciado que la región implicada en esta familiaridad del recuerdo es el córtex prefrontal ventromedial posterior [50,51]. Estos resultados han sido recientemente avalados por un estudio de Schnyer et al [52], quienes encuentran que la región crítica asociada con los juicios FOK es el sector ventromedial prefrontal derecho. Esta región implica regiones ventrales y dorsales, se ha denominado área paralímbica [53] y contiene múltiples conexiones con la región temporal medial. El papel de esta región se centraría en monitorizar e integrar la información que le llega del lóbulo temporal [18] y la afectación de esta conexión puede producir una afectación selectiva de la memoria autobiográfica [54]. Este modelo resultaría coherente con la hipótesis del marcador somático (hipótesis que plantea la función de las emociones en la toma de decisiones) [55], ya que se puede proponer que la familiaridad depende de cómo el sector ventromedial marca emocionalmente un estímulo sobre el resto.

AMNESIA DE LA FUENTE

Una de las alteraciones de memoria más relacionada con el funcionamiento del córtex prefrontal es la que aparece denominada en diversos textos como ‘amnesia de la fuente’, ‘amnesia contextual’ o ‘amnesia de atribución’. Este término hace referencia a casos observados en la clínica en los que un paciente puede recordar correctamente un hecho o información concreta, pero no logra recordar cuándo o dónde adquirió ese conocimiento, es decir, no recuerda la fuente ni el contexto donde aprendió esa información [56,57].

En este sentido, la amnesia de la fuente puede entenderse como una alteración de la memoria explícita declarativa. Numerosos modelos de memoria han establecido la diferenciación de la memoria para los hechos y la memoria para los contextos, ambas dentro de la memoria explícita (la información conscientemente se registra y se recuerda). Así, la memoria semántica recoge información sobre el mundo que nos circunda y su contenido refleja nuestro conocimiento general (conocer), mientras que la memoria episódica recoge el contexto específico de nuestras experiencias personales (tiempo, localización, con quién estábamos, etc.) [58].

El estudio del paciente amnésico K.C. proporcionó evidencia adicional sobre la disociación entre memoria episódica y memoria semántica [59]. Este caso apoya la idea de que la memoria semántica y la memoria episódica son dos sistemas separados y dependientes de distintas estructuras cerebrales. La distinción establecida por Tulving entre recordar y conocer resulta especialmente útil para comprender la amnesia de la fuente, porque permite entender que el conocimiento pasado puede recuperarse tanto desde el sistema episódico (recordar) como desde el sistema semántico (conocer).

Desde que se describió este tipo de amnesia se han propuesto diferentes modelos explicativos. Schacter [60] cree que la incapacidad para acceder al contenido de aspectos episódicos de una experiencia es fruto de una alteración en un sistema concreto de memoria referido a la información espaciotemporal. En cambio, Shimamura y Squire [61] consideran que es el resultado de la desconexión entre la memoria de hechos y la de contextos, por lo que no podría considerarse como un trastorno amnésico en sí mismo, sino como una ruptura entre la información de la memoria semántica y episódica con dificultades para situar el conocimiento en las coordenadas contextuales o espaciotemporales en el que lo adquirimos. Por otro lado, Dywan et al [62] atribuyen los errores contextuales a problemas en los procesos atencionales. Sea como fuere, la idea que subyace a todos estos modelos explicativos es que este déficit está relacionado con el funcionamiento frontal [63].

Mientras que algunos estudios sugieren que la memoria explícita es normal en pacientes con daño cerebral frontal, un metaanálisis llevado a cabo por Wheeler et al [64] muestra déficit significativos de memoria explícita en pacientes con daño frontal. Los pacientes con daño prefrontal muestran una desproporcionada afectación en la memoria para recordar la fuente de la información [65], de modo que la información se recuerda correctamente, pero el contexto espaciotemporal en el que dicha información se adquirió ha quedado olvidado. Además, con frecuencia estos pacientes no sólo confunden el orden temporal de los acontecimientos, sino también la frecuencia relativa de éstos en el pasado [66,67]. Las consecuencias de esta alteración son mayores de lo que puede parecer a primera vista y de ahí la necesidad de su evaluación. Los pacientes que no son capaces de recordar la probabilidad de que suceda un determinado acontecimiento tienen más dificultades para realizar predicciones realistas sobre su ocurrencia en el futuro, y ello les lleva a no estar preparados ante determinados sucesos.

Finalmente, desde la perspectiva de la anatomía funcional, los estudios con neuroimagen avalan la hipótesis de la implicación de los lóbulos frontales en la memoria de la fuente y particularmente del córtex prefrontal izquierdo [68-70]. La amnesia de la fuente implica la pérdida de la recolección de los datos contextuales mientras que el hecho ‘en sí mismo se recuerda’. De hecho, no parece casual que los problemas de memoria de la fuente se hagan especialmente presentes en niños y en el envejecimiento, al coincidir con un menor riqueza sináptica en la corteza frontal.

