

17928



* 5 3 0 9 5 7 0 8 9 X *

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

LUIS MIGUEL GARCIA MORENO.

**MEMORIA Y OLFATO:
INTERFERENCIAS
FUNCIONALES.**

**TESIS DOCTORAL DIRIGIDA POR LA
DRA. CARMEN ZAHONERO COBA.**

**DEPARTAMENTO DE PSICOBIOLOGIA.
FACULTAD DE PSICOLOGIA.
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID.
AÑO 1.992**

A mis padres

AGRADECIMIENTOS.

La realización de esta Tesis Doctoral es el fruto de un largo y accidentado camino desde que inicié mi andadura por el camino de la Psicología en general y de la Psicobiología en particular. Precisamente por largo y accidentado, son muchas las personas que he encontrado en ese camino y a las que tengo que agradecer su apoyo y su ayuda. Personas que además de enriquecerme con sus conocimientos me han honrado con su amistad. Un intento de recordar a todas y cada una de esas personas sería hartamente difícil y, probablemente, cometería algún olvido imperdonable del que me tendría que arrepentir inmediatamente. Por eso, no estarán todos los que son, pero sí son todos los que están.

En primer lugar, mi agradecimiento más sincero a la **Dra. Carmen Zahonero Coba**, profesora del Dpto. de Psicobiología de la Universidad Complutense de Madrid y mi directora de Tesis, por su apoyo, confianza y ayuda en todo momento.

Para el **Dr. Dionisio Pérez y Pérez**, no tengo sino palabras de reconocimiento y agradecimiento por su apoyo, su ayuda con sugerencias y opiniones y, sobre todo, por su amistad.

Al **Dr. Jorge L. Arias**, director del área de Psicobiología de la Facultad de Psicología de Oviedo y responsable del laboratorio de Fundamentos Biológicos de la Conducta de esa Facultad, tengo que agradecerle todo lo que he aprendido en su laboratorio así como su permanente ayuda mediante comentarios, sugerencias y críticas a mi trabajo.

Al **Dr. José M. Velasco**, profesor del Dpto. de Psicobiología de la UCM, por sus consejos y por su apoyo siempre que lo he necesitado, así como por sus valiosas sugerencias y críticas a este trabajo.

Al **Dr. Salvador Urraca**, profesor de Estadística de la Facultad de Psicología de la UCM, por su ayuda en lo referente al tratamiento estadístico de los datos y por lo que he aprendido de él desde los tiempos en que fui alumno suyo.

A **Azucena Begega Losa**, profesora de la Facultad de Psicología de Oviedo, por sus comentarios y sugerencias acerca del diseño experimental y el tratamiento estadístico de este trabajo.

A los profesores **M^a José Pascual**, **M^a José Ramos**, **José A. Portellano** y **Miguel Navarro**, del Dpto. de Psicobiología de la UCM.

Al **Dr. Rafael García de Sola**, director del servicio de Neurocirugía del Hospital de la Princesa de Madrid y a la **Dra. Paloma Pulido**, neurocirujano de dicho servicio, por las facilidades dadas para tener acceso a sus pacientes.

A **Marcos Begega Losa** por sus dibujos.

A **Baldomero Lera Prada**, del Centro de Procesamiento de Datos de la Universidad de Oviedo, por sus conocimientos informáticos y por las facilidades dadas para utilizar los equipos del Centro.

A **Esther Sananes** por su ayuda en la traducción de algunos artículos.

A **Laudino López**, **Piedad Burgos**, **Sandra Rubio**, **Luis Santín** y **Hector González**, del laboratorio de Fundamentos Biológicos de la Conducta de Oviedo, de los que he tenido la suerte de aprender mucho, tanto profesional como personalmente.

A **Antonio**, **Santiago**, **M^a José**, **Rocío**, **Maite** y **Milton**, compañeros de carrera unos y de doctorado otros, con los que he compartido buenos y malos momentos hasta llegar aquí.

A todos los **alumnos** de la Facultad de Psicología de la UCM que colaboraron voluntariamente como sujetos de nuestros experimentos.

A mis **amigos** y, con un sentimiento especial, a **Juan Pizarro**, que se marchó antes de tiempo y tenía una gran ilusión por ver terminada esta Tesis.

A **mi familia**, que ha tenido que soportar mis ausencias y, en especial, a **Conchi**, mi mujer, que en todos estos años ha sido mucho más que un apoyo en las situaciones más difíciles. Para ella , toda mi gratitud y admiración como mujer, compañera y madre.

Para todas estas personas y otras que me dejo en el tintero, vaya mi más sincera gratitud y reconocimiento. Sólo espero que algún día pueda corresponderles de alguna manera. **GRACIAS.**

INDICE.

. INTRODUCCION	8
. PRIMERA PARTE: ASPECTOS TEORICOS.	
CAPITULO I. La Memoria.13
1. Aspectos generales.14
1.1. Hermann Ebbinghaus.15
1.2. Frederick Bartlett.17
1.3. Karl Lashley.18
2. Tipos de memoria.20
3. Consolidación y Olvido.24
4. Recuerdo y Reconocimiento.26
5. Neurobiología de la Memoria.29
CAPITULO II. El Olfato.36
1. Aspectos generales.37
2. Anatomía del olfato.39
3. Percepción olfativa.45
CAPITULO III. El Hipocampo.50
1. Aspectos generales.51
2. Anatomía del Hipocampo.53
2.1. Conexiones eferentes.55
2.2. Conexiones aferentes.56
3. Organización funcional.57
3.1. Hipocampo y memoria.59
3.2. Consideraciones críticas.65
. SEGUNDA PARTE: ESTUDIO EMPIRICO.	
CAPITULO IV. Descripción de la investigación.68
1. Planteamiento del problema.69
2. Hipótesis.72

3. Metodología.73
3.1. Descripción de la muestra.74
3.2. Material y pruebas.75
3.2.1. Suministrador de olores.76
3.2.2. Lista de palabras.77
3.3. Tratamientos aplicados a los diferentes grupos.77
3.3.1. Prueba de recuerdo.78
3.3.2. Prueba de reconocimiento.82
3.4. Recogida de datos.85
3.5. Puntuaciones obtenidas.87
3.5.1. Prueba de recuerdo.87
3.5.2. Prueba de reconocimiento.87
3.6. Diseño y tratamiento estadístico de los datos.90
3.6.1. ANOVA conjunto.91
3.6.2. ANOVA por separado.92
3.6.3. Análisis de Proporciones.93
CAPITULO V. Análisis y discusión de los resultados.95
. TERCERA PARTE: CONCLUSIONES.	106
. APENDICES.	109
1. Figuras.	110
2. Gráficas.	121
3. Lista de Palabras.	136
4. Estadística.	142
. BIBLIOGRAFIA.	156

INTRODUCCION.

La presente Tesis Doctoral tiene como objetivo estudiar la existencia o no de interferencias funcionales en la Memoria causadas por la realización de una tarea olfativa.

Desde mis primeros años como estudiante de Psicología en la Universidad Complutense de Madrid, el estudio de la Memoria se presentó ante mis ojos como un campo apasionante a la vez que desafiante. El abordaje de este tema se ha llevado a cabo desde múltiples perspectivas teóricas o prácticas pero siempre chocando con una dificultad, la de concretar de forma operativa los diferentes procesos o comportamientos que se consideran como integrantes de la Memoria.

En época más reciente, al ponerse de manifiesto la relación entre ciertos procesos mnésicos y el Hipocampo, se abrió un nuevo campo para las investigaciones que intentaban localizar neuroanatómicamente la Memoria. Hasta ese momento, el Hipocampo había sido considerado como un componente más del cerebro olfativo de los animales.

Por este motivo se nos planteó la cuestión de si dicha estructura mantendría alguna relación con los procesos olfativos meramente

sensoriales en humanos o, por el contrario, estaba implicada en otros procesos superiores, principalmente la Memoria.

La estimulación eléctrica de las neuronas hipocámpicas provocaba que los sujetos cometieran numerosas intrusiones en una tarea de memoria, por lo que pensamos que, en el caso de que la estimulación olfativa desencadenara actividad neural en el Hipocampo, esto debería traducirse en un decremento de la eficacia de los sujetos en tareas de memoria.

La primera parte de esta Tesis Doctoral esta dedicada a revisar aspectos generales de la Memoria, el Olfato y el Hipocampo, a fin de sentar las bases sobre las que apoyará el posterior trabajo empírico. Así, el primer capítulo lo dedicamos a la Memoria y en él hacemos referencia a los investigadores pioneros en este campo, a los diferentes tipos de memoria y procesos implicados como la consolidación y el olvido o el recuerdo y el reconocimiento y a algunos aspectos neurobiológicos importantes. En el segundo capítulo, dedicado al Olfato, describimos la anatomía del órgano sensorial olfativo y las áreas cerebrales y sus conexiones para después revisar algunas de las propuestas teóricas encaminadas a explicar el proceso de percepción olfativa. El tercer y último capítulo de esta primera parte lo dedicamos al Hipocampo, comenzando con la neuroanatomía de esta estructura para después hacer una revisión de las teorías que pretenden asignarle una función psicológica concreta y las dificultades que ello conlleva.

Es en la segunda parte donde desarrollamos los pormenores de la investigación que hemos realizado. En el capítulo cuarto, primero de

la segunda parte, planteamos el problema y las hipótesis y describimos los pasos seguidos, muestra utilizada, diseño y tratamiento estadístico. En el capítulo quinto, realizamos el análisis y discusión de los resultados obtenidos.

Una tercera parte la dedicamos a las conclusiones y por último, en los apéndices presentamos las figuras, gráficas, listas de palabras y estadística con que intentamos ilustrar el presente trabajo.

PRIMERA PARTE:
ASPECTOS TEORICOS.

CAPITULO I.

LA MEMORIA.

1. ASPECTOS GENERALES.

La memoria es un proceso fundamental en los animales y en el ser humano. Sin embargo, resulta sorprendente lo poco considerada que está, ya que, incluso, se considera socialmente aceptable alardear de memoria frágil o escasa, sobre todo refiriéndose a caras, nombres o números de teléfono.

Esto puede ser debido al conocimiento parcial o poco profundo que la gente en general tiene del proceso en sí, ya que por memoria suelen entender únicamente la capacidad para recordar un dato, fecha o circunstancia.

La memoria es el proceso por el que somos capaces de almacenar y recuperar información procedente del entorno o del propio organismo, pero, además, la memoria lleva implícita la capacidad de reconstruir recuerdos a partir de la emergencia de detalles aislados, no es un mero proceso de recuperación sin más. Sin la memoria no seríamos lo que somos, podrían entrar estímulos luminosos por nuestros ojos o

estímulos acústicos por nuestros oídos pero seríamos incapaces de sacar partido de ello.

La mayoría de las actividades físicas o psíquicas que realiza el ser humano están mediatizadas por la intervención de una forma u otra de la memoria. Somos capaces de nombrar las cosas por que recordamos su nombre y asimismo recordamos para que sirven y como se utilizan. En alguna ocasión nos habremos encontrado con alguna dificultad para manejar un televisor o un ordenador por que todavía no habíamos memorizado la forma en que debía de hacerse.

El interés del ser humano por la memoria se remonta a los tiempos antiguos ya que desde la antigua Grecia, los filósofos habían manifestado un considerable interés por el mismo y desde entonces hasta hoy, en múltiples disciplinas, constituye un tema apasionante. Sin embargo, el comienzo de su estudio desde una perspectiva científica es más posterior, siendo obligada la referencia a tres autores cuyos trabajos han marcado diversos puntos de partida hacia un mejor conocimiento de la memoria: Hermann Ebbinghaus, Frederick Bartlett y Karl Lashley.

1.1. Hermann Ebbinghaus.

El inicio del estudio científico de la memoria podemos situarlo hacia 1.870, cuando el filósofo alemán Hermann Ebbinghaus decidió estudiarla de forma experimental utilizando para ello sílabas sin sentido (Baddeley, 1.982).

Después de numerosos experimentos en los que se evaluaba a sí mismo, recogió los resultados obtenidos en su obra *Über das gedächtnis*, publicada en 1.885 y que puede considerarse la primera monografía que versaba sobre la memoria.

Ebbinghaus, de formación asociacionista, decidió utilizar una metodología que fuera capaz de controlar la complejidad subyacente a este proceso, simplificando al máximo las condiciones en que debía tener lugar. Fue por ello que utilizó sílabas sin sentido formadas por tres letras, dos consonantes y una vocal, y controló las condiciones experimentales de tal modo que realizaba los pruebas a la misma hora del día y rechazaba los datos que había obtenido utilizando de manera involuntaria algún tipo de recurso mnemotécnico.

La influencia de los trabajos de Ebbinghaus es algo que perdura todavía, sobre todo en lo que hace referencia a la metodología utilizada en sus investigaciones. Por su afán de control experimental y objetivismo se le considera uno de los precursores de la Psicología Conductista que tanta implantación tuvo, sobre todo, en los Estados Unidos hace varios años (Ruiz-Vargas, 1.991).

Sin embargo, ese afán suyo también le valió numerosas críticas, algunas muy agrias, por no tener en cuenta la complejidad que encierra un proceso como la memoria en el contexto general del comportamiento humano.

1.2. Frederick Bartlett.

Precisamente, la simplificación excesiva fue lo que criticó duramente Sir Frederick Bartlett en otra obra clásica sobre la memoria, *Remembering*, publicado en 1.932, donde aseguraba que de esa manera, privando de significado al material se prescindía de una de las características fundamentales de la memoria (Baddeley, 1.982).

Bartlett, que en un principio empezó a trabajar siguiendo la línea de Ebbinghaus, consideraba el recuerdo como un proceso activo que consistía en la reconstrucción de la experiencia a partir de unos pocos datos (Kolb y Whishaw, 1.986), es decir, el recuerdo no era una experiencia resurgida o recuperada exactamente sino una experiencia que se iba reconstruyendo, por eso utilizaba en sus trabajos historias y dibujos con una gran riqueza de contenido.

La afirmación de que el recuerdo es un proceso de reconstrucción activa y no un simple proceso de recuperación de información lo podemos comprobar fácilmente si nos dedicamos a grabar en vídeo una serie de situaciones y, algún tiempo después, tratamos de recordarlas. Comprobaremos que somos capaces de recordar algunos detalles aislados que nos permiten reconstruir la escena con mayor o menor fidelidad pero nunca exactamente igual a como se produjo.

Además, si esto lo realizan diferentes observadores, apreciaremos que cada uno recordará un cierto número de detalles que no necesariamente serán los mismos, cada observador utilizará unos detalles en particular para reconstruir la misma historia. Por otro lado, los obser-

vadores, efectuaran un proceso de fabulación encaminado a reconstruir la historia en sí pero desde un punto de vista personal, esto es, de tal manera que se ajuste con buena lógica al significado que para ellos tiene.

Bartlett ya comprobó esto al ver que, a medida que pasaba el tiempo, los sujetos reducían lo que recordaban de las historias y las adaptaban a su particular punto de vista de tal manera que llegaba un momento que lo que mejor y primero recordaban de las historias era su propia implicación emocional en el contenido de la misma.

Por tanto, la evocación del material impreso en la memoria, no es la simple emergencia de esas imágenes impresas, sino un proceso complejo de búsqueda activa, de elección de la conexión necesaria de entre las diversas posibles. Por todo esto, estamos ante una forma peculiar de actividad cognoscitiva (Luria, 1.976).

De acuerdo con esto, no podemos considerar la memoria como un mero proceso de retención de estímulos sensoriales sino como un proceso mucho más complejo donde interactúan además de la percepción sensorial, los estados emocionales del sujeto, su estilo cognitivo, su capacidad de atención y el estado de su organismo.

1.3. Karl Lashley.

Desde una perspectiva neuropsicológica, el punto de partida de los estudios sobre la memoria se puede situar en los trabajos de Karl

Lashley, hacia 1.915, el cual dedicó gran parte de su vida a la búsqueda de estructuras nerviosas localizadas que sirvieran de soporte a la memoria y al aprendizaje.

Después de muchos experimentos llegó a afirmar que no había localizaciones aisladas de memoria y, con cierta ironía propiciada en parte por un sentimiento de frustración, afirmó que, si se hiciera caso absoluto de las datos obtenidos habría que asegurar que el aprendizaje y la memoria no existen (Lashley, 1.950).

Fue necesario el paso de muchos años para que se pusieran de manifiesto algunos fallos metodológicos y de índole interpretativa en sus trabajos y en sus resultados, como el hecho de partir de la idea de un localizacionismo radical de las funciones cerebrales (Wolfgram y Goldstein, 1.987). Sin embargo, sus aportaciones fueron muchas y la principal, la idea de que el *engrama*, unidad de registro mnésico que él definió, estaba representado en una amplia región del cerebro y no en un punto concreto del mismo. No obstante, otros autores consideraban a este *engrama* como un código molecular y no como un trazado físico (Wolfgram y Goldstein, 1.987).