MEMORIA PROSPECTIVA

La memoria no consiste únicamente en conocer y recordar eventos del pasado, sino que, además, nos permite almacenar planes e intenciones para el futuro. Kvavilashvili y Ellis [71] definieron la memoria prospectiva como el recuerdo de hacer algo en un momento concreto del futuro y la ejecución del plan previamente formulado. En los modelos taxonómicos, la memoria prospectiva forma parte de la memoria episódica o autobiográfica que puede dividirse en retrospectiva (hacia el pasado) y prospectiva (hacia el futuro). La información autobiográfica, que nos hace conscientes de nuestro pasado y nos prepara para el futuro, refleja un avance evolutivo importante, ya que esta información resulta fundamental para la autoconciencia (mi pasado es único y personal y me pertenece, y el futuro es mi futuro).

La memoria prospectiva constituye un aspecto elemental de la cognición ya que permite un desempeño eficaz en la realización de nuestras actividades cotidianas. Cuando incorporamos a nuestra actividad acciones novedosas (no rutinarias), éstas son el resultado de intenciones previas, por lo que es primordial ejercer un control y una planificación para llevarlas a cabo con éxito (funciones ejecutivas) [72]. Así, algunos autores [73] tratan de diseccionar la memoria prospectiva en distintos componentes para facilitar su evaluación: metaconocimiento (conocimiento necesario específico para la acción), planificación (formulación del plan para facilitar su realización), monitorización (seguimiento del proceso que se ha de realizar), contenido del recuerdo (recordar el contenido de la acción), conformidad (acuerdo para realizar la acción), y monitorización del resultado (comprobar el resultado). Esta parcelación de la memoria prospectiva comparte el principio de regresión al infinito, ya que debemos preguntarnos cuántos subcomponentes contiene a su vez el metaconocimiento, la planificación o la monitorización del recuerdo. Otro error frecuente en este tipo de planteamientos es la introducción del concepto que se trata de definir en la propia definición, lo que hace que el concepto no quede aclarado (contenido del recuerdo es recordar el contenido...).

Un aspecto más que se ha de reseñar es que las tareas de memoria prospectiva poseen un componente de memoria retrospectiva. Por ejemplo, podemos olvidar dar un recado a un compañero cuando lo vemos porque se nos ha olvidado la intención de hacerlo (memoria prospectiva) o porque no logramos recordar qué teníamos que decirle (memoria retrospectiva). Así pues, esta memoria prospectiva incluye subprocesos como el registro de la intención, mantenimiento de la información, ejecución de la intención y evaluación del objetivo (volvemos a aspectos de control ejecutivo funcional y no de contenido).

Una de las cuestiones más interesantes sobre este tema es discernir los aspectos que pueden diferenciar la memoria retrospectiva de la prospectiva. Habitualmente se destacan tres elementos:

- Tipo de señal.
- Nivel de codificación.
- Procesos de recuperación.

Para algunos estudiosos [74,75] las diferencias son de 'señal' e indican que en la memoria prospectiva la señal para recordar es menos obvia y menos delimitada por el ambiente, por lo que precisaríamos una mayor capacidad de detección de señales y eliminar 'el ruido' que acompaña a tal señal. En relación con esta hipótesis se ha establecido una diferenciación entre señales basadas en el tiempo ('he quedado en llamar a las 11 horas al médico') y las basadas en indicios contextuales (pasar por la sección de perfumería en el supermercado me recuerda que tengo que comprar un cepillo de dientes). Aunque ambos tipos de tareas requieren 'traer a la mente' una acción cuando se está ocupado en otra, las señales de 'tiempo' se consideran más complejas porque requieren más conducta autoiniciada en la medida en que no se dan estímulos externos facilitadores [76]. En nuestra opinión, la explicación más plausible de esta diferenciación es que, por un lado, para las señales basadas en indicios contextuales existe más información en la memoria retrospectiva y, por otro lado, deberíamos conocer si los sujetos con buenos resultados en memoria prospectiva temporal no utilizan estrategias o indicios contextuales internos.

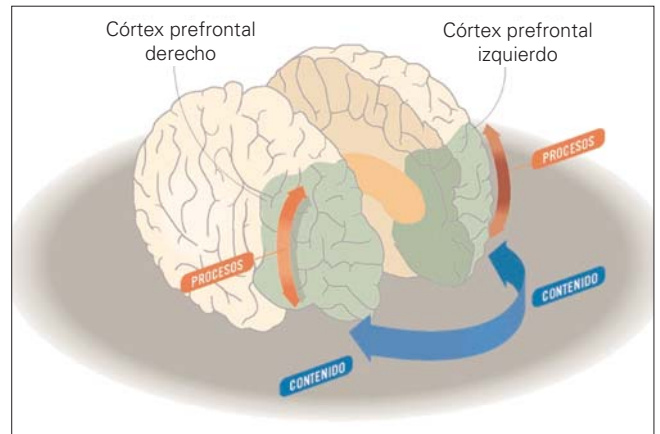


Figura 4. Organización del córtex frontal.