Fue unos años más tarde cuando un hecho accidental supuso un avance importantísimo en la neuropsicología de la memoria. H.M. era una persona que padecía ataques epilépticos que no respondían a las altas dosis de medicación a que se veía sometido. Para paliar esta situación, se decidió la extirpación bilateral de la porción media del Lóbulo Temporal, afectando a ambos Hipocampos. Esta operación fue llevada a cabo por William Scoville y su equipo en 1.953. Como consecuencia

de esta intervención, el paciente H.M. padeció una severa amnesia anterógrada, es decir, una severa incapacidad para recordar acontecimientos ocurridos con posterioridad a la operación.

H.M. conservaba una memoria aceptable para los sucesos ocurridos antes de la operación, incluso aquellos que se remontaban a su infancia y juventud, pero era incapaz de formar nuevos recuerdos, no podía retener la información por períodos duraderos de tiempo (Scoville y Milner, 1.957).

Los datos aportados por Scoville y Milner sobre su paciente H.M. y la implicación del Hipocampo en la memoria pueden considerarse como los más importantes después de los proporcionados por Broca sobre los centros del lenguaje (Kolb y Whishaw, 1.986).

2. TIPOS DE MEMORIA.

La proliferación de investigaciones y trabajos en el campo de la memoria durante los últimos años ha llevado a la consideración generalizada de que no puede entenderse como un proceso unitario sino como algo más complejo que englobaría un buen número de procesos de memoria diferentes más o menos interconectados entre sí.

Esta afirmación es fácil contrastarla a partir de la observación de pacientes con algún tipo de lesión o daño cerebral. La sintomatología

amnésica suele ser muy variable, afectando a componentes muy dispares del comportamiento de estos sujetos según la localización, la extensión y el tipo de lesión que se trate en cada caso. Todo esto también puede observarse en animales de experimentación sometidos a lesiones en diferentes áreas, lo que les acarrea una alteración en su rendimiento que suele ser variable de unas tareas a otras.

La división más generalmente difundida de la memoria es en dos tipos: primero, *memoria a corto plazo*, referida a aquella información que se retiene unos instantes nada más y, segundo, *memoria a largo plazo*, para la información que permanece más tiempo, desde minutos hasta años.

A partir de los trabajos que Scoville y Milner (1.957) llevaron a cabo con su paciente H.M. y su particular amnesia, la distinción entre estos dos tipos de memoria, a corto y a largo plazo, cobro gran importancia dentro del estudio neuropsicológico, sobre todo a partir de los datos que prueban que en caso de lesiones en áreas temporales se alteraba un tipo, a corto, y no el otro.

Fue Broadbent (1.958) el primero en postular por separado los conceptos de *memoria a corto plazo* y *memoria a largo plazo*, aunque ya en 1.890, William James, distinguió entre *memoria primaria*, que duraba un breve período de tiempo, y *memoria secundaria*, "el conocimiento de un anterior estado de la mente una vez que ya no forma parte del conocimiento" (Kolb y Wishaw, 1.986).

Algunos autores consideran también como un tercer tipo de memoria la denominada sensorial, que se refiere a la mera persistencia del estímulo y que ha sido estudiada preferentemente en el caso de la visión y la audición (Neisser, 1.967). Por ejemplo, si hacemos girar a suficiente velocidad un punto luminoso en una habitación oscura, un observador percibiría un círculo luminoso, que no es tal, sino que cuando el destello llega a un punto concreto todavía se mantiene la huella de la vez anterior que pasó por ese punto.

Aparte de esta memoria *icónica*, en el caso de la visión, o *ecoica*, en el caso de la audición, se han realizado algunos estudios relacionados con la memoria sensorial o inmediata en las sensaciones táctiles.

Sin embargo, no siempre es fácil recurrir a divisiones de memoria generalmente aceptadas. Dentro de los planteamientos psicológicos encaminados a la generación de modelos explicativos de los procesos de memoria, se ha notado la influencia de las modas predominantes en ese momento, determinando de manera importante el resultado final.

La psicología conductista, con su radical rechazo de los procesos mentales, desestimó la memoria y redujo el aprendizaje a la consecuencia de una determinada asociación entre estímulo y respuesta. Con el auge de la psicología cognitiva, el estudio de la memoria cobró un nuevo impulso ya que, desde su punto de vista, la memoria se convertía en un proceso regulador del comportamiento humano (Ruiz-Vargas, 1.991).

Consecuencia de lo anterior fue la proliferación de modelos explicativos de los procesos de memoria y la proliferación igualmente de clasificaciones, generalmente dicotómicas, de la memoria a largo plazo por entender sus autores que no podía hablarse tampoco en este caso de un proceso similar para las diferentes necesidades o realizaciones. Hay un gran número de estas clasificaciones dicotómicas con mayor o menor apoyo empírico (Squire, 1.987); pasaremos a ver las más importantes.

Así, una de ellas es la de Tulving (1.972) que hablaba de *memoria episódica* frente a *memoria semántica*, refiriéndose aquella al recuerdo de hechos, fechas y situaciones pasadas de la vida de una persona, mientras que con el término *semántica* hacía referencia al conocimiento que el sujeto tiene del mundo, al conocimiento de forma amplia y genérica.

Una segunda distinción es entre *memoria explícita* y *memoria implícita* (Graf y Schacter, 1.985). Según tan distinción, *memoria explícita* sería la que interviene cuando para realizar una tarea es necesaria la participación de un recuerdo consciente sobre experiencias previas. Por el contrario, *memoria implícita* sería en aquellos momentos en los que la ejecución de una tarea puede mejorar, se ve facilitada, en ausencia de recuerdos conscientes.

Otra clasificación es la planteada por Squire y Cohen (1.984) y Squire (1.986)., donde diferencian entre *memoria declarativa* para aquella que es accesible al recuerdo consciente mediante el lenguaje y, en segundo lugar, *memoria procedimental* que hace referencia a toda la gama

de habilidades motoras, perceptivas o cognitivas que posee el sujeto y que no serían accesibles mediante el lenguaje. En la memoria *declarativa* se incluiría la memoria *episódica* y la memoria *semántica* planteadas por Tulving (Squire, 1.986).

3. CONSOLIDACION Y OLVIDO.

La formación de la memoria no es algo que ocurre de forma inmediata, requiere un cierto tiempo, es lo que se conoce como período de consolidación. Durante esta etapa, el proceso es muy susceptible de sufrir posibles interferencias que dificultarían o alterarían el normal almacenamiento de la información.

El Hipocampo parece ser una estructura fundamental en este proceso de consolidación ya que se sabe que es necesario para el almacenamiento mnésico sólo por un período determinado de tiempo después del aprendizaje, posteriormente, se desarrolla una memoria permanente que ya no depende del Hipocampo (Zola-Morgan y Squire, 1.990). Tanto en monos con lesión hipocámpica (Zola-Morgan y Squire, 1.990) como en humanos con lesiones del Lóbulo Temporal medial, afectando al Hipocampo y a la Amígdala (Squire, 1.986), se manifestó dificultad para recordar información presentada poco tiempo antes de la lesión, aunque podían recordar normalmente la información almacenada con anterioridad.

Cuando se adquiere una información esta se representa en la memoria a corto plazo gracias a algún proceso que requiere actividad neural continua. Sin embargo, luego debe producirse otro proceso más permanente que preserve esta información en la memoria a largo plazo. Muchos estudios experimentales soportan la hipótesis de que la síntesis de proteínas es necesaria para la consolidación de la memoria a largo plazo (Fride, Ben-or y Allweis, 1.989).

Durante mucho tiempo se pensó que la información que se guardaba en los almacenes de memoria iba perdiéndose con el paso del tiempo. Se creía que el olvido estaba provocado por la progresiva debilitación o extinción de las huellas a causa del paso del tiempo y de la falta de uso de esa información. La curva de olvido establecida por Ebbinghaus (1.885) se basaba en este principio.

Se observó que el paso del tiempo no afectaba por igual a la información almacenada en un mismo momento, por lo que se llegó a la conclusión de que el mero paso del tiempo no era el que provocaba el olvido (Baddeley, 1.982).

McGeoch (1.932) planteó que el olvido estaba provocado por la interferencia de las actividades ocurridas entre el momento del aprendizaje y el momento del recuerdo. No obstante, la interferencia puede deberse también a situaciones o eventos anteriores al momento de aprendizaje. Estas interferencias provocarían un proceso activo de bloqueo o inhibición de las huellas de memoria dificultando su accesibilidad (Luria, 1.976).

La interferencia generada por estas actividades o eventos ajenos al aprendizaje puede ser de dos tipos; interferencia *proactiva*, la causada por eventos previos al aprendizaje e interferencia *retroactiva*, la provocada por eventos posteriores.

La interferencia o inhibición *proactiva* acontece cuando una huella reciente se ve bloqueada o alterada por una huella más antigua. En el caso de la interferencia *retroactiva*, es la huella más antigua la que se ve desplazada por una huella más reciente.

4. RECUERDO Y RECONOCIMIENTO.

Como ya hemos dicho, no se puede entender por memoria un proceso único e indiferenciado. Aparte de las divisiones vistas anteriormente, hay otra que es fundamental tenerla en cuenta, se trata de la diferencia entre recuerdo y reconocimiento.

En los procesos de recuerdo, el sujeto debe recuperar un material que posee en sus almacenes mnésicos recurriendo a las estrategias que el crea más conveniente. En estas tareas se les pide a los sujetos que rememoren una información que se les presentó previamente sin recibir ningún tipo de ayuda o "pista" que les pueda ayudar en su búsqueda. El ejemplo más típico de este proceso es cuando al sujeto se le presenta un conjunto de palabras u objetos y, posteriormente, se le pide que recuerde el mayor número posible de ellos.

Por el contrario, en los procesos de reconocimiento, el sujeto debe comparar una misma información presentada en dos momentos diferentes. Aquí, la tarea del sujeto consiste en comparar una información presente con la que ya posee almacenada de un aprendizaje anterior. En este caso, el ejemplo sería presentar al sujeto un primer conjunto de items y, más tarde, algunos de esos items junto con otros nuevos a fin de que el sujeto discrimine cuales son los nuevos y cuales los antiguos. A los items que no pertenecen al primer conjunto se les suele denominar elementos distractores.

Hay un proceso intermedio a los dos anteriores que consistiría en una tarea de recuerdo en la que al sujeto se le facilitan unas pistas o claves para facilitar la tarea de recuperar la información, es lo que se conoce como recuerdo con claves. En este proceso, después de presentar un primer grupo de items, por ejemplo, palabras, se le pide al sujeto que los recuerde pero se le proporciona algún tipo de clave, por ejemplo, la primera letra o la primera sílaba de cada palabra.

La pregunta que se plantea a continuación es si estamos hablando de dos procesos similares o diferentes, si es lo mismo recordar que reconocer aunque varíe el nivel de dificultad o, por el contrario, estamos ante dos procesos diferentes con demandas diferentes.

Tulving (1.976) postula que se trata de procesos iguales y que lo que varía es la especificidad de las claves que se le proporcionan al sujeto.

Según esto, en tareas de recuerdo libre, las claves estarían constituidas por el propio contexto del sujeto, lo que implica un muy bajo nivel de especificidad. En el caso de recuerdo con claves, el nivel de especificidad sería variable pero siempre mayor que en el caso anterior ya que estas claves estarían más relacionadas con la información demandada. Por último, en el proceso de reconocimiento, la clave sería la propia información, con lo que el nivel de especificidad sería máximo (Tulving y Osler, 1.968).

En otra línea se sitúan los autores que consideran dos procesos diferentes (Bahrick, 1.970; Kintsch, 1.970; Anderson y Bower, 1.972;). Según ellos, en las tareas de recuerdo intervienen dos subprocesos que implican recuperación de información; el primero de ellos consistiría en generar el conjunto de items posibles según la demanda concreta; en segundo lugar, se trataría de decidir cual o cuales de esos items son los buscados y cuales no, es decir, una tarea de comparación para posteriormente realizar la elección. Este segundo subproceso sería igual al reconocimiento, por lo que se podría considerar un subproceso del recuerdo.

El proceso de reconocimiento es más sencillo ya que el sujeto se limita a comparar el objeto presentado con el registrado anteriormente (Luria, 1.976). Además va a estar constituido por dos factores; el primero es el grado de familiaridad que el objeto, palabra o item va a tener para el sujeto, lo que en muchos casos va a posibilitar la decisión. Si no es suficiente, va a intervenir un segundo factor de búsqueda en la memoria a largo plazo, lo cual requiere más tiempo. Estos dos factores se interrelacionan en proporciones variables de tal modo que

a mayor familiaridad menor necesidad de búsqueda y viceversa (Mandler, 1.980; Gillund y Shiffrin, 1.984).

5. NEUROBIOLOGIA DE LA MEMORIA.

En la década de los 40, Donald Hebb postuló su conocida teoría sobre la memoria. Retomando los planteamientos de Ramón y Cajal acerca de que la memoria estaría relacionada con cambios en los circuitos nerviosos, afirmó que, cuando una célula está activa, sus conexiones sinápticas se vuelven más activas. De esta manera, se produciría un incremento de la excitabilidad neuronal en el caso de un proceso de memoria a corto plazo, mientras que en el caso de memoria a largo plazo, dicho incremento implicaría además un cambio estructural en la sinapsis (Hebb, 1.949).

El proceso de reinervación muscular después de la transección de un nervio motor es algo que quedó establecido hace tiempo (Edds, 1.953), sin embargo, en el Sistema Nervioso Central este fenómeno no quedó de manifiesto hasta algunos años más tarde (Raisman, 1.969; Raisman y Field, 1.973).

Actualmente hay un buen número de investigaciones que han confirmado la existencia de crecimiento o regeneración axonal en el Sistema Nervioso Central después de una denervación parcial y, lo que es más interesante, también en casos en los que no había denervación.

Este fenómeno que nos permite comprender las bases morfológicas de la recuperación funcional en lesionados cerebrales puede relacionarse también con procesos de aprendizaje y memoria (Tsukahara, 1.981).

Cuando hablamos de memoria en relación con el sistema nervioso, inevitablemente pensamos en la plasticidad neuronal o cambio persistente de las propiedades funcionales de una neurona o un conjunto de ellas. Está comprobado que la adquisición de nuevos comportamientos implica modificaciones tanto en la actividad neurofisiológica como en la neuroquímica de ciertas estructuras cerebrales y, de forma más concreta, en el Hipocampo donde se produjo una modificación de la señal electroencefalográfica y se modificó la síntesis de ARN como consecuencia de un proceso de aprendizaje utilizando ratas como sujetos experimentales (Rosadini et al., 1.981).

El fenómeno denominado Potenciación a Largo Plazo se ha relacionado con el proceso de memoria. Si suministramos estimulación eléctrica de alta frecuencia de forma continuada a las neuronas del Hipocampo, se produce un incremento de los potenciales evocados que puede permanecer durante horas e, incluso, durante más tiempo (Bliss y Dolphin, 1.982; Buzsaki, 1.984). El uso repetido de una sinapsis hace que en ella se produzca un incremento del flujo de información por un período de tiempo bastante amplio por lo que muchos autores consideran este fenómeno como la base neural de los procesos de memoria y aprendizaje (Bliss y Dolphin, 1.982; Swanson, Teyler y Thompson, 1.982; Smith, 1.987).

Se conocen algunas características de la Potenciación a largo plazo, sin embargo, desde que Bliss y Lomo (1.973) describieron este proceso por primera vez se ha intentado determinar las condiciones concretas en las que ocurre y si se trata de un efecto pre- o postsináptico. Se han manejado dos posibles explicaciones para este fenómeno: una, según la cual se produce un incremento persistente en la liberación de neurotransmisores por parte de la neurona presináptica; otra, afirma que se produciría un aumento del número de receptores en la neurona postsináptica o de la sensibilidad de estos al Glutamato, un neurotransmisor importante en este fenómeno (Bliss, 1.990). Parece más probable la existencia de un mecanismo postsináptico predominante pero no se puede descartar un componente presináptico (O'Dell, Kandel y Grant, 1.991) pues, de hecho, el proceso se inicia postsinápticamente pero el lugar donde acontece el cambio persistente está todavía por determinar (Zalutsky y Nicoll, 1.990).

Hoy se sabe que un canal iónico postsináptico es el que detecta la contigüidad temporal de la actividad pre- y postsináptica y señala esa contigüidad permitiendo la entrada de iones calcio en el elemento postsináptico (Smith, 1.987). Por otro lado, la descripción de nuevas formas de Potenciación a Largo Plazo relacionadas con el bloqueo de canales de Potasio (Aniksztejn y Ben-Ari, 1.991) o la influencia en este fenómeno de otros neurotransmisores como el GABA (Davies et al., 1.991), proporcionan nuevos puntos de vista a la vez que añaden complejidad al estudio de este fenómeno y su relación con el aprendizaje y la memoria.

El fenómeno de Potenciación a Largo Plazo es una característica importante de las neuronas hipocámpicas (Teyler y Discenna, 1.985), sin embargo, se ha comprobado que puede ser una característica de las sinapsis en general, habiéndose detectado incluso en el Sistema Nervioso Autónomo (Brown y McAfee, 1.982). Por otro lado, también hay autores que, aún admitiendo que este fenómeno reúne las características necesarias par constituir el mecanismo sináptico del aprendizaje, consideran que la relación entre ambos no es lo suficiente convincente (Brown et al., 1.988).

Numerosos investigadores han comprobado que el suministro de sustancias que inhiben la síntesis de proteínas provocaba una marcada alteración del aprendizaje, considerando esto como un claro alegato a favor de la hipótesis de que la síntesis de proteínas juega un papel importante en la memoria a largo plazo (Gibbs y Ng, 1.977; Davis y Squire, 1.984) ya que la adquisición y retención de información en la memoria a corto plazo no requiere de la síntesis de nuevas proteínas (Goelet et al.; 1.986).

Sin lugar a dudas, la estructura cerebral más y mejor relacionada con los procesos de memoria es el Hipocampo. Situado en la parte interna del Lóbulo Temporal, es una estructura antigua, es decir, es de las primeras en diferenciarse en el desarrollo y por eso se denomina a esa zona arquipalio o arquicorteza.

Fueron Korsakov y Bejterev los primeros que hacen referencia a la implicación del Lóbulo Temporal medial y del Hipocampo en la memoria (Luria, 1.976).

Cuando se plantean los primeros desacuerdos es a la hora de determinar cual es el papel que juega el Hipocampo en la memoria, de que modo interviene en el proceso en sí o en los diferentes subprocesos y en que momento lo hace (ver capítulo III) .

Surgen los diversos planteamientos acerca de si el Hipocampo interviene en la utilización de la estimulación presente y disponible y, por tanto, una lesión de esta estructura provocaría una alteración general en la capacidad de procesar información (Winocur, 1.980, 1.982) o bien, el Hipocampo interviene directamente en los procesos de memoria propiamente dichos y de forma diferente cada una de sus diferentes etapas (Liu y Kuang, 1.982).

Desde el famoso caso de H.M. han proliferado los estudios sobre tal estructura intentando generar modelos animales que permitan explicar el proceso de memoria en los humanos.

No obstante, aquí surge ya la primera controversia pues no es fácil reproducir en animales una amnesia humana causada por lesión del Hipocampo (Mishkin y Appenzeller, 1.987). Esto, al margen de la dificultad que entraña la carencia de habla por parte de los animales, parece estar motivado por la participación de otras estructuras junto con el Hipocampo.

Una estructura vital parece ser la Amígdala, ya que un daño conjunto de la misma y del Hipocampo provoca una alteración mayor que la producida por lesión de la Amígdala o el Hipocampo por separado en ratas (Lobaugh et al., 1.989) e, igualmente, afecta al

reconocimiento de objetos, cosa que no ocurre si lesiona una u otra estructura (Aggleton, Blindt y Rawlins, 1.989). También se ha conseguido reproducir en monos una amnesia similar a la de los humanos lesionando de forma simultanea ambas estructuras (Saunders, Murray y Mishkin, 1.984; Mishkin y Appenzeller, 1.987).

Horel (1.978) plantea que la estructura que en realidad interviene de forma crítica en los procesos de memoria es la Neocorteza Temporal lateral, ya que sería prácticamente imposible extirpar el Hipocampo sin dañar esta zona y que es por eso por lo que se produce esta confusión. Realiza una crítica generalizada a las hipótesis hipocámpicas de la amnesia. Afirma este autor que el cerebro de hombres y animales es diferente y no puede evaluarse de la misma manera. Seccionando una parte del Lóbulo Temporal y dejando intacto el Hipocampo se conseguía un trastorno amnésico similar al descrito en los casos de hipocampectomía. Lo explica afirmando que se seccionan fibras que conectan esta estructura con la Amígdala (Horel, 1978), lo cual esta en cierta concordancia con lo planteado anteriormente por Mishkin y Appenzeller (1.987).

Este planteamiento viene avalado por algunas intervenciones quirúrgicas en las que se realiza una extirpación selectiva de la Amígdala y el Hipocampo sin dañar la Corteza Temporal lateral y por los resultados de estos sujetos en una batería de tests de inteligencia, lenguaje y memoria. Estos sujetos fueron más eficientes que aquellos a los que se les había extirpado o dañado la Corteza Temporal lateral (Birri, Perret y Wieser, 1.982).

También otros autores se han decantado por el papel de la Corteza Temporal en los procesos de memoria en detrimento del Hipocampo, aunque lo refieran a tipos de memoria como la de referencia (Myhrer y Naevdal, 1.989) o sólo a procesos de reconocimiento (Brown, Wilson y Riches, 1.987).

Sin embargo, son mayoría los autores que consideran el Hipocampo como una estructura crítica en los procesos mnésicos (Woods, Schoene y Kneisley, 1.982) donde se requiere al menos un Hipocampo funcionalmente sano para evitar déficits amnésicos (Penfield y Mathieson, 1.974) pues el deterioro en pacientes con daño en un sólo Hipocampo no es significativo respecto a un grupo control sin daño alguno (Gonser, Perret y Wieser, 1.986). También hay autores que plantean, incluso, la existencia de un alto índice de localización anatómica dentro de esta estructura según se tratase de memoria a corto o a largo plazo (Zornetzer, Boast y Hamrick, 1.974; Boast, Zornetzer y Hamrick, 1.975).

Por último, algunos autores son incluso más concluyentes al afirmar que el Hipocampo, la Amígdala o ambos son los que realmente están implicados en los procesos de memoria al menos en monos (Zola-Morgan, Squire y Mishkin, 1.982).

CAPITULO II.

EL OLFATO.

1. ASPECTOS GENERALES.

El hombre forma parte del grupo de vertebrados denominado microsmático en lo que a tamaño del receptor olfativo se refiere. Lo tiene mucho menos desarrollado que los animales calificados de macrosmáticos como el perro, la rata, el conejo, etcétera. Para estos, el olfato resulta indispensable para la supervivencia ya que les facilita la localización de comida, el apareamiento y la defensa de sí mismos y de su territorio.

A pesar de todo, el olfato en el hombre posee gran importancia, ya que si bien no es fundamental para la supervivencia en los entornos convencionales, tiene unas implicaciones sociales y emocionales muy considerables. "El sistema olfatorio es más que un simple perceptor de olores; es un activador y sensibilizador de otros sistemas neurales, sobre todo de aquellos que constituyen el substrato de patrones de conducta emocional" (Noback y Demarest, 1.975). Tampoco podemos considerar al ser humano como un animal anósmico, posee una buena capacidad para detectar y discriminar cualidades olfativas pudiendo reconocer olores casi siempre, únicamente presenta dificultades a la hora de

identificar un olor en particular (Richardson y Zucco, 1.989) o para asociar ese olor con su nombre concreto (Engen, 1.987).

El estudio del olfato siempre ha estado algo postergado a causa de la dificultad para precisar las cualidades olfativas primarias. En este caso no disponemos de colores básicos como en la visión o de otra posible clasificación de los olores; cualquier olor que percibimos está producido por la interacción de varias sustancias volátiles.

Igualmente representa un problema la determinación de los mecanismos que subyacen a la percepción de las diferencias de intensidad de un estímulo olfativo. En esta línea, se encontró cierta correlación entre la amplitud de un Electroolfatograma realizado en el epitelio olfatorio de ranas y los juicios emitidos por personas acerca de la intensidad odorífera de diferentes concentraciones de la misma sustancia odorífera (Engen, 1.982). Sin embargo, ya tenemos una de las primeras dificultades, la subjetividad de los juicios personales sobre la intensidad de un olor y el desconocimiento preciso de umbrales en este sentido.

Otra dificultad que encuentran los investigadores del olfato es la determinación de las diferencias y similitudes entre los olores y que ocurre en el receptor olfatorio para que dos olores se perciban como diferentes. Esto está relacionado con lo que ya hemos comentado en referencia a la inexistencia de olores básicos o primarios.

Por tanto, la imposibilidad de establecer una clasificación efectiva de olores primarios o básicos y el desconocimiento de los mecanismos

orgánicos que subyacen a la percepción olfativa tanto en intensidad como en cualidad, son los principales obstáculos en la investigación sobre el olfato.

2. ANATOMIA DEL SISTEMA OLFATIVO.

La zona receptora para la olfacción se sitúa en la parte superior de ambas fosas nasales en el lado opuesto al tabique nasal y en la parte más alta del cornete superior. El Epitelio olfatorio ocupa una pequeña área de unos 2'5 centímetros cuadrados y es donde se localizan las células sensoriales rodeadas por un buen número de células de sostén (Figura 1).

Dentro ya de la cavidad craneana se sitúa el Bulbo olfatorio, el Tracto olfatorio y el Area olfatoria primaria en la base del cerebro.

El Bulbo olfatorio es una estructura de forma ovoidal, dimórfica (Orensanz et al., 1.982) situada sobre la lámina cribosa del hueso Etmoides y es donde se reciben los axones procedentes del Epitelio olfativo. Las zonas del Epitelio y del Bulbo olfatorio guardan una relación topográfica de tal manera que las aferencias anteriores procedentes del Epitelio olfativo establecen su conexión en la parte anterior del Bulbo olfatorio y las aferencias posteriores lo hacen en regiones posteriores. Esta organización topográfica se mantiene también entre el Lóbulo y la Corteza olfatoria primaria sin que pueda hablarse,

no obstante, de una proyección exacta entre las localizaciones (Haberly, 1.985).

Del Bulbo emerge en dirección rostrocaudal el Tracto olfatorio, que discurre por la base del Lóbulo Frontal hasta adherirse al hemisferio cerebral donde se bifurca en una Estría olfatoria medial y otra lateral. Entre estas dos, se sitúa una tercera Estría olfatoria, intermedia, que se inserta en el Area Perforada anterior.

Los nervios olfatorios constituyen el primer par craneal que, como ya hemos dicho, se origina en la mucosa del Epitelio y va hacia el Bulbo olfatorio. La Corteza olfatoria primaria está constituida por zonas corticales de sustancia gris que reciben aferencias procedentes del Lóbulo olfatorio (Figura 2). Las partes del cerebro que se consideran primariamente olfatorias son el Núcleo olfatorio anterior, el Tubérculo olfatorio, la Corteza Prepiriforme, una parte del Núcleo amigdalino y el Núcleo de la Estría Terminal (Engen, 1.982; Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981), áreas todas ellas situadas al final del Tracto olfatorio. Posteriormente, algunas de estas proyecciones van al Hipotálamo, sin embargo, estas conexiones no son directas y si bastante complejas (Engen, 1.982). De estas estructuras, el área más estudiada es la Corteza Prepiriforme (Haberly, 1.985) que puede dividirse en dos partes: una medial, sobre la Estría olfatoria lateral en el Lóbulo Frontal y otra lateral, en la parte anteromedial del Lóbulo Temporal.

Las células receptoras son neuronas bipolares en cuya dendrita poseen una serie de filamentos móviles. Estos filamentos, junto con la secreción mucosa, forman una capa que recubre el Epitelio y es en ellos

donde, con toda probabilidad, se localizan los receptores olfativos (Figura 3). Los axones de las neuronas bipolares se agrupan formando la Fila olfatoria, un fascículo del Nervio olfatorio que atraviesa la Lámina Cribosa del hueso Etmoides en la base del Lóbulo Frontal del Cerebro para dirigirse al Bulbo olfatorio.

Los axones de las células receptoras terminan en el Bulbo olfatorio, en los Glomérulos olfatorios, donde establecen sinapsis con células mitrales, cada una de las cuales recibe las aferencias de cientos de neuronas receptoras. Por su parte, las dendritas de las células mitrales establecen conexiones con varios Glomérulos a la vez. Como las neuronas mitrales emiten axones recurrentes hacia los Glomérulos, se crea un circuito de retroalimentación ya que también estos están interconectados entre sí formando complejos circuitos donde los procesos de inhibición sináptica parecen jugar un importante papel en la percepción olfativa (Shepherd, 1.976)

Los Glomérulos parecen funcionar como entidades unitarias al ser estimuladas por los olores, de tal manera que todas sus células responden o no lo hace ninguna ante un determinado olor (Engen, 1.982). Levetau y McLeod (1.966) sometieron 128 Glomérulos a la estimulación con 12 olores diferentes y comprobaron que cada uno de ellos podía responder con normalidad a algunos olores pero no a todos.

Las células mitrales envían colaterales axónicas hacia otras neuronas para llevar, a través del Tracto olfatorio primero y de las Estrías olfatorias después, la información hacia la Corteza olfatoria primaria y algunas áreas adyacentes (Engen, 1982). Las proyecciones de las

neuronas mitrales son diferentes a las del resto, pues los axones de las primeras se dirigen al hemisferio ipsilateral y los de las demás van al hemisferio contralateral a través de la Comisura Anterior después de establecer sinapsis en el Núcleo olfatorio anterior.

Se han descrito conexiones entre las áreas olfatorias primarias y regiones diencefálicas, principalmente del Tálamo y el Hipotálamo (Figura 4), apuntándose también la posibilidad de que el Hipocampo y la Amígdala sean centros de relevo de las vías polisinápticas que comunican las áreas olfatorias con el Hipotálamo y el Mesencéfalo (Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981). No obstante, las conexiones que se establecen después del Bulbo olfatorio son poco conocidas aún (Engen, 1.982).

S.F. Takagi (1.981) plantea la existencia de varias vías olfatorias propiamente dichas. La primera de ellas comenzaría en las células olfativas, pasaría por el Bulbo olfatorio y la Corteza Prepiriforme para dirigirse al Núcleo mediodorsal del Tálamo y a la Corteza orbitofrontal. Una segunda vía iría desde los receptores del órgano vomeronasal hacia áreas límbicas, fundamentalmente el Hipotálamo, atravesando el Núcleo corticomediale de la Amígdala. La primera de estas vías podría denominarse *sistema olfatorio cortical* y la segunda *sistema olfatorio subcortical* (Takagi, 1.981).

También se describió una tercera vía olfatoria en la rata (Giachetti y McLeod, 1.977) que se dirigiría al área gustativa neocortical a través del Núcleo ventral posteromedial del Tálamo. Estas conexiones con el Núcleo ventral posteromedial y otras áreas talámicas fueron en-

contradas también en el conejo por Imamura y sus colaboradores (Takagi, 1.981).

Atendiendo a lo expuesto por estos autores, podemos considerar la existencia de diferentes vías olfativas, tanto corticales como subcorticales estableciendo conexiones entre múltiples áreas encefálicas, lo cual nos puede dar una idea aproximada de la complejidad del olfato y de su intervención en diversos procesos comportamentales, sobre todo los de tipo emocional.

Hay bastantes estudios que ponen de manifiesto el papel de diversas estructuras en la olfacción. Así, por ejemplo, la lesión bilateral del Tracto olfatorio lateral provocó una alteración marcada en la búsqueda de agua por parte del animal, alteración mayor que la que manifestaron animales con lesión en la Comisura Anterior (Cattarelli, 1.989), vía por la que decusan las fibras olfatorias.

En cuanto al papel de la Corteza Piriforme, se sabe que es una estructura cortical muy importante en el procesamiento olfativo (Nemitz y Goldberg, 1.983) y más específicamente en la capacidad de discriminar los olores (Staubli, Schottler y Nejat-Bina, 1.987).

Lesiones en las regiones Preóptica y Supraóptica del Hipotálamo, Hipotálamo posterolateral o el Núcleo lateral de los Cuerpos Mamilares del cerebro de ratas, provocaron un marcado deterioro en la tarea de retener discriminaciones olfativas, mientras que lesiones en áreas como el Tálamo dorsal, el complejo amigdalino o el Hipocampo no provo-

caron alteraciones significativas con respecto a la ejecución demostrada por los animales del grupo control (Thompson, 1.980).

Esto nos da una idea de la importancia del Hipotálamo en la percepción olfativa así como de la no intervención del Hipocampo. También hay autores que plantean que la destrucción del Núcleo talámico dorsomedial provoca dificultades en la tarea de discriminación olfativa (Staubli, Schottler y Nejat-Bina, 1.987). Slotnick (1.985) también comprobó que la Amígdala, en ratas, no era esencial para la discriminación olfativa, si bien era necesaria para el mantenimiento de estados de activación y otras conductas típicas de estos animales.

En lo que a humanos se refiere, se puso de manifiesto una marcada alteración de la capacidad para discriminar o detectar olores en sujetos que padecían la enfermedad de Alzheimer (Doty, Reyes y Gregor, 1.987; Rezek, 1.987) o la de Parkinson (Doty, Deems y Stellar, 1.988). En esta misma línea, en el síndrome de Korsakoff se detectó una disminución de la capacidad para discriminar olores, relacionando este déficit con el daño existente en el Núcleo talámico medio dorsal de los pacientes con este síndrome (Mair et al., 1.980) y descartando la posibilidad de que la mencionada disminución pudiera deberse a deterioro puramente sensitivo o a un decaimiento de la capacidad de almacenamiento mnésico.