Para otros autores [77] la diferencia se produce en cuanto a la codificación. Éstos señalan que el proceso de codificación para llevar a cabo una acción es un proceso más elaborado que el que se precisa para recordar un acontecimiento pasado.

Por último, otros investigadores [78] consideran que la clave se halla en los procesos de recuperación. Éstos establecen que la activación que se precisa para la recuperación en los procesos de memoria prospectiva es más elevada.

Ciertamente, la memoria prospectiva basada en criterios de tiempo más que en indicios contextuales requiere procesos más controlados y de monitorización, por lo que es posible que se halle relacionada con los procesos ejecutivos como función y con el córtex prefrontal como estructura. Algunos trabajos han puesto de manifiesto esta relación entre la memoria prospectiva y las funciones ejecutivas [79] en la medida en que este tipo de memoria requiere procesos de control ejecutivo. En esa línea, podemos plantear dos aspectos que consideramos importantes en relación con estos procesos de memoria. En el caso de que me proponga llamar al médico a las 11 horas para solicitar consulta, ¿no es más probable que recuerde telefonar al doctor si a las 10,30 horas siento un dolor agudo? Si el sistema recibe información continuada que opera como señales que lo actualizan y 'ponen al día', este sistema tenderá a ser más eficaz. En este sentido es donde cobran relevancia las funciones ejecutivas, en la medida en que es posible que sujetos con buena memoria prospectiva para eventos temporales utilicen un mecanismo interno de repaso que continuamente actualiza la información, lo que les permite recordar sin muchos problemas lo que deben hacer. Este mecanismo de chequeo valora lo que he realizado y lo que me queda por hacer, por lo que se acerca mucho a estrategias ejecutivas. Otro aspecto interesante conectado con lo anterior tiene relación con la teoría de la falta de uso de la información. Cada vez que comprobamos el estado del sistema utilizamos la información contenida en él, lo que hace que se refuercen las sinapsis y esa información se fortalezca, y ayuda a su recuperación posterior (cuanto más utilizamos una información más se refuerza).

Es obvio que la memoria prospectiva debe actuar en situaciones poco especificadas por el ambiente. Hay que recordar que el SAS [80] actúa en situaciones novedosas, cuando hay que actuar y tomar decisiones o si es preciso inhibir una conducta. El SAS activa un sistema de acción concreto en ausencia de estímulos ambientales, suprime las respuestas a estímulos externos y genera acciones nuevas; todos ellos son procesos muy relacio-

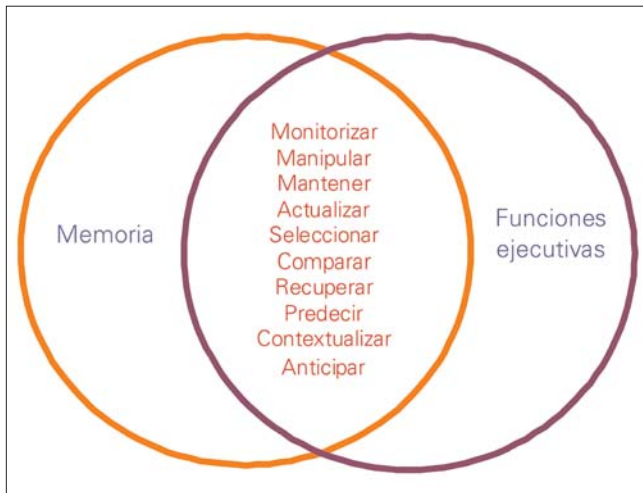


Figura 5. Memoria y funciones ejecutivas.

nados con la memoria prospectiva. El punto de encuentro entre la memoria prospectiva y las funciones ejecutivas puede encontrarse en el SAS, ya que en él se ven involucrados aspectos como la formulación de planes; se llevan a cabo ensayos mentales; se evalúa, se revisa y se corrige.

Por su situación anatómica, el córtex prefrontal recibe señales de todas las modalidades sensoriales y envía mensajes al sistema motor [81]. Este patrón de conexiones facilita la integración de la información para seleccionar la conducta apropiada, lo que apoyaría la idea de que esta región es fundamental para mantener la información y para la utilización prospectiva de dicha información [82]. Aunque son muchos los estudios que implican al córtex prefrontal en la memoria prospectiva [83], sería conveniente especificar qué áreas son más específicas para este cometido. En algunos trabajos se ha encontrado un incremento de la actividad en el córtex prefrontal ventral, aunque existen discrepancias sobre si la activación afecta de modo preferente al hemisferio derecho, izquierdo o a ambos [84,85].

CONCLUSIONES

El córtex prefrontal como estructura y los procesos ejecutivos como función desempeñan un papel fundamental en relación con la memoria (Fig. 4).