Sin embargo, en pacientes con lobectomía temporal, los déficits olfativos sólo afectaron al reconocimiento y/o discriminación, manteniéndose normal la capacidad de detección (Rausch, Serafetinides y Crandall, 1.977; Eskenazi et al. 1.983, 1.986; Jones-Gotman y Zatorre,

1.988) y pacientes con epilepsia grave que tuvieron que someterse a cirugía para extirparles parte del Lóbulo Temporal, afectando áreas como el Hipocampo, la Amígdala, el Uncus y el Giro hipocámpico, manifestaron después de la operación una cierta discapacidad para la percepción y reconocimiento de los olores (Rausch y Serafetinides, 1.975), es decir, se podría considerar como una alteración de la memoria para los olores o de la capacidad de comparación de una señal actual con otra pasada.

3. PERCEPCION OLFATIVA.

Determinar como una sustancia estimula al receptor olfativo es uno de los principales problemas que se han planteado en el estudio del olfato; esto ha hecho surgir diversas teorías acerca de este fenómeno. T. Engen (1.982) hace referencia a algunas que, de formas diversas, han intentado dar explicación a este proceso. Según la clasificación que hace Engen (1.982) podríamos ordenar estas teorías en cuatro grupos:

- Teorías donde se tienen en cuenta aspectos tales como el peso, la masa, la vibración, radiación, etc. de las diferentes moléculas de sustancias odoríferas.

- Teorías que hacen referencia a diferentes zonas de estimulación en el epitelio olfativo según el tipo de molécula del que se trate.

- Teorías en las que se explica el proceso en función de la estructura atómica y la carga eléctrica de las moléculas junto con ubicaciones de forma complementaria en el receptor.

- Teorías que hacen hincapié en diferentes procesos bioquímicos que acontecen en el receptor olfatorio y que dan lugar al desencadenamiento del proceso en sí.

Una teoría que se ha hecho bastante popular y que goza de bastante aceptación es la denominada Estereoquímica, propuesta por Amoore (1.970), que está basada en la forma física y la carga eléctrica de las moléculas odoríferas. Según dicha teoría, la molécula odorífera debe ajustarse físicamente en un punto concreto del cilio receptor o bien, ser atraída por puntos cargados positiva o negativamente. Los puntos de ajuste físico tendrían una forma complementaria a la de la molécula.

Amoore propone la existencia de siete olores primarios y el postulado de que los receptores olfativos tienen una forma que les permite acomodarse a la de la molécula odorífera, lo que se puede denominar como teoría de *la bola y el agujero (ball and socket theory)* (Engen, 1.982). Sin embargo, Amoore no se plantea la descripción de como se propaga la información después de que la molécula se acopla en su ubicación.

Según la forma o carga eléctrica molecular, Amoore establece siete cualidades olfativas primarias: Eter, Alcanfor, Almizcle, Floral y

Menta según la forma molecular y Picante y Podrido por sus cargas positiva y negativa respectivamente.

Como ya hemos comentado, el intento de establecer un código o modelo que permita la discriminación de las cualidades olfativas se ha orientado preferentemente a la búsqueda de receptores específicos en el órgano sensorial que respondan de una manera diferenciada a un olor concreto o a algún aspecto privativo de la molécula odorífera.

La teoría de Amoore ha sido cuestionada al no poderse demostrar fehacientemente la existencia de las mencionadas ubicaciones y no ser posible la agrupación de los olores en grupos similares. Sin embargo, lo que si se ha podido observar es cierta correlación entre la forma de las moléculas y la cualidad olfativa (Engen, 1.982).

Otra teoría a la que se alude con frecuencia es la propuesta por Davies (1.971), denominada de la *penetración y perforación*. En ella se afirma que la sensación olfatoria se produce por que las moléculas olfativas perforan la célula receptora provocando el flujo del sodio y el potasio a través de la membrana y desencadenando el potencial de acción. Según este autor, habría miles de ubicaciones disponibles en cada célula receptora para ser perforadas. La intensidad de una sustancia odorífera dependería del número de ubicaciones perforadas en cada célula y la cualidad odorífera lo haría de la proporción de recuperación de las perforaciones hechas.

En esta misma línea está también la teoría de Wright (1.977), que propone que es la frecuencia vibratoria de la molécula olfatoria la que

afecta al receptor neuronal. Según esto, la velocidad a que vibran los átomos de una molécula puede predecirse y, al mismo tiempo, servir para diferenciar a varias sustancias olfativas ya que los receptores estarían en disposición de responder a una única frecuencia. Sin embargo, se ha podido comprobar que algunos olores diferentes presentan unas frecuencias vibratorias similares (Moulton y Beidler, 1.967).

Estas teorías presentan su punto más débil en el hecho de que no es posible determinar la existencia de receptores específicos en el órgano sensorial, no ha sido posible identificar las ubicaciones donde las moléculas estimulan química, física o mecánicamente a la célula receptora.

No podemos, a pesar de todo, desechar radicalmente las teorías que defienden la existencia de receptores específicos pues hay evidencias dispersas que no se pueden desestimar. Así, por ejemplo, Amoore (1.971), al estudiar sujetos con anosmia específica, incapacidad para detectar algún olor, pensó que podía ser un trastorno de origen genético que afectaba a un grupo específico de receptores, o Mustaparta (1.971) que obtuvo diferentes registros electroolfatográficos de diferentes puntos del epitelio olfativo, lo cual permitía fácilmente suponer la existencia de receptores diferentes. Por tanto, sería arriesgado negar estos planteamientos sin dejar una puerta abierta a los nuevos descubrimientos o a nuevas técnicas que permitan una mejor comprensión de estos procesos.

Como alternativa a estas teorías de los receptores específicos, podemos citar dos teorías que plantean la existencia de receptores generales únicamente, los cuales pueden responder a un amplio grupo de sustancias olfativas, si bien, cada receptor puede tener su propio espectro de respuesta.

Una de estas teorías es la denominada *Modelo de la cromatografía por gas* (Mozell, 1.966) según la cual, diferentes olores serían más o menos efectivos en diferentes sitios a lo largo del epitelio de delante a atrás y, las moléculas olfativas se diseminarian por todo el epitelio en diferente proporción.

Otra teoría en esta línea es la descrita por Erickson (1.968) denominada *Modelo de fibras cruzadas*. Según esta, la respuesta simultanea de un cierto número de receptores pueden configurar una respuesta modelo o *master* para cada olor cualitativamente diferente. Dicha cualidad olfativa estaría determinada por la información proporcionada por dos o más receptores.

Lancet (1.986) afirma que el reconocimiento olfatorio está mediado por un buen número de células sensoriales, cada una de las cuales expresa un pequeño porcentaje de información acerca de la intensidad y la cualidad de la sustancia olfativa. La neurona sensorial olfativa recibe señales químicas en la membrana de sus dendritas y responde provocando un potencial de acción que se propaga por su axón. Según esto, el proceso olfativo es similar a la neurotransmisión ya que se trata de la transformación de una señal química a una eléctrica (Lancet, 1.986).

CAPITULO III.

EL HIPOCAMPO.

1. ASPECTOS GENERALES.

Durante mucho tiempo, el Hipocampo fue considerado como un componente más del cerebro olfativo de los vertebrados sin hacer excesivas consideraciones sobre sus funciones concretas dentro de un sistema, el olfativo, que ya por sí mismo era objeto de una cierta inhibición por parte de los investigadores.

Posteriormente, las alteraciones comportamentales, eminentemente mnésicas, que se derivaron de la extirpación del Hipocampo, hicieron que se convirtiera en centro de atención desligado ya del proceso olfativo y relacionándole de manera estrecha con la memoria. Como consecuencia de este nuevo interés, proliferaron las investigaciones que establecían nuevas relaciones entre el Hipocampo y otros procesos tales como la atención, la inhibición de respuestas motoras y, de forma más amplia, con los procesos de memoria.

La descripción del fenómeno de Potenciación neuronal a largo plazo como una característica que adquiría unas connotaciones especiales en el caso de las neuronas del Hipocampo, orientó los

trabajos de forma preferente hacia la memoria a corto plazo o procesos equivalentes con otras denominaciones, revitalizando antiguos planteamientos teóricos que, como el de D.O. Hebb (1.949), no fueron muy apreciados en su momento y tomaban ahora, gracias a este fenómeno, una nueva e interesante validez.

Un aspecto a tener en cuenta es el papel que juega el Hipocampo en el hombre y el que juega en los demás animales, sus similitudes y diferencias. Se han descritos casos de pacientes que al serles extirpado bilateralmente el Hipocampo manifestaron una profunda amnesia, pues bien, esta alteración de la memoria no ha sido posible reproducirla exactamente en animales hipocampectomizados (Mishkin y Appenzeller, 1.987). Sí es cierto que la extirpación bilateral del Hipocampo en sujetos no humanos les ha causado importantes alteraciones del aprendizaje, como se ha podido ver en numerosos experimentos, pero no una amnesia como la humana. Las lesiones hipocámpicas en animales como ratas o monos altera su capacidad para respuestas secuenciales, provoca respuestas perseverantes, alta sensibilidad a interferencias o dificultades en la percepción espacial pero se conservan algunas aptitudes de aprendizaje.

Esto puede interpretarse desde dos perspectivas, una si consideramos la dificultad para diseñar tareas que requieran los mismos recursos y estrategias en hombres y en los demás animales, lo que haría difícil interpretar los resultados en base a postulados similares respecto al concepto de amnesia; otra, si consideramos que hay un salto evolutivo entre estos animales y el hombre y que la función hipocám-

pica es un exponente de ello, sirviendo a diferentes intereses en uno y otro caso (Kolb y Whishaw, 1.986).

Frente a estos planteamientos se encuentran los de autores que rechazan al Hipocampo como estructura crítica en el proceso de memoria en favor de zonas corticales del Lóbulo Temporal próximas al Hipocampo y a las que consideran como verdaderas responsables del proceso mnésico (Horel, 1.978).

Sin embargo, como ya hemos comentado, hay una mayoría de autores que reconocen el papel decisivo del Hipocampo en los procesos de memoria en detrimento de otras áreas del Lóbulo Temporal.

2. ANATOMIA DEL HIPOCAMPO.

El Hipocampo es una estructura arqueada situada en la parte interna de ambos Lóbulos Temporales (Figura 5), constituyendo la parte más importante del Arquicortex, un componente más antiguo y con una estructura más simple que la del Neocortex (Kahle, Leonhardt y Platzer, 1.985).

El término Allocortex ha sido relacionado generalmente con la función olfativa ya que, en los vertebrados inferiores, es la función más importante de esta zona de corteza, denominándose, de forma genérica, Rinencéfalo. Durante un tiempo se pensó también que el Allocortex de

los vertebrados superiores era eminentemente olfativo hasta que se observó que debía hacerse una distinción; por un lado, las formaciones paleocorticales, cuya función si era puramente olfativa y, por otro lado, las formaciones del Arquicortex, las cuales no parecen tener relaciones con el sentido del olfato (Delmas, 1.962).

El Hipocampo esta recubierto por la circunvolución del mismo nombre y se extiende hasta el extremo caudal del Cuerpo Calloso, donde forma el Induseum Griseum o Hipocampo supracomisural, una delgada capa de sustancia gris que discurre adosada al Cuerpo Calloso hasta su parte más anterior para terminar en una pequeña estructura denominada Hipocampo precomisural, aunque algunos autores no hacen referencia a ellas como pertenecientes al complejo hipocámpico (Figura 6). Tanto el Induseum Griseum como el Hipocampo precomisural son dos estructuras pequeñas y poco desarrolladas comparadas con el Hipocampo retrocomisural (Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981). A esta última estructura es a la que denominamos habitualmente Hipocampo únicamente, en adelante, haremos precisiones cuando queramos referirnos a las otras dos.

Longitudinalmente, el complejo hipocámpico puede dividirse en tres estructuras bien diferenciadas: la Fascia Dentada, el Asta de Ammón y el Subículo. La parte más anterior esta curvada dorsalmente formando una especie de gancho, el Uncus del Hipocampo. Por su parte superior se sitúa un gran fascículo de fibras, la Fimbria del Hipocampo. En la parte posterior, ambos se separan y la Fimbria constituye el Fornix, que se arquea hacia delante por debajo del Cuerpo Calloso.

Observando un corte frontal del Hipocampo presenta una apariencia de pliegue en forma de S o caballito de mar, de ahí su nombre (*Hipocampus = caballo de mar*). El Asta de Ammón está recubierta por una delgada capa de sustancia blanca denominada Alveus del Hipocampo.

El Asta de Ammón se divide en cuatro zonas o campos en función del tamaño de sus neuronas y la disposición de las mismas según anchura y densidad:

- Campo CA1, formado por pequeñas células piramidales.
 - Campo CA2, área estrecha con gran cantidad de células piramidales grandes.
 - Campo CA3, con una anchura superior a la anterior, contiene grandes células piramidales pero en menor densidad.
 - Campo CA4, zona terminal con células piramidales grandes.
- Esta parte está recubierta por la circunvolución dentada.

2.1. Conexiones eferentes.

La mayor parte de las fibras eferentes del Hipocampo salen de él formando la Fimbria y posteriormente el Fornix (Figura 7). Este Fornix o Trígono se divide en dos porciones, una por delante de la Comisura blanca anterior (porción precomisural) y otra por su parte posterior (porción postcomisural).

El Asta de Ammón envía una serie de fibras hacia el Núcleo lateral del Septum por el Fornix precomisural, vía por donde también discurren fibras procedentes del Subículo y que se dirigen hacia el Hipocampo precomisural, el Núcleo olfatorio anterior, la Corteza frontal y el propio Núcleo lateral del Septum (Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981).

La porción postcomisural del Fornix lleva fibras procedentes del Subículo hacia el complejo Mamilar y, en menor cantidad, al Núcleo anterior del Tálamo y al Núcleo ventromedial del Hipotálamo (Meibach y Siegel, 1.975; Rosene y Van Hoesen, 1.977).

Por último, el Subículo envía fibras a la Corteza entorhinal, a la Corteza temporal medial y a la Amígdala.

2.2. Conexiones aferentes.

La porción de fibras más importante que recibe el Hipocampo procede de la Corteza Entorhinal y van a parar a la Fascia Dentada y al Asta de Ammón (Figura 8). Otro grupo de fibras procedente de la Circunvolución del Cuerpo Caloso discurren por el Cíngulo y , junto con otras fibras procedentes de la Amígdala, se dirigen mayoritariamente al Subículo (Krettek y Price, 1.974).

El Núcleo medial del Septum envía fibras al Asta de Ammón y al Subículo a través del Fornix (Meibach y Siegel, 1.977), por donde

también discurren las procedentes del Hipocampo y la Corteza Entorhinal del hemisferio contrario, vía comisura del Fornix.

Por último, también recibe aferencias de áreas hipotalámicas como el Núcleo supramamilar (Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981).

3. ORGANIZACION FUNCIONAL.

Un buen número de investigadores han intentado asignar una función psicológica específica al Hipocampo, sin embargo, todos los planteamientos ofrecidos hasta ahora han presentado algún punto poco explicado o diversos niveles de inconsistencia con los datos obtenidos después de una lesión hipocámpica, esto es, la capacidad predictiva de estos trabajos ha sido poco alentadora hasta el momento.

Swanson, Teyler y Thompson (1.982) describieron al Hipocampo como "una estructura del cerebro, hermosamente organizada, en busca de una función" y en esa búsqueda se le han asignado una gran variedad de ellas pero, de una manera más reiterada y con mayor aporte empírico, se le han asignado funciones relacionadas con la memoria.

Se han realizado revisiones interesantes sobre las funciones psicológicas del Hipocampo como la llevada a cabo por B.S. Chozick (1.983) donde se intenta establecer una interrelación entre conductas

manifiestas y sus déficits con lesiones hipocámpicas, o la que efectuó N.A. Schmajuk (1.984), que revisa los diferentes planteamientos teóricos según relacionen el Hipocampo con procesos de atención, con procesos de inhibición de respuestas o con procesos de memoria.

Así, por ejemplo, Grastyan, Lissak, Madarasz y Donhoffer (1.959) afirmaron que el Hipocampo se encargaba de bloquear la emisión de respuestas de orientación dirigidas hacia estímulos que no se consideraban significativos.

Douglas y Pribram (1.966) proponen que la función del Hipocampo es ejecutar un control sensorial de tal modo que se excluyan estímulos no reforzados de la capacidad atencional. Años más tarde, Douglas (1.972) plantearía una reformulación de esta teoría diferenciándola bastante de la de 1.966. En este caso, el Hipocampo estaría integrado en un sistema relacionado con los procesos de atención y el aprendizaje, según un modelo en el que actuarían dos sistemas, uno analizador, integrado por el Neocortex, Núcleos talámicos, la Amígdala y el Hipocampo; el otro sistema, motivacional, compuesto por la Formación Reticular, el Hipotálamo y cierta participación del Tálamo. Según este modelo, el sistema analizador realizaría su función sobre las entradas sensoriales estableciendo asociaciones que posteriormente se ejecutarían por la activación del sistema motivacional. La función concreta del Hipocampo sería la de bloquear el sistema motivacional cuando se presentaran estímulos no reforzados.

Otra propuesta es la de Solomon (1.979) y su teoría del *Mapa Temporal*, según la cual, el Hipocampo contribuiría a la formación de un

mapa temporal consistente en un registro de la secuencia temporal de los eventos percibidos mientras, simultáneamente, se eliminan aquellos estímulos que se consideran irrelevantes.