Así, hemos visto que dicho papel guarda más relación con el funcionamiento de la memoria que con los contenidos de ésta. Es decir, el cerebro ejecutivo dota de inteligencia y orienta hacia la emisión de conductas adaptativas a la información contenida en el hipocampo y los lóbulos temporales mediales.

Hemos revisado cuatro aspectos de mayor interés relacionados con las funciones ejecutivas y la memoria como son la memoria de trabajo, la metamemoria, la memoria de la fuente y la memoria prospectiva.

La relación entre la memoria de trabajo y las funciones ejecutivas ha quedado de manifiesto en estudios con técnicas de neuroimagen funcional, donde se observa que el córtex prefrontal dorsolateral es esencial para mantener el sentido de unidad en la actividad cognitiva. Cuando la información que debe recordarse excede a la capacidad de la memoria de trabajo se activa el córtex prefrontal dorsolateral, lo que sugiere que esta región puede facilitar la codificación de la información. Durante

el subsiguiente período de demora, cuando la información no es accesible al sujeto, el sector ventrolateral y el dorsolateral se activan [31,86]. Estos hallazgos permiten plantear la hipótesis de que el sector dorsolateral realiza una función preponderante en la codificación, y manipulación, y el sector ventrolateral en el mantenimiento y la inhibición-selección de dicha información. No obstante, se precisan nuevos estudios neuropsicológicos con pacientes con daño cerebral frontal que proporcionen alguna evidencia adicional de las disociaciones sugeridas por estos hallazgos de activación diferencial.

En términos genéricos, la metamemoria hace referencia al conocimiento sobre nuestra propia memoria, lo que implicaría aspectos tan complejos como estimar la capacidad de nuestro aprendizaje, seleccionar estrategias de memorización, monitorizar el aprendizaje, poseer conciencia de lo que conozco y no conozco o creencias sobre las posibilidades de nuestra propia memoria (todos ellos son procesos muy relacionados con el funcionamiento ejecutivo). Las distintas hipótesis acerca de los mecanismos cognitivos que subyacen a procesos de metamemoria han intentado determinar las estructuras cerebrales que sustentan estos procesos. Los distintos trabajos en este sentido han propuesto que los lóbulos frontales son fundamentales para los procesos de monitorización en general y para los juicios tales como los de 'sensación de que se conoce' en particular. Los estudios actuales revelan que la región crítica asociada con la ejecución de pruebas de metamemoria es el sector ventromedial prefrontal derecho, que contiene múltiples conexiones con la región temporal medial. El papel de esta región se centraría entonces en la monitorización e integración de la información que le llega del lóbulo temporal [18], la afectación de esta conexión podría producir una alteración selectiva de la memoria autobiográfica [54].

Los pacientes con daño prefrontal muestran una desproporcionada afectación en la memoria para recordar la fuente de la información. La información se recuerda correctamente, pero el contexto espaciotemporal en el que dicha información se adquirió ha quedado olvidado. Debemos volver a considerar que la amnesia de la fuente no tiene por qué considerarse como un trastorno amnésico al uso, sino que plantea una ruptura entre la información de la memoria semántica y episódica con dificultades para situar el conocimiento en las coordenadas espaciotemporales adecuadas.

La memoria prospectiva hace referencia al recuerdo de hacer algo en un momento concreto del futuro y la ejecución del plan previamente formulado. La memoria prospectiva requiere procesos más controlados y elaborados de codificación y recuperación, por lo que resulta lógico pensar que se halle relacionada con los procesos ejecutivos como función y con el córtex prefrontal como estructura. Algunos trabajos recientes han puesto de relieve dicha relación, así como la necesidad de un adecuado conocimiento de los mecanismos cognitivos que subyacen a este proceso, con el objeto de mejorar las estrategias de evaluación y rehabilitación empleadas en los pacientes con daño cerebral.

Como vemos, las funciones ejecutivas desempeñan un papel fundamental en los procesos de memoria, sean éstos a corto o a largo plazo (Fig. 5). Como ya señalara con acierto Fuster [9], un modelo de memoria activo debe plantear que los procesos de monitorización, mantenimiento o manipulación de la información también afectan a la información contenida en la memoria a largo plazo. Recuperar información de acuerdo con la natura-

leza de la tarea a la que nos enfrentamos, seleccionar la información pertinente, definir los objetivos que pretendemos, seleccionar lo que se debe guardar en la memoria o señalar lo que se debe recuperar guarda relación evidente con procesos ejecutivos. Por otro lado, sin la memoria a largo plazo todo lo que nos rodea dejaría de tener sentido –cuando se plantea a un paciente que ordene las tarjetas de Wisconsin, ¿qué ocurriría si no conociera el significado de la palabra ‘tarjeta’ u ‘ordenar’?–. En este sentido la memoria a largo plazo proporciona continuamente información a la memoria de trabajo para que ésta opere tanto con la información almacenada como con las nuevas señales que ofrece el entorno. Por otro lado, es evidente que la información nueva que obtenemos después de trabajar con nuevos datos modifica la memoria a largo plazo y la actualiza, más en aquellas conductas que requieren un funcionamiento ejecutivo.

Como sucedía en el artículo de Baddeley y Wilson [87] sobre el estudio neuropsicológico de un hombre con una lesión frontal después de un traumatismo craneoencefálico, la mayoría

de los pacientes con daño cerebral tiene otros déficit cognitivos junto con los problemas de memoria que pueden condicionar el resultado de la evaluación realizada. Con frecuencia es difícil establecer si los déficit son primarios o consecuencia de otras alteraciones de la atención, funcionamiento ejecutivo, lenguaje, etc. Pero siempre constituyen un desafío y en ningún caso debe ignorarse su estudio, puesto que van a condicionar el tipo de intervención y, en definitiva, la calidad de la atención ofrecida a las personas con este tipo de patologías.

El conocimiento de las posibilidades de un sistema de alta complejidad (metamemoria), de los contextos en los que una información se adquirió, lo que permite que el conocimiento se convierta en experiencia (memoria de la fuente), la capacidad de proyectarse hacia el futuro (memoria prospectiva) y de manipular y combinar información (trabajar con la información contenida en la memoria) son fundamentales para reducir la incertidumbre del entorno, lo que garantiza la supervivencia y la calidad de dicha supervivencia.

BIBLIOGRAFÍA

- Baddeley A, Della Sala S, Papagno C, Spinnler H. Testing central executive with a pencil and paper test. In Rabbitt P, ed. *Methodology of frontal and executive function*. Hove, UK: Psychology Press; 1997.
- Shallice T. Specific impairments of planning. *Philos Trans R Soc London B Biol Sci* 1982; 298: 199-290.
- Luria AR. *The working brain: an introduction to neuropsychology*. New York: Basic Books; 1973.
- Lezak MD. The problem of assessing executive functions. *Int J Psychol* 1982; 17: 281-97.
- Lezak MD. *Neuropsychological assessment*. 3 ed. New York: Oxford University Press; 1995.
- Tirapu J, Muñoz-Céspedes JM, Pelegrín C. Funciones ejecutivas: necesidad de una integración conceptual. *Rev Neurol* 2002; 34: 673-85.
- Bechara A, Damasio H, Damasio AR. Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cereb Cortex* 2000; 10: 295-307.
- Cummings JL. Frontal-subcortical circuits and human behaviour. *Arch Neurol* 1993; 50: 873-80.
- Fuster JM. *The prefrontal cortex: anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobe*. 2 ed. New York: Raven Press; 1989.
- Goldman-Rakic PS. Topography of cognition: parallel distributed networks in primate association cortex. *Annu Rev Neurosci* 1988; 11: 137-56.
- Moskovitch M, Melo B. Strategic retrieval and the frontal lobes: evidence from confabulation and amnesia. *Neuropsychology* 1997; 35: 1017-34.
- Buckner RL, Kelley WM, Petersen SE. Frontal cortex contributes to human memory formation. *Nat Neurosci* 1999; 2: 311-4.
- Aggleton JP, Brown MW. Episodic memory, amnesia, and the hippocampal-anterior thalamic axis. *Behav Brain Sci* 1999; 22: 425-89.
- Moscovitch M, Winocur G. Frontal lobes, memory and aging. *Ann NY Acad Sci* 1995; 769: 119-50.
- Fletcher PC, Henson RN. Frontal lobes and human memory: insights from functional neuroimaging. *Brain* 2001; 124: 849-81.
- Shimamura AP. The role of the prefrontal cortex in dynamic filtering. *Psychobiology* 2000; 28: 207-18.
- Shimamura AP. Memory retrieval and executive control processes. In Stuss DT, Knight RT, eds. *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; 2002.
- Moscovitch M, Winocur G. The frontal cortex and working memory. In Stuss DT, Knight RT, eds. *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; 2002.
- Baddeley AD, Hitch GJ. Working memory. In Brower GA, ed. *The psychology of learning and cognition*. New York: Academic Press; 1974.
- Baddeley AD, Hitch GA. Developments in the concepts of working memory. *Neuropsychology* 1994; 8: 484-93.
- Baddeley AD. The episodic buffer: a new component of working memory. *Trends Cogn Sci* 2000; 4: 417-23.
- Shallice T. *From neuropsychology to mental structure*. Cambridge: Cambridge University Press; 1988.
- Prabhakaran V, Narayanan K, Zhao Z, Gabrieli JD. Integration of diverse information in working memory within the frontal lobe. *Nat Neurosci* 2000; 3: 85-90.
- Goldman-Rakic PS. The prefrontal landscape: implications of functional architecture for understanding human mentation and the central executive. In: Roberts AC, Robbins TW, Weiskrantz L, eds. *The frontal cortex: executive and cognitive functions*. New York: Oxford University Press; 1998.
- Goldman-Rakic PS. The frontal lobes: uncharted provinces of the brain. *Trends Neurosci* 1984; 7: 425-29.
- Cabeza R, Dolcos F, Grahame R, Nyberg L. Similarities and differences in the neural correlates of episodic memory retrieval and working memory. *Neuroimage* 2002; 16: 317-30.
- Manoach DS, Schlag G, Siewert B, Darby DG, Bly BM. Prefrontal cortex fMRI signal changes are correlated with working memory load. *Neuroreport* 1997; 8: 545-9.
- Rypma B, D'Esposito M. The roles of prefrontal brain regions in components of working memory: effects of memory load and individual differences. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1999; 96: 6558-63.
- Rypma B, Prabhakaran V, Desmond JE, Glover GH, Gabrieli JD. Load-dependent roles of frontal brain regions in the maintenance of working memory. *Neuroimage* 1999; 9: 216-26.
- Sternberg S. High speed scanning in human memory. *Science* 1966; 153: 652-4.
- D'Esposito M, Postle BR. Working memory function in lateral prefrontal cortex. In Stuss DT, Knight RT, eds. *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; 2002.
- Postle BR, Berger JS, Goldstein JH, Curtis CE, D'Esposito M. Behavioral and neuropsychological correlates of episodic coding, proactive interference and list length effects in a running span verbal working memory task. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2001; 1: 10-21.
- Fernández Duque D, Baird JA, Posner MI. Executive attention and metacognitive regulation. *Conscious Cogn* 2000; 9: 288-307.
- Nelson TO. Consciousness and metacognition. *Am Psychol* 1996; 51: 102-16.
- Janowsky J, Shimamura AP, Squire L. Memory and metamemory: comparisons between patients with frontal lobe lesions and amnesic patients. *Psychobiology* 1989; 17: 3-11.
- Shimamura AP, Squire L. Memory and metamemory: a study of the feeling-of-knowing phenomenon in amnesic patients. *J Exper Psychol Learn Mem Cogn* 1986; 12: 452-60.
- Schacter DL. Unawareness of deficit and unawareness of knowledge in patients with memory disorders. In Prigatano GP, Schacter DL, eds. *Awareness of deficit after brain injury*. Oxford: Oxford University Press; 1991.
- Vilki J, Servo A, Surma-Aho O. Word list learning and prediction of recall after frontal lobe lesions. *Neuropsychology* 1998; 12: 268-77.
- Frith CD, Frith U. Interacting minds biological basis. *Science* 1999; 286: 1692-5.
- Stuss DT, Levine B. Adult clinical neuropsychology: lessons from studies of the frontal lobes. *Annu Rev Psychol* 2002; 53: 401-33.
- Hart JT. Memory and the feeling of knowing experience. *J Educ Psychol* 1965; 56: 208-16.
- Koriat A. How do we know that we know? The accessibility model of feeling of knowing. *Psychol Rev* 1993; 100: 609-39.