3.1. Hipocampo y memoria.

En cuanto a las teorías que relacionan el Hipocampo con la memoria, Adey (1.966) relacionó las ondas theta del Hipocampo con los estados de actividad del mismo, procesando, almacenando y recuperando información mnésica, de tal manera que si dichas ondas se bloquean, se altera la capacidad de recuperar información previamente almacenada.

Smythies (1.966) asegura la participación del Hipocampo en el almacenamiento de información en la memoria a largo plazo. Localiza la memoria a corto plazo en la Corteza sensorial primaria y la memoria a largo plazo en la Corteza del Lóbulo Temporal. Por otro lado, Gaffan (1.972) afirma que una lesión en el Hipocampo alteraría la memoria denominada por él de reconocimiento, es decir, la que se encargaría de obtener información acerca de la novedad o no de un estímulo o una respuesta.

La relación entre Hipocampo y Sistema Límbico es algo también frecuentemente referido en este tipo de investigaciones. Kornhuber (1.973) afirma que el Sistema Límbico es el encargado de seleccionar la información que va a ser almacenada en la memoria a largo plazo. La destrucción del Hipocampo provocaría la incapacidad funcional para

almacenar cualquier información seleccionada en la memoria a largo plazo. Los criterios por los cuales una información sería seleccionada para ser almacenada estarían determinados por un sistema motivacional integrado en el Sistema Límbico y del cual formaría parte el Hipotálamo; este sistema motivacional sería el que informara al Hipocampo y este el que procedería al almacenamiento. Frente a esta capacidad de almacenar información, Hirs (1.974) plantea la capacidad de recuperar información, ya que ubica al Hipocampo en un sistema funcional que se encargaría de determinar que información es recuperada de la memoria.

Vinogradova (1.975) presenta un modelo según el cual el área CA3 del Hipocampo se encargaría de activar o desactivar un proceso de inhibición sobre la formación reticular para crear una *huella de memoria*. El área CA3 compararía inputs procedentes de la región septal con otros procedentes de la corteza; si los detecta como diferentes desactiva la inhibición sobre la Formación Reticular reaccionando de esta manera a la novedad. Según este modelo, el Sistema Límbico estaría formado por dos subsistemas, uno informativo y otro regulador, siendo este último el encargado de almacenar la información en la memoria a largo plazo.

Entre las teorías sobre las funciones psicológicas del Hipocampo, una de las que más interés ha despertado últimamente es la del *Mapeo espacial* (O'Keefe y Nadel, 1.978), según la cual, el Hipocampo procedería a almacenar la información ambiental siguiendo dos caminos; el primero, mapas espaciales, que los autores definen como una serie de plazas o ubicaciones conectadas entre sí y donde la información se

almacenaría referida a coordenadas espaciales en términos absolutos; el segundo, una serie de rutas que los autores definen como listas de "estímulo-respuesta-estímulo" y donde la información se almacenaría referida a coordenadas espaciales relativas a los ejes corporales del animal.

El modelo propuesto por estos autores hace referencia a tres localizaciones hipocámpicas:

- La primera de ellas es la Fascia Dentada, cuya misión sería convertir las señales que entran como coordenadas relativas del animal en un sistema de coordenadas absolutas.

- Posteriormente, la región CA3 se encargaría de realizar un mapa espacial donde estarían representadas las ubicaciones y sus conexiones.

- Por último, la región CA1 poseería la capacidad de detectar los cambios que se produzcan en el ambiente. Un sistema que reaccionaría a los estímulos novedosos.

Frente a la teoría anterior, Olton, Becker y Handelman (1.979) diseñaron una serie de experimentos en un laberinto cuyos brazos, en un número variable, se disponían en forma radial. El objeto era evaluar la función hipocámpica en relación con dos tipos de memoria que ellos establecen. Por un lado, un tipo que denominan *memoria de referencia*, donde se almacenaría la información relativa a aspectos más o menos permanentes del animal y otro tipo, llamada *memoria operativa*, la cual estaría referida a información procedente de situaciones concretas y actuales, un tipo de memoria a corto plazo que requiere asociaciones flexibles estímulo-respuesta y que es muy sensible a las interferencias. El planteamiento de estos autores es que, si se lesiona el Hipocampo,

se produciría una alteración de la memoria operativa pero no de la de referencia. Es decir, frente a la teoría de los mapas cognitivos donde el Hipocampo procesaría en función del estímulo percibido, esta teoría afirma que el Hipocampo procesaría en función del tipo de memoria que se requiera en cada situación, interviniendo cuando se requiere memoria operativa únicamente y no haciéndolo cuando se requiere memoria de referencia (Olton, Becker y Handelman, 1.980). Los autores proponen que el hipocampo está involucrado en comportamientos en los que sea necesaria la memoria operativa, sin hacer distinciones sobre que el tipo de material a recordar sea espacial o no (Olton, Becker y Handelman, 1.979).

Teniendo en cuenta la susceptibilidad de la memoria operativa a las interferencias, es decir, a verse dificultada por la ocurrencia de eventos simultáneos, Rawlins y Tsaltas (1.983) plantearon que el mayor tiempo transcurrido entre las respuestas de los sujetos y la ocurrencia de eventos durante ese tiempo eran dos aspectos que provocaban un menor rendimiento en las tareas de memoria operativa de ratas con el Hipocampo lesionado.

Estas dos últimas teorías han generado una interesante controversia entre los que defienden una u otra. Así, entre los que defienden el planteamiento del mapeo cognitivo como función hipocámpica los hay que adoptan posturas de defensa a ultranza (O'Keefe y Conway, 1980; Leis et al., 1.984) y que defienden esta teoría con matizaciones tales como que, al menos en ratas si se cumple (Nadel y Macdonald, 1.980), que el sistema Fimbria-Hipocampo es el responsable del desarrollo de mapas cognitivos, aunque el Hipocampo no sea el lugar de almacena-

miento del mapa cognitivo (Ellen, 1.980), que los resultados experimentales sustentaron la teoría del mapeo cognitivo y no la de memoria operativa, aunque esta teoría de los mapas pueda tratarse de un aspecto concreto de algún constructo teórico más amplio (Rasmusen, Barnes y McNaughton, 1.989) o que el sistema hipocámpico esté, simplemente, bien concebido para comportarse como un mapa cognitivo, haciendo referencia al modo de comportarse de las neuronas del Hipocampo (Best y Thompson, 1.989).

Frente a los anteriores autores se sitúan los que defienden la teoría de memoria operativa frente a la de mapeo cognitivo, si bien en este caso, las aseveraciones son más matizadas sin llegar a excluir el mapeo cognitivo pero concluyendo que el Hipocampo interviene preferentemente en la función mnésica (Becker y Olton, 1.981; Walker y Olton, 1.984). Otro planteamiento que se ha argumentado en este caso es la diferencia que pueda existir entre el procesamiento hipocámpico en animales o en hombres (Olton, Wible y Shapiro, 1.986).

Por último, el propio defensor de la teoría de la memoria operativa, David S. Olton, realiza unas afirmaciones conciliatorias donde expresa la sugerencia de que "...en la interpretación teórica corriente de la función hipocámpal debe enfatizarse tanto los procesos mnésicos como los de mapas cognitivos" (Olton et al., 1.989).

Otro planteamiento teórico es el propuesto por Wickelgren (1.979), que establece una relación entre la Corteza del Lóbulo Temporal con la capacidad de *troceo* (*chunking*), la capacidad para trocear la información de tal manera que sea posible almacenarla más fácilmente.

Según este autor, una lesión del Hipocampo alteraría esa capacidad impidiendo al sujeto realizar correctamente el almacenamiento de la información.

Teyler y Discenna (1.985, 1.986) consideran que el Hipocampo realiza una especie de índice de áreas neocorticales que han sido primeramente activadas por eventos o situaciones. El almacenamiento propiamente dicho tendría lugar en zonas concretas de la corteza cerebral mientras que el Hipocampo registraría una relación de ellas, haría un mapa de unidades funcionales de la neocorteza y de otras estructuras. Este proceso ocurriría, según los autores, gracias al fenómeno de Potenciación a Largo Plazo, propio de las neuronas del Hipocampo. Las lesiones hipocámpicas se manifestarían de forma similar a las lesiones corticales ya que, según esta teoría, trabajarían en colaboración Hipocampo y Corteza haciendo que los efectos de un daño fueran prácticamente iguales. El reactivamiento del índice de memoria del Hipocampo provoca el reactivamiento del orden único asociado de áreas neocorticales, dando como resultado una experiencia mnésica (Teyler y Discenna, 1.986).

Otra propuesta teórica es la hecha por Sutherland y Rudy (1.989) que proponen que el Hipocampo es necesario para el almacenamiento de asociaciones configurativas entre hechos, es decir, asociaciones entre hechos simples para construir una representación nueva. Según estos autores esta sería la única contribución del Hipocampo a la memoria ya que en caso de daño Hipocámpico, permanecería la capacidad para almacenar discriminaciones simples (Rudy y Sutherland, 1.989).

3.2. Consideraciones críticas.

El aspecto más débil de estas teorías es su capacidad predictiva frente a los déficits o alteraciones funcionales que cabría esperar después de una lesión hipocámpica. El valor predictivo de estas teorías es variable de unas a otras pero en todas ellas se aprecia algún error predictivo, es decir, la aparición de comportamientos alterados no previstos en los planteamientos teóricos o, por el contrario, el mantenimiento en niveles normales de comportamientos que, según la teoría, debían presentar alguna alteración. Esto cuestiona la absoluta validez a los planteamientos (Schmajuk, 1.984).

También se ha criticado el hecho de que la practica totalidad de las teorías sobre el Hipocampo le asignan una única función psicológica, lo cual, además de suscitar problemas metodológicos, se contradice con la evidencia empírica acerca de que la lesión en un área concreta y delimitada del cerebro provoca la alteración de varias funciones psicológicas. Incluso, observando los datos que se desprenden de los trabajos que apoyan las anteriores teorías podemos ver que, si bien la teoría en sí asigna una función unitaria al Hipocampo, una lesión en el mismo acarrea la alteración de varios procesos comportamentales diferentes (Jarrard, 1.973).

A la vista de lo anterior, Schmajuk (1.984) considera que sería más apropiado entender el Hipocampo como un *dispositivo computacional* que atribuirle una función psicológica unitaria como se viene haciendo. Aceptar esto implicaría pensar que los procesos psicológicos estarían distribuidos en varias regiones cerebrales diferentes, cada una

de las cuales ejecutarían por separado la función correspondiente (análisis, síntesis, ...). Sugiere que el Hipocampo computaría predicciones sobre eventos ambientales para ser usados en el control del aprendizaje asociativo (Schmajuk, 1.990).

De acuerdo con lo anterior el Cerebro puede considerarse como un sistema de unidades de procesamiento de la información interconectadas entre sí, las cuales realizarían procesos computacionales sobre las representaciones de múltiples y diferentes eventos como estímulos, respuestas o estados internos del sujeto.

SEGUNDA PARTE:
ESTUDIO EMPIRICO.

CAPITULO IV.

DESCRIPCION DE LA INVESTIGACION.

1.PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

El Hipocampo pertenece al Rinencéfalo, cerebro olfativo, sin embargo parece haberse desligado por completo de las tareas olfativas para ocuparse de procesos superiores como es el caso de la memoria. ¿Realmente se ha desligado por completo de esas tareas o participa todavía en ellas de alguna manera?.

Al plantearnos la cuestión de si el Hipocampo desempeñaba algún papel en el proceso sensorial olfativo además de intervenir en la memoria pensamos que, a la vista de los medios de que disponíamos, lo más adecuado sería intentar ver si se producía algún tipo de interferencia funcional entre ambos procesos.

La estimulación eléctrica de las neuronas hipocámpicas provoca la aparición de numerosas intrusiones e imprecisiones en una tarea de memoria realizada simultáneamente por el sujeto (Lee et al., 1.988), por tanto, si el Hipocampo interviene en tareas olfativas, la activación de sus neuronas por los estímulos olorosos durante una prueba de

memoria debería producir un deterioro en el rendimiento mnésico de los sujetos.

La bibliografía revisada nos inclinó a pensar que el Hipocampo no jugaba un papel importante en tareas olfativas sensoriales (Thompson, 1.980) aunque si lo haga en procesos que impliquen recuerdo o reconocimiento de olores (Rausch y Serafetinides, 1.975; Rausch, Serafetinides y Crandall, 1.977; Eskenazi et al. 1.983, 1.986; Jones-Gotman y Zatorre, 1.988). Anatómicamente no se han descrito conexiones directas entre áreas olfativas y el Hipocampo (Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981; Kahle, Leonhardt y Platzer, 1.985).

En función de lo anterior desarrollamos la idea de someter a un grupo de sujetos a una prueba de recuerdo y otra de reconocimiento y, simultáneamente, a una tarea en la que tuvieran que percibir algún tipo de estimulación olfativa pero que no implicase memoria de olores, únicamente detección olfativa. Era de esperar que la estimulación olfativa no provocara ninguna disminución del rendimiento de los sujetos en la prueba de memoria.

Cabía la posibilidad de que la estimulación olfativa provocara algún tipo de fenómeno de interferencia que, no estando en modo alguno relacionado con la olfacción en sí, actuara como elemento distractor durante la administración de la prueba provocando una disminución del rendimiento que pudiéramos achacar, erróneamente al procesamiento olfativo.

Para evitar esto, decidimos someter también a un grupo de sujetos a una tarea de estimulación olfativa ficticia, es decir, crearles la expectativa de que iba a aparecer estimulación olfativa para que luego no lo hiciera. De este modo, si el Hipocampo juega realmente algún papel en la olfacción, este grupo de sujetos mostraría un rendimiento diferente al que debería mostrar el grupo anterior donde la estimulación olfativa era real.

Ya hemos comentado las teorías de autores que relacionan el Hipocampo con la memoria y las discrepancias que manifestaban entre ellos. Si interviene en procesos de almacenamiento de información o, por el contrario, lo hace en procesos de recuperación, es de esperar que los efectos antes mencionados se manifiesten de forma diferente. Para contrastar esto, se introdujo una nueva variante y es que, unos sujetos recibían la estimulación olfativa en la fase de almacenamiento de la información y otros la recibieron en la fase de recuperación o identificación de la misma.

En lo que respecta al material a recordar, las palabras, no tendrían por que apreciarse diferencias entre las tasas de recuerdo según se presenten en presencia o no de estimulación olfativa. El hecho de que una palabra sea recordada por más sujetos que otra podrá deberse al efecto de posición serial, es decir, a su posición en la lista pues es sabido que se recuerdan mejor los primeros elementos y los últimos (efectos de *primacía* y *recencia*) (Craik, 1.970) pero no al hecho de que durante su presentación el sujeto reciba, simultáneamente, estimulación olfativa o no.

2. HIPOTESIS.

En primer lugar, plantearemos la hipótesis de que los sujetos, en líneas generales, van a presentar un mejor rendimiento en las tareas de reconocimiento que en las de recuerdo. Es decir, comparando los grupos de dos en dos según los tratamientos a que han sido sometidos en la situación experimental, van a reconocer un mayor número de palabras de las que han sido capaces de recordar.

Según el planteamiento de la hipótesis número dos, los sujetos incluidos en los grupos que recibieron tratamiento olfativo, bien fuera real o ficticio, presente o ausente, van a presentar un rendimiento inferior al presentado por los sujetos del grupo control, tanto para la prueba de recuerdo como para la de reconocimiento. Esto es, la estimulación olfativa, real o ficticia, va a actuar como elemento distractor afectando al rendimiento en las pruebas.

En la tercera de las hipótesis, planteamos que los resultados obtenidos por los sujetos de los grupos con Estimulación Olfativa Presente (EOP) van a ser similares a los obtenidos por los sujetos de los grupos con Estimulación Olfativa Ausente (EOA), es decir, no van a presentar diferencias significativas en sus rendimientos. Esto va a manifestarse así tanto en la prueba de recuerdo como en la de reconocimiento.

El planteamiento de la cuarta hipótesis se refiere a que los resultados obtenidos por los sujetos cuando el tratamiento olfativo se

realizaba en la fase de almacenamiento de la información van a ser similares a los obtenidos cuando el tratamiento se llevaba a cabo en la fase de recuperación de la información o de comparación-identificación de la misma en la prueba de recuerdo o de reconocimiento respectivamente.

Por último, planteamos la hipótesis de que las palabras presentadas junto con la estimulación olfativa van a ser recordadas por igual proporción de sujetos que aquellas que se presentaron en ausencia de dicha estimulación.

Resumiendo:

Hipótesis nº 1: Mejor rendimiento en reconocimiento que en recuerdo.

Hipótesis nº 2: Mejor rendimiento en el grupo control que en los demás.

Hipótesis nº 3: Igual rendimiento en grupos EOP que en grupos EOA.

Hipótesis nº 4: Igual rendimiento cuando el tratamiento olfativo es en fase de almacenamiento o recuperación de la información.