43. Metcalfe J. Novelty monitoring metacognition and control in a composite holographic associative recall model: implications for Korsakoff amnesia. *Psychol Rev* 1993; 100: 3-22.
44. Reder LM, Ritter FE. What determines initial feeling of knowing? Familiarity with question terms, not with the answer. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 1992; 18: 435-51.
45. Koriati A, Levy-Sadot R. The combined contributions of the cue-familiarity and accessibility heuristic to feeling of knowing. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 2001; 27: 34-53.
46. Henson RN, Shallice T, Dolan RJ. Right prefrontal cortex and episodic memory retrieval: a functional MRI test of the monitoring hypothesis. *Brain* 1999; 122: 1367-81.
47. Shallice T. Deconstructing retrieval mode. In Naveh-Benjamin M, Moscovitch M, Roediger HL, eds. *Perspectives on human memory and cognitive aging: essays in honour of Fergus Craik*. Ann Harbor: Edwards Brothers; 2001.
48. Shimamura AP. Memory and frontal lobe function. In Gazzaniga M, ed. *The cognitive neurosciences*. Cambridge: MIT Press; 1995.
49. Souchay C, Isingrini M, Espagnet L. Aging, episodic memory feeling of knowing and frontal functioning. *Neuropsychology* 2000; 14: 299-309.
50. Nakahara K, Hayashi T, Konishi S, Miyashita Y. Functional MRI on macaque monkeys performing a cognitive set-shifting task. *Science* 2002; 295: 1532-6.
51. Kikyo H, Ohki K, Miyashita Y. Neural correlates for feeling of knowing. *Neuron* 2002; 36: 177-86.
52. Schnyer DM, Verfaellie M, Alexander MP, LaFleche G, Nicholls L, Kaszniak AW. A role for right medial prefrontal cortex in accurate feeling of knowing judgements: evidence from patients with lesions to frontal cortex. *Neuropsychologia* 2004; 42: 957-66.
53. Mega MS, Cummings JL. Frontal subcortical circuits. In Salloway SP, Malloy PF, Duffy JD, eds. *The frontal lobes and neuropsychiatric illness*. Washington, DC: American Psychiatric Publishing; 2001.
54. Levine B, Black SE, Cabeza R, Sinden M, McIntosh AR, Toth JP. Episodic memory and the self in a case of isolated retrograde amnesia. *Brain* 1998; 121: 1951-73.
55. Damasio A. *El error de Descartes*. Barcelona: Crítica; 1996.
56. Dywan J, Jacoby L. Effects of aging on source monitoring: differences in susceptibility to false fame. *Psychol Aging* 1990; 5: 379-89.
57. Evans FJ, Thorn WA. Two types of posthypnotic amnesia: recall amnesia and source amnesia. *Int J Clin Exp Hypn* 1966; 14: 162-79.
58. Tulving E. Episodic and semantic memory. In Tulving E, Donaldson W, eds. *Organisation of memory*. New York: Academic Press; 1972.
59. Tulving E, Schacter DL, McLachlan DR. Priming of semantic autobiographical knowledge: a case study of retrograde amnesia. *Brain Cogn* 1988; 8: 3-20.
60. Schacter DL. Memory, amnesia and frontal lobe dysfunction. *Psychobiology* 1987; 15: 21-36.
61. Shimamura AP, Squire LR. A neuropsychological study of fact memory and source amnesia. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 1987; 13: 464-73.
62. Dywan J, Segalowitz SJ, Henderson D, Jacoby L. Memory for source after traumatic brain injury. *Brain Cogn* 1993; 21: 20-43.
63. Ruiz MJ, Muñoz-Céspedes JM, Tirapu J. Memoria y lóbulos frontales. *Revista de Psicología General Aplicada* 2001; 54: 193-206.
64. Wheeler MA, Stuss DT, Tulving E. Frontal lobe damage produces episodic memory impairment. *J Int Neuropsychol Soc* 1995; 1: 525-36.
65. Jurica PJ, Shimamura AP. Monitoring item and source information: evidence for a negative generation effect in source memory. *Mem Cogn* 1999; 27: 648-56.