Hipótesis nº 5: Igual proporción de sujetos que recuerdan las palabras presentadas con estimulación olfativa que las que se presentaron sin ella en el grupo EOP(a).

3. METODOLOGIA.

Como ya se ha apuntado, se realizaron dos experimentos, uno sobre recuerdo de palabras y otro sobre reconocimiento de palabras. Parte del diseño fue común para ambos, lo referente a sujetos y material, variando, obviamente, las características de la tarea a realizar.

3.1. Descripción de la muestra.

Se utilizaron 110 sujetos para ambos experimentos predominando claramente los mujeres (91'8%, n= 101) sobre los hombres (8'2%, n= 9). Todos ellos eran estudiantes de los primeros cursos de Psicología con edades comprendidas entre los 17 y los 22 años predominando, no obstante, los que tenían 18 años como puede verse en la tabla nº 1 de la página siguiente.

Una mayoría de estos sujetos (57'27%, n= 63) únicamente cursaban la carrera sin realizar ninguna otra actividad regularmente, un 26'36% (n= 29) realizaban actividades de forma asidua tales como deportes y otras actividades de esparcimiento, un 12'72% (n= 14) realizaban cursos formativos simultáneamente a los estudios de licenciatura y, por ultimo, sólo una minoría (3'65%, n= 5) trabajaban de forma remunerada al tiempo que estudiaban.

Estos sujetos fueron asignados de forma aleatoria a cinco grupos experimentales, haciendo un total de 22 sujetos en cada grupo.

EDADES.	Nº SUJETOS.
17 años.	4
18 años.	57
19 años.	18
20 años.	18
21 años.	8
22 años.	5
TOTAL = 110.	

Tabla 1. Edades de los sujetos de la muestra.

3.2. Material y pruebas.

El experimento se llevó a cabo en una cabina de los laboratorios de la Facultad de Psicología de la Universidad Complutense de Madrid. Allí se instaló el equipo básico, que consistía en un proyector de diapositivas Kodak Carousel S-AV 1010 con capacidad para 80 diapositivas y un suministrador de olores. Ambos aparatos, así como el experimentador, se situaron a espaldas del sujeto que ocupaba una mesa por delante de ellos (Figura 9).

3.2.1. Suministrador de olores.

Se trataba de un aparato diseñado por nosotros y realizado de manera artesanal (Figura 10) que consistía en una caja en cuya pared delantera, se había instalado un ventilador que al activarse expulsaba el aire de la caja. En su pared posterior se habían practicado unos orificios que permitían la entrada del aire. En la parte superior se instaló un émbolo que podía extraerse y en cuyo extremo interior se colocaba un algodón que se impregnaba con la sustancia olfativa. En el interior de la caja, dos tabiques diagonales canalizaban la corriente de aire que se generaba al activar el ventilador, cosa que podía hacerse a voluntad accionando un interruptor situado en el exterior de la caja.

En la ventana de la pared anterior donde se había instalado el ventilador, se hallaba conectado un tubo flexible que en su otro extremo llevaba aplicado una mascarilla convencional de las que se usan para el suministro de oxígeno y que podía cambiarse a voluntad. Esta mascarilla era la que se le colocaba al sujeto en el momento del experimento.

La sustancia olfativa que se utilizaba era un ambientador líquido con aroma de limón con el que se impregnaba el algodón en cantidad suficiente para ser percibido por los sujetos en condiciones normales (12 gotas), lo cual se comprobó previamente con 10 personas ajenas a la muestra del experimento.

3.2.2. Lista de palabras.

La tarea a realizar por los sujetos era el recuerdo y/o reconocimiento de una lista de palabras (Apéndice 3) que fue realizada siguiendo el procedimiento que se describe a continuación.

Se confeccionó una relación de 145 palabras, sustantivos bisilábicos de cinco letras, dos vocales y tres consonantes. Una vez hecho esto, las palabras fueron sometidas al criterio de 32 jueces que debían señalar las 50 palabras que considerasen como más frecuentes o más corrientes en el lenguaje cotidiano. Para evitar el posible sesgo causado por el entorno social o laboral de los jueces se procuró que estos procedieran de los ámbitos más diversos posibles, como vemos en la tabla nº 2 de la página siguiente.

Posteriormente se cogieron las 55 palabras que más veces recibieron el calificativo de "corrientes" por parte de los jueces y se utilizaron para confeccionar tres listas distribuyendo las palabras aleatoriamente entre ellas (Apéndice 3). De esas tres listas, una se utilizó en la prueba de recuerdo y las dos restantes en la prueba de reconocimiento.

3.3. Tratamientos aplicados a los diferentes grupos.

Como ya hemos dicho, los 110 sujetos fueron asignados aleatoriamente a 5 grupos, cada uno de los cuales recibió un tratamiento diferente.

PROFESIONES.	Nº JUECES.
Amas de Casa.	11
Administrativos.	5
Auxiliares de Clínica.	3
Comerciales.	2
Celadores.	1
Enfermeras.	1
Estudiantes.	3
Periodistas.	1
Profesores Instituto.	2
Profesores Universidad.	3
TOTAL = 32.	

Tabla 2. Profesiones de los 32 Jueces.

3.3.1. Prueba de recuerdo.

1. *Grupo Control.* Una vez que los sujetos accedían a la cabina de experimentación, se les colocaba la mascarilla y procedíamos a darles las instrucciones correspondientes:

"A continuación vas a ver una lista de palabras dos veces. Cuando termine la exposición deberás recordar todas las palabras que seas capaz. Dispondrás de 5 minutos para ello. No empieces a escribir hasta que yo te lo indique".

Después de asegurarnos que el sujeto había comprendido correctamente la tarea a realizar, comenzaba la presentación de las palabras mediante un proyector de diapositivas. Cada una de las palabras permanecía a la vista del sujeto durante 3 segundos en cada presentación. La lista completa de 25 palabras se pasaba primero en un sentido y, a continuación, en el inverso.

Por último, los sujetos escribían todas las palabras que recordaban en el plazo de tiempo que se les había indicado, dando así por terminado el proceso.

2. *Grupo EOP (a)*. Utilizamos esta denominación para referirnos al grupo en el que hay estimulación olfativa durante la fase de almacenamiento de la información. Estimulo Olfativo Presente (almacenamiento). El procedimiento Básico es similar al utilizado con el grupo de control, sin embargo hay algunas modificaciones sustanciales.

Se coloca las mascarilla a los sujetos y se les dan las mismas instrucciones que ya hemos mencionado para los del grupo control en lo referente a la presentación y posterior recuerdo de la lista de palabras. Acto seguido se añaden instrucciones relativas a la estimulación olfativa:

"Durante la aparición de las palabras es posible que se produzcan cambios olfativos; si tú detectas alguno deberás hacer en el momento una señal aquí (se le indica un lugar a propósito en la hoja de respuestas). Únicamente si los detectas y en el momento en que lo hagas".

Se inicia la exposición de las palabras, igual que en el grupo anterior, una vez en un sentido y otra en el contrario. Durante la aparición de las palabras se producen dos cambios olfativos. Para ello, previamente se había introducido un algodón impregnado en el odorante sujeto al extremo del émbolo; el ventilador instalado en la caja va provisto de un interruptor que permite accionarlo a voluntad y, al hacerlo, se genera una corriente de aire oloroso que llega al sujeto a través de la mascarilla.

Cada una de las dos estimulaciones olfativas tiene una duración de 15 segundos y se suministra una en la presentación de la lista en un sentido y la segunda en la presentación en sentido contrario de tal forma que la mitad de las palabras de la lista son presentadas simultáneamente a la estimulación olfativa y la otra mitad no.

Una vez que se le han pasado todas las palabras al sujeto, empieza a escribir las palabras que recuerda.

3. *Grupo EOA (a)*. Se trata de un grupo en el que no habrá estimulación olfativa durante la fase de almacenamiento de la información (A = ausente).

Dicho esto, podría pensarse que este tratamiento sería similar al recibido por el grupo control, sin embargo, hay una diferencia importante: en este caso, al sujeto se le dice que pueden producirse cambios olfativos pero luego no se producen, es decir, se crea una expectativa que luego no se cumple.

En este grupo, el procedimiento y las instrucciones son iguales que en el caso del grupo EOP(a) con la salvedad de que en este caso no se producen las estimulaciones olfativas.

4. *Grupo EOP (r)*. Como ya hemos visto, EOP hace referencia a Estimulo Olfativo Presente y (r), a fase de recuperación de la información. En este caso, los sujetos deberán detectar cambios olfativos reales al mismo tiempo que recuerdan las palabras previamente memorizadas.

El proceso es bastante similar a EOP(a); se coloca la mascarilla a los sujetos, se les dan las instrucciones relativas a la lista de palabras y su presentación y comienza la exposición de las mismas. Una vez hecho esto, se les dan instrucciones relativas a los cambios olfativos muy similares a las ya vistas:

"Ahora dispone de 5 minutos para escribir todas las palabras que recuerde. Durante este tiempo puede que se produzcan cambios olfativos, si tú detectas alguno debes hacer una señal aquí. Puedes comenzar".

Después de estas instrucciones, los sujetos comienzan a escribir y nosotros les suministramos dos estimulaciones olfativas de 15 segundos de duración cada una por el procedimiento que ya hemos

descrito para el grupo EOP(a). El momento de aplicación de la estimulación olfativa era a los 30 segundos y a los 3 minutos de iniciado el tiempo de recuerdo.

5. *Grupo EOA (r)*. Por último, este grupo se refiere a Estímulo Olfativo Ausente durante la fase de recuperación de la información. Es decir, se trata del mismo proceso descrito para el grupo EOP(r) pero, en este caso, no se produce la estimulación olfativa por lo que se crea una expectativa, un estado de alerta olfativa sin que luego se origine la estimulación real.

3.3.2 Prueba de reconocimiento.

El tratamiento al que se verán sometidos los diferentes grupos guarda cierta similitud con lo que ya hemos visto en el experimento de recuerdo.

1. *Grupo Control*. El primer paso, como en todos y cada uno de los grupos, fue colocar la mascarilla a los sujetos. Después se procedió a dar instrucciones sobre la tarea que debían realizar:

"A continuación vas a ver dos listas de palabras diferentes. No obstante, en la segunda de estas listas podrán aparecer palabras que ya lo hubieran hecho en la primera. Si tú, al observar las palabras de la segunda lista, ves alguna que creas haber visto ya en la primera lista, deberás anotarla en el momento".

Cuando se comprobaba que el sujeto no tenía dudas sobre la tarea a realizar se procedía a la presentación de las diapositivas de la

primera lista de palabras. En este caso, las palabras se presentaban una sola vez y por un tiempo de 5 segundos. Al finalizar toda la lista, se le recordaban al sujeto parte de las instrucciones:

"Recuerda que ahora pueden aparecer en la próxima lista palabras que ya lo hayan hecho en la que acabas de ver, si es así, escríbelas en el momento que las veas".

Una vez hecho esto, empezaba la presentación de la segunda lista, en la que se repetían 5 palabras que ya habían aparecido en la primera lista. Durante esta exposición, el sujeto escribía en el momento que creía reconocer una palabra, por lo que, al finalizar la exposición de esta lista, se daba por concluido el proceso.

2. *Grupo EOP (a)*. Hace referencia a Estímulo Olfativo Presente durante la fase de almacenamiento de la información, igual que en el grupo homónimo del experimento de recuerdo.

Una vez colocada la mascarilla a los sujetos se les dan las instrucciones oportunas; aparte de las ya vistas para el grupo control, se añaden las referentes a la estimulación olfativa:

"Durante la aparición de las palabras de la primera lista podrán producirse cambios olfativos; si tú detectas alguno, deberás hacer una señal en el lugar indicado para ello".

Se inicia la exposición de las palabras y se procede a suministrar a los sujetos dos estimulaciones olfativas de 15 segundos cada una, la primera a los 30 segundos de iniciada la exposición y la segunda a un minuto y 15 segundos.

Después de esto se le recuerdan al sujeto parte de las instrucciones y se procede a pasar la segunda lista con las 5 palabras repetidas.

3. *Grupo EOA (a)*. Estimulo Olfativo Ausente durante la fase de almacenamiento de la información. El proceso es prácticamente igual al que hemos descrito en el grupo EOP(a), con la diferencia de que en este caso no se produce la estimulación olfativa.

Hacemos la misma observación que para el grupo EOA(a) del experimento de recuerdo; en este caso se le crea al sujeto un estado de alerta olfativa sin que después se produzca el cambio olfativo que espera el sujeto.

4. *Grupo EOP (i)*. En este caso, se refiere a Estimulo Olfativo Presente durante la fase de identificación de las palabras repetidas en la segunda lista.

Después de colocada la mascarilla, los sujetos reciben las instrucciones relativas a la prueba de reconocimiento pero sin hacer mención alguna a la estimulación olfativa. A continuación, se les pasa la primera lista de palabras para, después, antes de mostrarles la segunda lista de palabras, darles las instrucciones que se refieren a la estimulación olfativa:

"Ahora, mientras aparece la segunda lista de palabras, pueden producirse cambios olfativos. Si tú los detectas debes hacer una señal en el sitio indicado".

Durante la exposición de la segunda lista de palabras se le suministran al sujeto dos estimulaciones olfativas de 15 segundos de duración, con unos intervalos iguales a los de EOP(a), es decir, a los 30 segundos y a un minuto y 15 segundos de iniciada la presentación de la segunda lista de palabras. En este caso, los sujetos debían escribir las palabras que creían identificar y, al mismo tiempo, anotar si detectaban los cambios de olor.

5. *Grupo EOA (i)*. Estimulo Olfativo Ausente durante la fase de identificación de las palabras.

El proceso era el mismo que para el grupo EOP(i) ya descrito, sólo que, como ya sabemos, no se suministra la estimulación olfativa al sujeto durante la presentación de la segunda lista de palabras. Únicamente se genera el estado de alerta olfativa.

3.4. Recogida de datos.

La aplicación de las diferentes pruebas a los sujetos y la consiguiente recogida de datos se llevó a cabo en cuatro períodos diferentes:

1º. Octubre, Noviembre y Diciembre de 1.989.

2º. Marzo, Abril y Mayo de 1.990.

3º. Octubre, Noviembre y Diciembre de 1.990.

4º. Marzo, Abril y Mayo de 1.991.

Como ya hemos dicho, los sujetos eran estudiantes de Psicología, por tanto se utilizaron aquellos períodos académicos que no coincidían con exámenes para que la disposición de los sujetos fuera más favorable.

A los sujetos se les explicaba colectivamente, en el aula, algunos datos relativos al experimento y se solicitaba su colaboración. Posteriormente, se les iba pasando un cuadrante para varios días, con intervalos horarios de treinta minutos, donde los sujetos se iban apuntando según las disposiciones de día y hora de cada uno para acudir, de forma individual, a la cabina donde iba a tener lugar la prueba. Todos los sujetos fueron convocados todos por la mañana.

Previamente, se realizó una aplicación piloto de las pruebas a cinco sujetos para corregir pequeños detalles y acomodar lo más posible el procedimiento. Una vez hecho esto se procedió a iniciar la aplicación sistemática de las pruebas. Se rechazaron diecinueve sujetos por motivos diversos que se consideraban como posibles elementos de sesgo (p.ej. estar resfriados, algunos tratamientos farmacológicos o incidentes metodológicos durante la aplicación de la prueba). La asignación de los sujetos a los grupos, como ya hemos dicho, se realizó de forma aleatoria sin ningún tipo de ordenamiento previo, según llegaban eran adscritos al grupo correspondiente en ese momento.

3.5. Puntuaciones obtenidas.

A continuación vamos a ver las puntuaciones directas obtenidas por los sujetos en las dos pruebas, recuerdo y reconocimiento.

3.5.1. Prueba de recuerdo.

Las puntuaciones obtenidas por los sujetos en la prueba de recuerdo son las que pueden verse en la tabla nº 3 de la página siguiente. En esta prueba de recuerdo, las puntuaciones directas eran el número de palabras recordadas correctamente por cada sujeto (Gráficas 1 y 3).

3.5.2. Prueba de reconocimiento.

La tabla nº 4 de la página 89 nos muestra las puntuaciones directas obtenidas por los sujetos en la prueba de reconocimiento. En este caso, las puntuaciones directas eran los aciertos de cada sujeto al elegir, ante cada palabra, la opción de "pertenencia" o no a la lista de palabras presentada en primer lugar. Los sujetos podían fallar al no señalar una palabra de la segunda lista que hubiera aparecido en la primera y, también, al señalar una palabra de la segunda lista que no perteneciera a la lista inicial (Gráficas 2 y 4).