66. Ángeles Jurado C, Junqué C, Pujol J, Oliver B, Vendrell P. Impaired estimation of word occurrence frequency in frontal lobe patients. *Neuropsychologia* 1997; 35: 635-41.
67. Kopelman MD, Stanhope N, Kingsley D. Memory for temporal and spatial context in patients with focal diencephalic, temporal lobe or frontal lesions. *Neuropsychologia* 1997; 35: 1533-45.
68. Dobbins IG, Foley H, Shacter DL, Wagner AD. Executive control during episodic retrieval: multiple prefrontal processes subserve source memory. *Neuron* 2002; 35: 989-96.
69. Nolde SF, Johnson MK, D'Esposito M. Left prefrontal activation during episodic remembering: an event related fMRI study. *Neuroreport* 1998; 9: 3509-14.
70. Rugg MD, Fletcher PC, Chua PM, Dolan RJ. The role of the prefrontal cortex in recognition memory and memory for source: an fMRI study. *Neuroimage* 1999; 10: 520-9.
71. Kvavilashvili L, Ellis J. Varieties of intention: some distinction and classifications. In Brandimonte M, Einstein GO, McDaniel MA, eds. *Prospective memory: theory and applications*. Hillsdale, NJ: Erlbaum Associates; 1996.
72. Tulving E. Episodic memory: from mind to brain. *Annu Rev Psychol* 2002; 53: 1-25.
73. Dobbs AR, Reeves MB. Prospective memory: more than theory. In Brandimonte M, Einstein GO, McDaniel MA, eds. *Prospective memory: theory and applications*. Hillsdale, NJ: Erlbaum Associates; 1996.
74. Einstein GO, McDaniel MA, Richardson SL, Guynn MJ, Cunfer AR. Aging and prospective memory: examining the influence of self-initiated retrieval. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 1995; 21: 996-1007.
75. Maylor EA. Age and prospective memory. *Q J Exp Psychol A* 1990; 42: 471-93.
76. West R, Craik FI. Age-related decline in prospective memory: the roles of cue accessibility and cue sensitivity. *Psychol Aging* 1999; 14: 264-72.
77. Glisky E. Prospective memory and the frontal lobes. In Brandimonte M, Einstein GO, McDaniel MA, eds. *Prospective memory: theory and applications*. Hillsdale, NJ: Erlbaum Associates; 1996.
78. Goschke T, Kuhl J. Representation of intentions: persisting activation in memory. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn* 1993; 19: 1211-26.
79. McDaniel MA, Glisky EL, Rubin SR, Guynn MJ, Routhieaux BC. Prospective memory: a neuropsychological study. *Neuropsychology* 1999; 13: 103-10.
80. Norman DA, Shallice T. Attention to action: willed and automatic control of behaviour. Center for human information processing. Technical report. San Diego: University of California; 1980. p. 99.
81. Barbas H. Connections underlying the synthesis of cognition memory and emotion in primate prefrontal cortices. *Brain Res Bull* 2000; 52: 319-30.
82. Passingham D, Sakai K. The prefrontal cortex and working memory: physiology and brain imaging. *Curr Opin Neurobiol* 2004; 14: 163-8.
83. Bisiachi PS. The neuropsychological approach in the study of prospective memory. In Brandimonte M, Einstein GO, McDaniel MA, eds. *Prospective memory: theory and applications*. Hillsdale: Erlbaum; 1996.
84. Burgess PW, Quayle A, Frith CD. Brain regions involved in prospective memory as determined by PET. *Neuropsychologia* 2001; 39: 545-55.
85. Burgess PW, Scott SK, Frith D. The role of the rostral frontal cortex in prospective memory: a lateral versus medial dissociation. *Neuropsychologia* 2003; 41: 906-18.
86. Postle BR, Berger JS, Goldstein JH, Curtis CE, D'Esposito M. Behavioral and neurophysiological correlates of episodic coding, proactive interference, and list length effects in a running span verbal working memory task. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2001; 1: 10-21.
87. Baddeley AD, Wilson BA. Frontal amnesia and the dysexecutive syndrome. *Brain Cogn* 1988; 7: 212-230.