PRUEBA DE RECUERDO.					
SUJETOS	CONTROL	EOP(a)	EOA(a)	EOP(r)	EOA(r)
1 - 5	11	10	14	15	17
6 - 10	17	16	12	13	11
11 - 15	11	4	13	9	6
16 - 20	13	19	16	16	18
21 - 25	9	15	14	11	9
26 - 30	14	12	10	9	13
31 - 35	13	16	15	14	10
36 - 40	14	11	18	13	12
41 - 45	13	11	16	14	14
46 - 50	14	9	15	10	15
51 - 55	13	11	14	13	9
56 - 60	14	10	11	9	7
61 - 65	14	12	8	10	9
66 - 70	14	11	10	16	11
71 - 75	16	14	8	15	11
76 - 80	10	6	15	16	14
81 - 85	19	8	10	12	10
86 - 90	14	9	13	10	13
91 - 95	11	11	12	16	9
96 -100	10	14	14	11	15
101 -105	12	12	12	13	10
106 -110	13	11	13	14	14
TOTAL	289	252	283	279	257
MEDIA	13.1363	11.4545	12.8636	12.6818	11.6818
DESV.TIP	2.2822	3.2991	2.5458	2.4193	3.0359

Tabla 3. Puntuaciones directas obtenidas por los sujetos en la prueba de recuerdo.

PRUEBA DE RECONOCIMIENTO.					
SUJETOS	CONTROL	EOP(a)	EOA(a)	EOP(r)	EOA(r)
1 - 5	14	16	18	20	18
6 - 10	20	20	18	20	17
11 - 15	16	19	19	16	19
16 - 20	20	18	17	14	20
21 - 25	19	15	20	20	17
26 - 30	18	20	20	14	19
31 - 35	18	18	19	20	17
36 - 40	18	18	20	18	20
41 - 45	18	17	19	20	18
46 - 50	16	19	20	20	20
51 - 55	19	20	16	18	19
56 - 60	16	18	19	18	17
61 - 65	19	20	16	20	17
66 - 70	12	17	16	20	17
71 - 75	20	17	17	18	20
76 - 80	18	19	20	20	19
81 - 85	20	20	18	19	19
86 - 90	19	17	19	19	18
91 - 95	20	18	17	18	20
96 -100	20	19	20	20	18
101 -105	20	18	18	19	19
106 -110	19	19	18	20	18
TOTAL	399	402	404	411	406
MEDIA	18.1363	18.2727	18.3636	18.6818	18.4545
DESV.TIP	2.0953	1.3545	1.3666	1.8187	1.1171

Tabla 4. Puntuaciones directas obtenidas por los sujetos en la prueba de reconocimiento.

3.6. Diseño y tratamiento estadístico de los datos.

Dadas las características de la muestra utilizada, una predominancia abrumadora de mujeres ($n=101$) sobre varones ($n=9$), se procedió en primer lugar a comprobar si existían diferencias significativas entre el rendimiento de los varones y las hembras.

Para ello se realizó un análisis de la diferencia de las medias correspondientes a los resultados obtenidos por varones y hembras de forma separada utilizando una *t de Student* como estadístico de contraste.

Como puede verse en el desarrollo matemático (Apéndice 4), no se puede considerar significativa la diferencia existente entre las medias de ambos sexos, por lo que consideraremos que hay uniformidad en sus niveles de ejecución (Gráficas 5,6,7 y 8). Esto ya ha sido comprobado por otros autores en diferentes tareas que implican recuerdo y reconocimiento, demostrando que el sexo no es una fuente de variabilidad (Joseph, McKay, y Joseph, 1.982). Por tanto, procederemos al resto de los análisis considerando los grupos de forma homogénea, esto es, aceptando que no hay diferencia en el rendimiento en función del sexo.

El experimento se diseñó según un modelo factorial mixto, es decir, con una variable entre sujetos (tratamientos olfativos) y otra variable intrasujetos (proceso de memoria requerido).

De esta manera, los 110 sujetos del experimento fueron asignados aleatoriamente a cinco grupos diferentes, cada uno de los cuales recibió uno de los cinco valores de la variable entre sujetos (Control, EOP(a), EOA(a), EOP(r) y EOA(r)). A su vez, todos y cada uno de los sujetos tuvieron que someterse a los dos procesos de memoria requeridos en el experimento, recuerdo y reconocimiento.

La ventaja de usar este tipo de modelos en la investigación psicológica radica en que la variabilidad entre los sujetos individuales suele ser mayor, por lo general, a la variabilidad que existe entre los tratamientos cuyo efecto queremos comprobar (Arnau, 1.986).

3.6.1. Análisis de Varianza conjunto.

Para determinar si las diferencias aparecidas en el rendimiento de los sujetos eran significativas se procedió a realizar un Análisis de Varianza (ANOVA) de dos factores con medidas repetidas en uno de ellos.

El ANOVA considera todos los datos como un conjunto y permite decidir si los grupos provienen de la misma población o no y, por consiguiente, si sus medias difieren significativamente entre sí o las diferencias son atribuibles al azar. A nivel estadístico, el ANOVA estudia la variación total de un conjunto de datos con respecto a la media general y divide esa variación en varios componentes que dependerán de las características de cada grupo (Calvo, 1.985).

Este ANOVA puso de manifiesto que el factor *tipo de memoria requerida* produjo variabilidad en los resultados obtenidos por los sujetos mientras que no lo hicieron el factor *tratamiento olfativo* ni tampoco la interacción de ambos.

3.6.2. Análisis de Varianza por separado.

Posteriormente se llevó a cabo un nuevo análisis, por separado, de los datos de la tarea de recuerdo y de la de reconocimiento. Para ello se efectuaron dos nuevos ANOVAs, en este caso, de un factor, efectos fijos y completamente aleatorizado.

El ANOVA parte de la hipótesis nula (H_0) de igualdad entre las medias de los diferentes grupos, frente a la hipótesis alternativa (H_1) de diferencia entre las mencionadas medias.

3.6.2.1. Prueba de recuerdo.

Con el ANOVA de las puntuaciones obtenidas por los sujetos en la prueba de Recuerdo (Apéndice 4) se comprobó que no había diferencias significativas entre los cinco grupos, es decir, que los diferentes tratamientos a que fueron sometidos no influyeron en los resultados obtenidos por los sujetos de cada grupo, debiendo por tanto aceptar la hipótesis de que existe igualdad entre sus medias.

3.6.2.2. Prueba de reconocimiento.

Igualmente, en esta prueba, en el ANOVA no se encontraron diferencias significativas entre las medias obtenidas por los sujetos en los diferentes grupos, lo que nos inclina a aceptar la hipótesis de igualdad entre las mismas. Esto implica que los diferentes tratamientos a que fueron sometidos los grupos tampoco indujeron aquí a los sujetos a rendir de manera significativamente diferente en la tarea de memoria.

3.6.3. Análisis de Proporciones.

Posteriormente se analizó la proporción con que habían sido recordadas palabras que se presentaron durante la estimulación olfativa frente a la proporción con que se habían recordado aquellas que se presentaron en ausencia de dicha estimulación. Para ello, únicamente se analizaron los resultados obtenidos por los sujetos de los grupos CONTROL, EOP(a) Y EOA(a).

Primero se llevó a cabo con el grupo EOP(a) para ver si había diferencias entre la proporción de sujetos que recordaron las palabras presentadas con estimulación olfativa y la proporción de sujetos que recordaron las palabras presentadas sin estimulación olfativa.

Se establecieron los dos grupos de palabras y el número de sujetos que había recordado cada una de ellas (Apéndice 3) para después efectuar una diferencia de proporciones, mediante la cual,

podimos observar que no existían diferencias significativas y que, por lo tanto, el recuerdo de una palabra no se veía influido por el hecho de que hubiera sido presentada durante la fase de estimulación olfativa o no. Posteriormente se realizó con los otros dos grupos viéndose que tampoco en este caso se producían diferencias en las proporciones mencionadas (Apéndice 4).

CAPITULO V.

ANALISIS Y DISCUSION DE LOS RESULTADOS.

1. ANALISIS DE LOS RESULTADOS.

El rendimiento de los sujetos en la prueba de reconocimiento fue considerablemente mejor que en la prueba de recuerdo, apreciándose una significativa diferencia en las medias obtenidas por los sujetos. Era de esperar este resultado ya que para una tarea de reconocimiento se necesitan menos recursos de procesamiento que para una tarea de recuerdo en cualquiera de sus modalidades (Craik y McDowd, 1.987).

Como podemos ver en la gráfica 9, en todos y cada uno de los grupos experimentales, el promedio de ejecución fue significativamente mayor en la tarea de reconocimiento. También las puntuaciones directas obtenidas por los sujetos mejoraron abrumadoramente a las obtenidas en la tarea de recuerdo (Ver gráficas 10,11,12,13 y 14), salvo en caso de tres sujetos que obtuvieron un mejor rendimiento en la tarea de recuerdo que en la de reconocimiento, si bien esto puede considerarse excepcional o la excepción que confirma la regla.

Visto esto, podemos concluir que, independientemente del tratamiento experimental a que se ven sometidos los sujetos, su rendimiento es mejor en tareas de reconocimiento que en tareas de recuerdo.

En lo que se refiere al rendimiento de los sujetos del grupo CONTROL frente a los sujetos de los grupos experimentales, no fue significativamente superior a estos, si bien en la prueba de recuerdo, su rendimiento medio fue superior a los otros grupos, no lo fue de forma significativa por lo que podemos suponer que se debió a causas ajenas a los tratamientos experimentales en sí (Gráfica 3).

Por contra, en la prueba de reconocimiento fue dicho grupo CONTROL el que obtuvo un rendimiento inferior aunque de igual manera, esta diferencia no fue significativa respecto a las medias obtenidas por los grupos experimentales (Gráfica 4).

Por tanto, podemos afirmar que los tratamientos olfativos no influyeron sobre el rendimiento de los sujetos, ni como interferencia funcional ni como elemento distractor.

Tal como afirmábamos en la hipótesis nº 3, los sujetos manifestaron un rendimiento similar tanto en los grupos en los que se presentaba estimulación olfativa como en los que dicha estimulación era ficticia, es decir, ausente (Gráficas 15 y 16).

Quiere esto decir que el procesamiento olfativo en este caso no provoca ningún tipo de interferencia en el rendimiento de los sujetos en las pruebas de recuerdo y reconocimiento. Como ya hemos visto, tampoco supone un elemento distractor lo suficientemente fuerte como para modificar el rendimiento en los grupos experimentales con respecto al grupo de control.

Tampoco se ponen de manifiesto diferencias significativas a la hora de comparar aquellos grupos en los que la estimulación olfativa, real o ficticia, se presentaba durante la fase de almacenamiento de la información con los grupos en los que la estimulación ocurría en la fase de recuperación o identificación de dicha información. Esto es, producir una estimulación olfativa mientras los sujetos estaban viendo la lista de palabras que posteriormente debían recordar, no modificaba de forma significativa su rendimiento frente a la presentación de la estimulación cuando los sujetos estaban tratando de recuperar las palabras previamente almacenadas (Gráfica 17).

Esto mismo ocurría en la prueba de reconocimiento, presentar la estimulación cuando los sujetos estaban visualizando la primera de las listas de palabras, es decir, cuando estaban almacenando una información que luego debían de comparar con otra posterior, no provocaba diferencias significativas en su rendimiento en relación con la segunda situación, en la cual, la estimulación se presentaba cuando los sujetos estaban realizando esa comparación encaminada a decidir si la palabra que estaban viendo había aparecido en la lista presentada en primer lugar o no lo había hecho (Gráfica 18).

En referencia a las palabras del grupo EOP(a) que se presentaron con la estimulación olfativa y las que no se hizo, puede observarse claramente que no presentan diferencias en la proporción de sujetos que recordó cada grupo, lo que consideramos un nuevo dato que viene a confirmar todo lo anteriormente planteado, que la detección olfativa no provoca ningún tipo de interferencia en los procesos de memoria ni siquiera actuando como elemento distractor (Gráficas 19 y 20).

Esto mismo se comprobó con las palabras del grupo CONTROL (donde no se daban instrucciones sobre la estimulación olfativa) y con las del grupo EOA(a), es decir, cuando la estimulación olfativa era ficticia (Gráficas 21,22,23 y 24). En los dos grupos tampoco se apreciaron diferencias entre ambos conjuntos de palabras.

En los tres grupos, la proporción de palabras recordadas por los sujetos se comportó de la misma manera, no manifestándose diferencias entre el conjunto presentado con estimulación olfativa y el presentado sin ella (Gráficas 25 y 26). En todo caso, la variable *número de veces que fue recordada una palabra* se comportó conforme a los efectos *Primacia* y *Recencia*, según los cuales se recuerdan mejor los primeros y los últimos elementos de una lista, ya que en este caso, por presentarse la lista en un sentido y luego en el inverso, los primeros elementos de la lista son también los últimos (Gráfica 27).

2. DISCUSION DE LOS RESULTADOS.

Los resultados obtenidos en nuestro experimento en lo que se refiere al tipo de memoria requerida (recuerdo frente a reconocimiento) se sitúan en la línea de los obtenidos ya por numerosos autores que han comprobado como los sujetos manifestaban un mejor rendimiento en tareas de reconocimiento que en las de recuerdo utilizando para ello diferentes pruebas (Kumar, 1.988; Gupta y Kumar, 1.990), variando el intervalo de tiempo entre adquisición y recuperación de la información

(Guta, 1.989) y con material gráfico o verbal (Joseph, Joseph y Beasley, 1.982).

Sería lógico pensar que si recuerdo y reconocimiento fueran dos procesos similares, un mismo sujeto no tendría por qué manifestar diferencias significativas en su rendimiento en ambos. Pero es así y no únicamente en sujetos normales sino también en personas con algún tipo de alteración.

Pacientes que sufrían amnesia como consecuencia de un paro cardíaco, manifestaron una tasa de decaimiento en recuerdo muy superior a la manifestado por sujetos normales (Volpe, Holtzman y Hirst, 1.986), sin embargo, no ocurrió lo mismo en reconocimiento, donde la mencionada tasa fue similar a la de los controles.

Sujetos con alteraciones psiquiátricas (esquizofrenia, depresión,...) manifestaron un importante nivel de deterioro respecto al grupo control en tareas de recuerdo, mientras que en reconocimiento su ejecución se situó en niveles normales (Ceply y Tyson, 1.988). Algo similar manifestaron sujetos afásicos cuyo rendimiento fue considerablemente mejor en tareas de reconocimiento que de recuerdo (Moore, 1.986).

En cuanto a pacientes con síndromes neurológicos (Alzheimer, Huntington, Korsakoff, Wilson) que fueron evaluados en tareas de recuerdo y reconocimiento utilizando diferentes tipos de estímulos, manifestaron déficits claramente diferenciables según la tarea a realizar en cada momento (Moss et al., 1.986) y variando según el tipo de demencia que se tratase ya que manifestaron mejor reconocimiento los

pacientes con Alzheimer o Huntington que los pacientes con Korsakoff, mientras que en recuerdo fueron los Alzheimer los que peor resultado obtuvieron (Butters et al., 1.986; Kramer et al., 1.988). Los sujetos con síndrome de Wilson, manifestaron peor recuerdo pero igual reconocimiento que un grupo control de sujetos sin demencia (Isaacs-Glaberman, Medalia y Scheinberg, 1.989).

Las diferencias entre ambos procesos no sólo hacen referencia al rendimiento sino también pueden apreciarse en la forma en que son afectados o influenciados. Así, la ingesta de alcohol afecta a ambos aunque con diferente intensidad (Williams y Rundell, 1.984) pero la marihuana (Delta-9-tetrahydrocannabinol) únicamente altera el recuerdo inmediato o postergado pero no afecta, o lo hace muy poco, al reconocimiento (Miller et al., 1977; Miller y Cornett, 1.978).

Aspectos como los relativos al material estimular tales como el contexto (Humpert y Schwarze, 1.980) o el contenido afectivo, positivo o negativo, de los items (Carreiras-Valina y del Valle-Inclan, 1.982) también dejan sentir su influencia de forma diferencial en los resultados de los sujetos en estas tareas.

Los resultados obtenidos nos permiten afirmar que los sujetos, en general, manifiestan un mejor rendimiento en reconocimiento que en recuerdo. Sería aventurado tomar postura por los planteamientos que consideran ambos procesos iguales (Tulving, 1.976) o diferentes (Anderson y Bower, 1.972; Bahrck, 1.970; Kintsch, 1.970).

Podríamos considerarlos iguales por el mero hecho de que los diferentes tratamiento olfativos causaron un mismo efecto (mejor, no efecto) en ambas tareas, pero sería una simplificación arriesgada y con poco apoyo empírico. Menos aventurado sería considerarles como dos procesos diferentes a la vista de los desiguales resultados obtenidos por los sujetos en ambas tareas, suponiendo por tanto que las demandas en cada una de ellas son diferentes.

Nuestra postura respecto a esta controversia se acerca a los planteamientos de Bahrck (1.970), de Kintsch (1.970) y de Anderson y Bower (1.972), puesto que en el recuerdo, el sujeto debe generar sus propios elementos de comparación antes de optar por aceptar o rechazar el item evocado. Si el Hipocampo juega un papel importante en los procesos de almacenamiento y recuperación de la información, su intervención será mucho mayor en las tareas de recuerdo que en las de reconocimiento, ya que en este último caso, no debe buscar el elemento de comparación puesto que lo tiene a la vista. Por tanto, en el caso de lesión hipocámpica serían las tareas de recuerdo las que se verían más afectadas, mientras que las de reconocimiento no lo estarían tanto.