MEMORIA Y FUNCIONES EJECUTIVAS

Resumen. Introducción. 'Funcionamiento ejecutivo' o 'control ejecutivo' hacen referencia a una serie de mecanismos implicados en la optimización de los procesos cognitivos para orientarlos hacia la resolución de situaciones complejas. Los lóbulos frontales como estructura y los procesos ejecutivos como función operan con contenidos de la memoria, trabajando estratégicamente con información que se halla en estructuras diencefálicas y del lóbulo temporal medial. En términos generales podemos afirmar que múltiples trabajos relacionan el daño frontal con déficit de memoria específicos como la afectación de la memoria de trabajo, los problemas de metamemoria, la amnesia de la fuente o las dificultades en la memoria prospectiva. Desarrollo. Se plantea una revisión crítica del concepto de memoria de trabajo para proponer el de sistema aten-

MEMÓRIA E FUNÇÕES EXECUTIVAS

Resumo. Introdução. 'Funcionamento executivo' ou 'controle executivo' fazem referência a uma série de mecanismos envolvidos na otimização dos processos cognitivos a fim de orientá-los para a resolução de situações complexas. Os lobos frontais como estruturas e os processos executivos como função operam com conteúdos da memória, trabalhando estrategicamente com informação que se acha em estruturas diencefálicas e do lobo temporal médio. Em termos gerais podemos afirmar que múltiplos trabalhos relacionam a lesão frontal com défices de memória específicos como a alteração de memória de trabalho, os problemas de metamemória, a amnésia da fonte ou as dificuldades na memória prospectiva. Desenvolvimento. Apresenta-se uma revisão crítica do conceito de memória de trabalho, sem propor o sistema aten-

cional operativo que trabaja con contenidos de la memoria. En lo referente a la metamemoria los lóbulos frontales son fundamentales para los procesos de monitorización en general y para los juicios tales como los de 'sensación de que se conoce' en particular. Conclusiones. Los pacientes con daño prefrontal muestran una desproporcionada afectación en la memoria para recordar la fuente de la información. Así la información es correctamente recordada, pero el contexto espaciotemporal en el que dicha información se adquirió ha quedado olvidado. Para terminar, la memoria prospectiva hace referencia al recuerdo de hacer algo en un momento concreto del futuro y la ejecución del plan previamente formulado. [REV NEUROL 2005; 41: 475-84]

Palabras clave. Amnesia de la fuente. Córtex prefrontal. Funciones ejecutivas. Memoria de trabajo. Memoria prospectiva. Metamemoria. Neuroimagen.

cional operativo que trabalha com conteúdos da memória. Relativamente à metamemória dos lobos frontais, são fundamentais para os processos de monitorização em geral e para os juízos, tais como os de 'sensação que se conhece' em particular. Conclusões. Os doentes com lesão pré-frontal revelam um envolvimento da memória desmedido para recordar a fonte da informação. Assim, a informação é recordada correctamente, mas o contexto espaciotemporal em que a referida informação foi adquirida permanece esquecido. Para terminar, a memória prospectiva faz referência à lembrança de fazer algo no momento concreto do futuro e a execução do plano previamente formulado. [REV NEUROL 2005; 41: 475-84]

Palavras chave. Amnésia da fonte. Córtex pré-frontal. Funções executivas. Memória de trabalho. Memória prospectiva. Metamemória. Neuroimagem.