El análisis estadístico de los datos puso de manifiesto que no había diferencias significativas entre los rendimientos de los diversos grupos a causa de los diferentes tratamientos olfativos.

No se han descrito conexiones aferentes en el Hipocampo procedentes de las áreas olfatorias primarias, únicamente se alude al Hipocampo como centro de relevo, junto a la Amígdala, de fibras

polisinápticas que conectan el Rinencéfalo con áreas hipotalámicas y mesencefálicas (Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981).

El Hipocampo si parece estar relacionado con la capacidad de recordar olores o, al menos, con el proceso de relacionar estímulos olfativos con otras experiencias (Eichenbaum, Mathews y Cohen, 1.989), aunque algunos autores afirman que la intervención del Hipocampo en los procesos de memoria para sentidos como el gusto y el olfato es mínima en comparación con su intervención en memoria auditiva o visual (Zang, Ou y Xu, 1.983).

No obstante, hay más apoyo empírico para la idea de que el Hipocampo si participa en algunos procesos que implican memoria para los olores, como la aversión condicionada al olor (Miller, 1.986) en ratas, o los déficits de reconocimiento olfativo detectados en pacientes epilépticos que han sufrido la extirpación de áreas del Lóbulo Temporal afectando al Hipocampo (Rausch y Serafetinides, 1.975).

Al interrumpir las conexiones entre áreas olfativas y el Hipocampo, seccionando el tracto olfatorio lateral a nivel de la Corteza Entorhinal, los sujetos manifestaron un cuadro de amnesia anterógrada para los olores similar a la encontrada en humanos con daño hipocámpico (Staubli et al., 1.986), es decir, incapacidad marcada para adquirir nuevas retenciones aunque pudieran conservar normalmente la información adquirida antes de la operación. Esta alteración también se ha demostrado en tareas de aprendizaje al interrumpir las conexiones hipocámpicas a nivel del Fornix o de la Corteza Entorhinal (Olton, Walker y Wolf, 1.982) creándose un cuadro similar a la lesión hipocám-

pica o *síndrome de desconexión hipocámpica* (Tucker et al., 1.988), si bien, la amnesia producida en estos casos no suele ser permanente (Zola-Morgan, Squire y Amaral, 1.989).

La estimulación olfativa no provocó ningún tipo de interferencia. Quizá, si a los sujetos se les hubiera pedido que realizara algún tipo de aprendizaje sobre la estimulación olfativa que se les presentó, hubiéramos provocado alguna interferencia en el proceso mnésico ocasionando un menor rendimiento en las tareas de recuerdo y reconocimiento.

Actualmente estamos desarrollando una investigación encaminada a comprobar el comportamiento de pacientes con extirpación parcial del Hipocampo en tareas similares a las anteriormente descritas.

Admitiendo que el Hipocampo no interviene en la detección sensorial olfativa y sí lo hace en procesos de memoria, cabría esperar que, sujetos con lesión hipocámpica, manifestaran un rendimiento mnésico inferior al obtenido por los sujetos normales pero que no se vieran influenciados por la estimulación olfativa, real o ficticia, como no lo fueron los sujetos utilizados en los experimentos descritos, es decir, su funcionamiento olfativo se situaría dentro de los niveles manifestados por los sujetos normales.

En el tratamiento de las epilepsias temporales que no responden a la acción farmacológica, es frecuente la extirpación quirúrgica del foco epileptógeno. Por eso, en nuestro proyecto, utilizamos sujetos epilépticos que necesitan intervención quirúrgica afectando al Hipocampo,

para comprobar de que manera se manifiesta dicha extirpación en los comportamientos mnésico y olfativo que queremos evaluar.

No podemos adelantar datos ya que el número de sujetos evaluados hasta el momento no es lo bastante grande como para extraer conclusiones, pero los datos obtenidos de estos pacientes apuntan en una alentadora dirección, hacia la confirmación de nuestros planteamientos acerca de que los sujetos manifestarían un deterioro mnésico pero su capacidad de detección olfativa no se vería alterada.

TERCERA PARTE:
CONCLUSIONES.

A partir de los datos obtenidos en nuestro trabajo podemos extraer algunas conclusiones.

En primer lugar, podemos concluir que *los sujetos, en igualdad de condiciones, manifiestan mejor rendimiento en tareas que impliquen procesos de reconocimiento que en aquellas que impliquen procesos de recuerdo*. Sería arriesgado afirmar que se trata de dos procesos absolutamente diferentes, ya que presentan ciertas similitudes, lo que si creemos es que *no se trata de dos procesos iguales ya que el recuerdo lleva implícito un cierto tipo de reconocimiento*.

La estimulación olfativa, real o ficticia, durante las tareas de recuerdo y reconocimiento no provoca ningún tipo de interferencia, estando el rendimiento de los sujetos dentro de los límites normales. La ausencia de interferencia se manifestó tanto en la fase de almacenamiento como en las fases de recuperación o identificación de la información.

Los resultados obtenidos apoyan la idea de que *el Hipocampo no interviene en el proceso de detección olfativa*. Descartar radicalmente

su participación requeriría de más investigaciones anatómicas, fisiológicas y bioquímicas sobre esta estructura.

Desde la extirpación quirúrgica del Hipocampo de H.M. a causa de su epilepsia, muchos han sido los trabajos de investigación realizados sobre esta estructura y muchos han sido también los datos aportados hasta la fecha, sin embargo, todavía se abre un vasto campo de experimentación sobre dicha estructura a fin de clarificar los múltiples interrogantes que todavía nos plantea.

Desentrañar el papel que juega el Hipocampo en uno de los procesos más relevantes para el ser humano, la memoria, es uno de los desafíos que la ciencia tiene pendiente. El camino es largo, pero cada paso que se avanza nos acerca a la meta.

Algún día podremos saber que ocurre en nuestro cerebro cuando recordamos un número de teléfono o reconocemos la cara de una persona y, entonces, nos dará un poco de vergüenza presumir de memoria frágil.

APENDICES.

APENDICE 1.

FIGURAS.

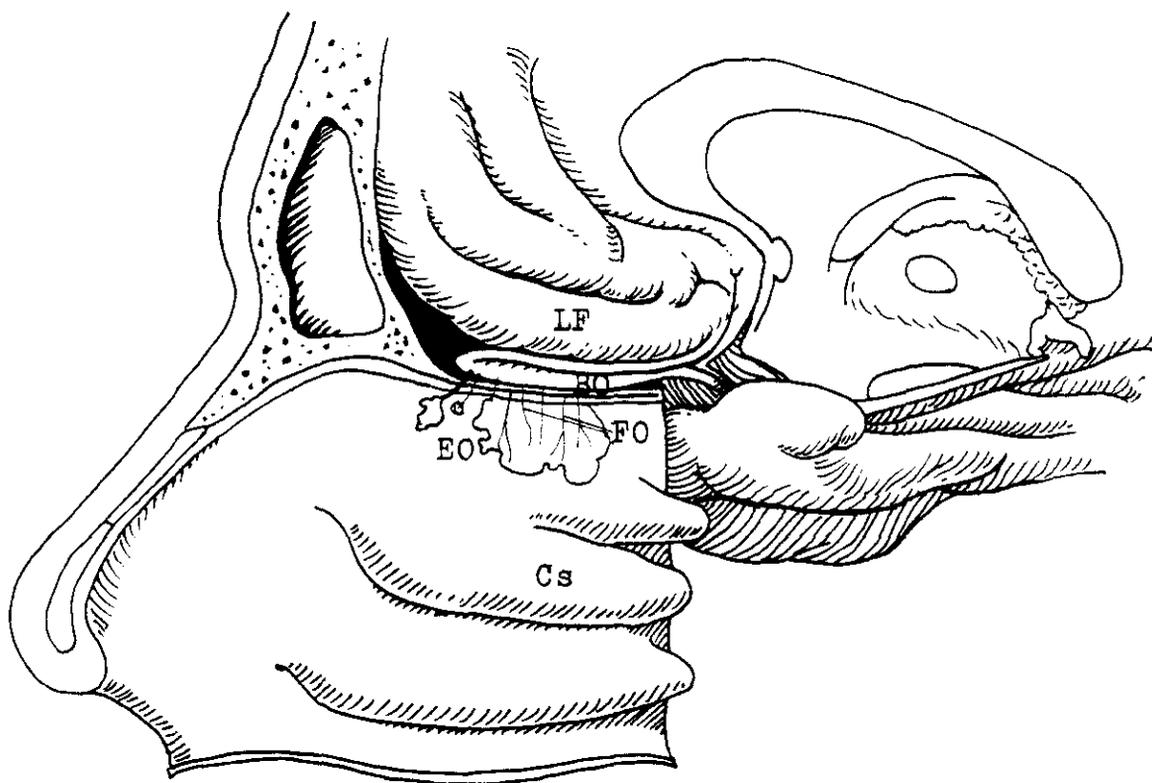


Figura 1.- Sentido del Olfato. **BO:** Bulbo Olfatorio. **Cs:** Cornetes. **EO:** Epitelio Olfativo. **FO:** Fila Olfatoria. **LF:** Lóbulo Frontal. (Modificado de Kahle, Leonhardt y Platzer, 1.985).

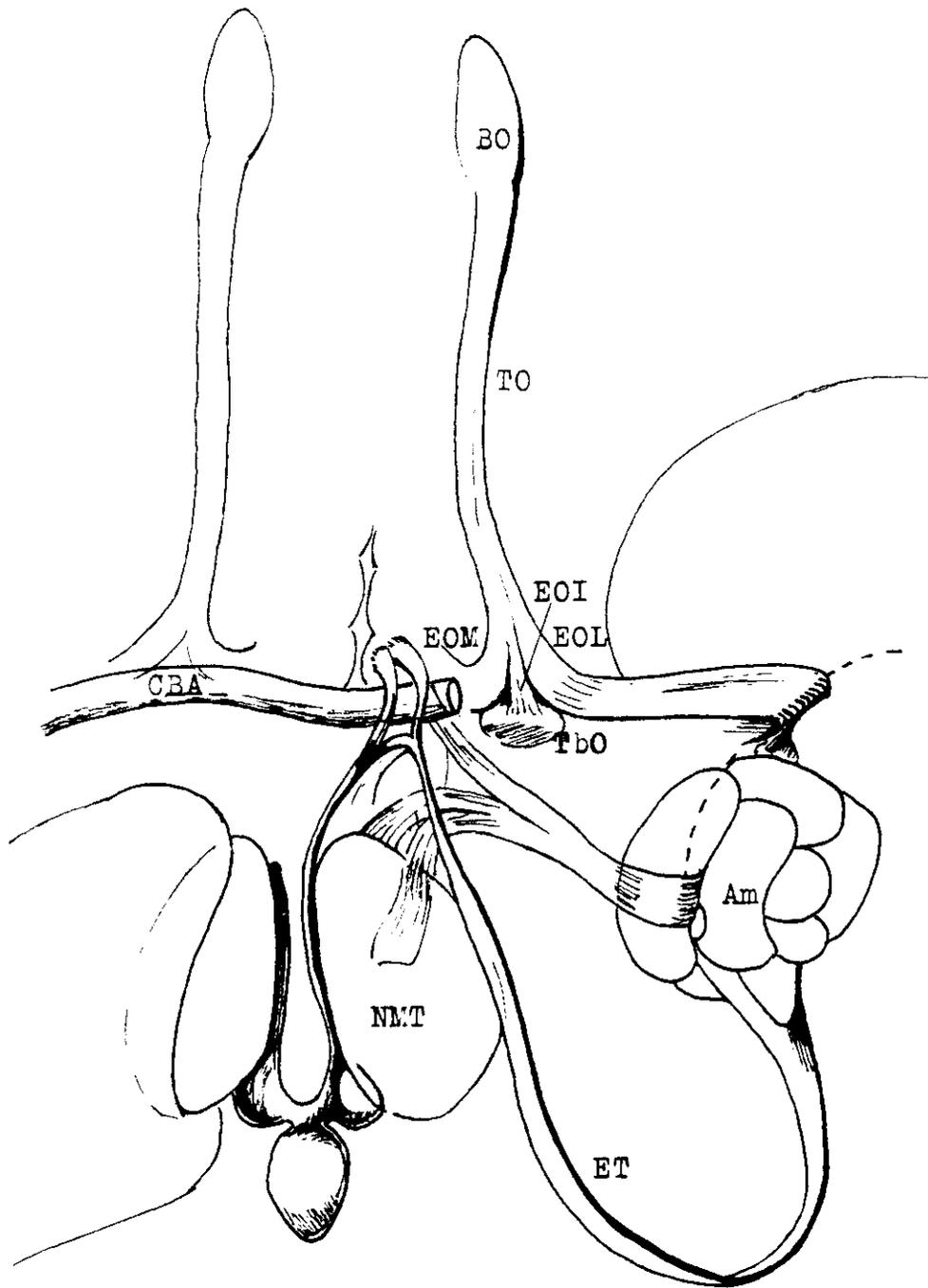


Figura 2.- Sistema olfatorio. Am: Amígdala. BO: Bulbo Olfatorio. CBA: Comisura Blanca Anterior. EOI: Estría Olfatoria Intermedia. EOL: Estría Olfatoria Lateral. EOM: Estría Olfatoria Medial. ET: Estría Terminal. NMT: Núcleo Medial del Tálamo. TbO: Tubérculo Olfatorio. TO: Tracto Olfatorio. (Modificado de Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981).

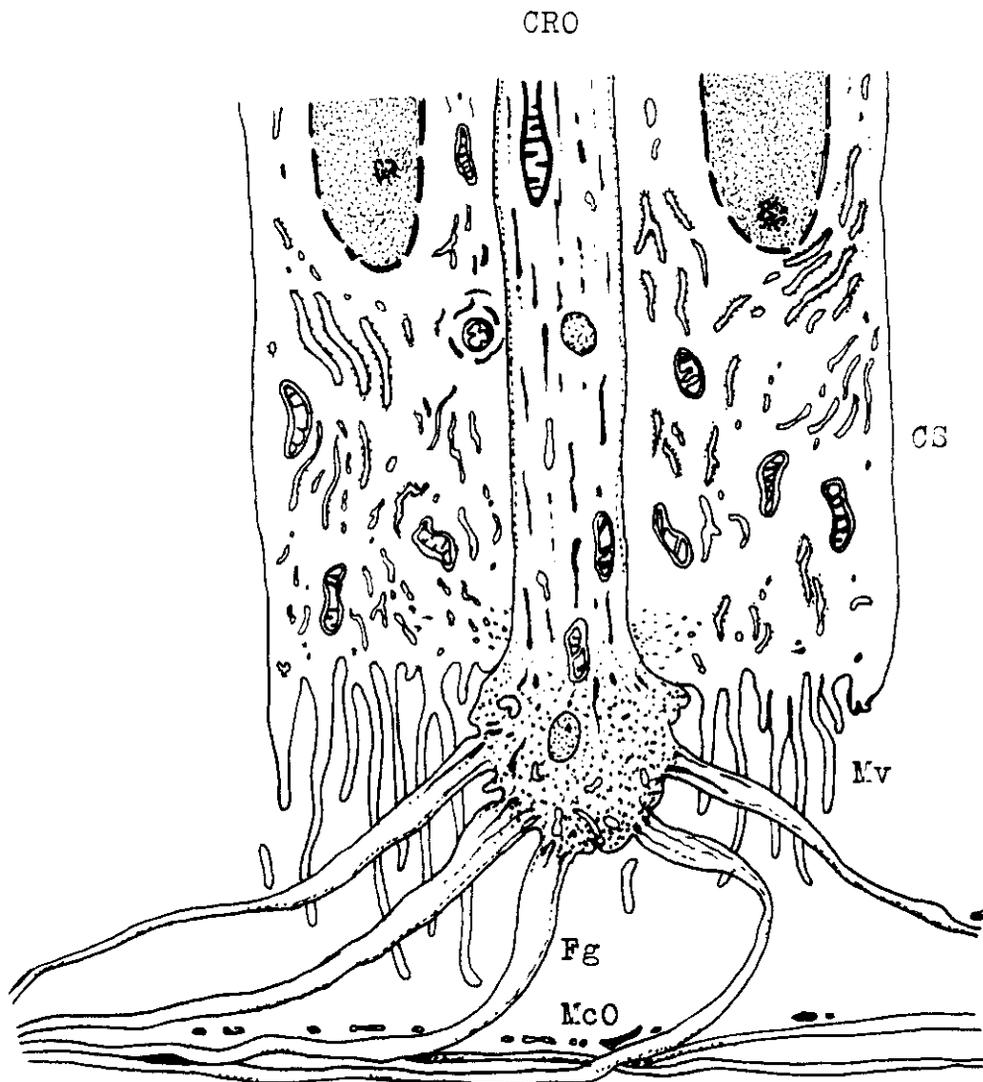


Figura 3.- Neurona receptora olfativa. CRO: Célula Receptora Olfativa. CS: Célula de Sostén. Fg: Flagelos. McO: Mucosa Olfatoria. Mv:Microvellosidades. (Modificado de Kahle, Leonhardt y Platzer, 1.985).

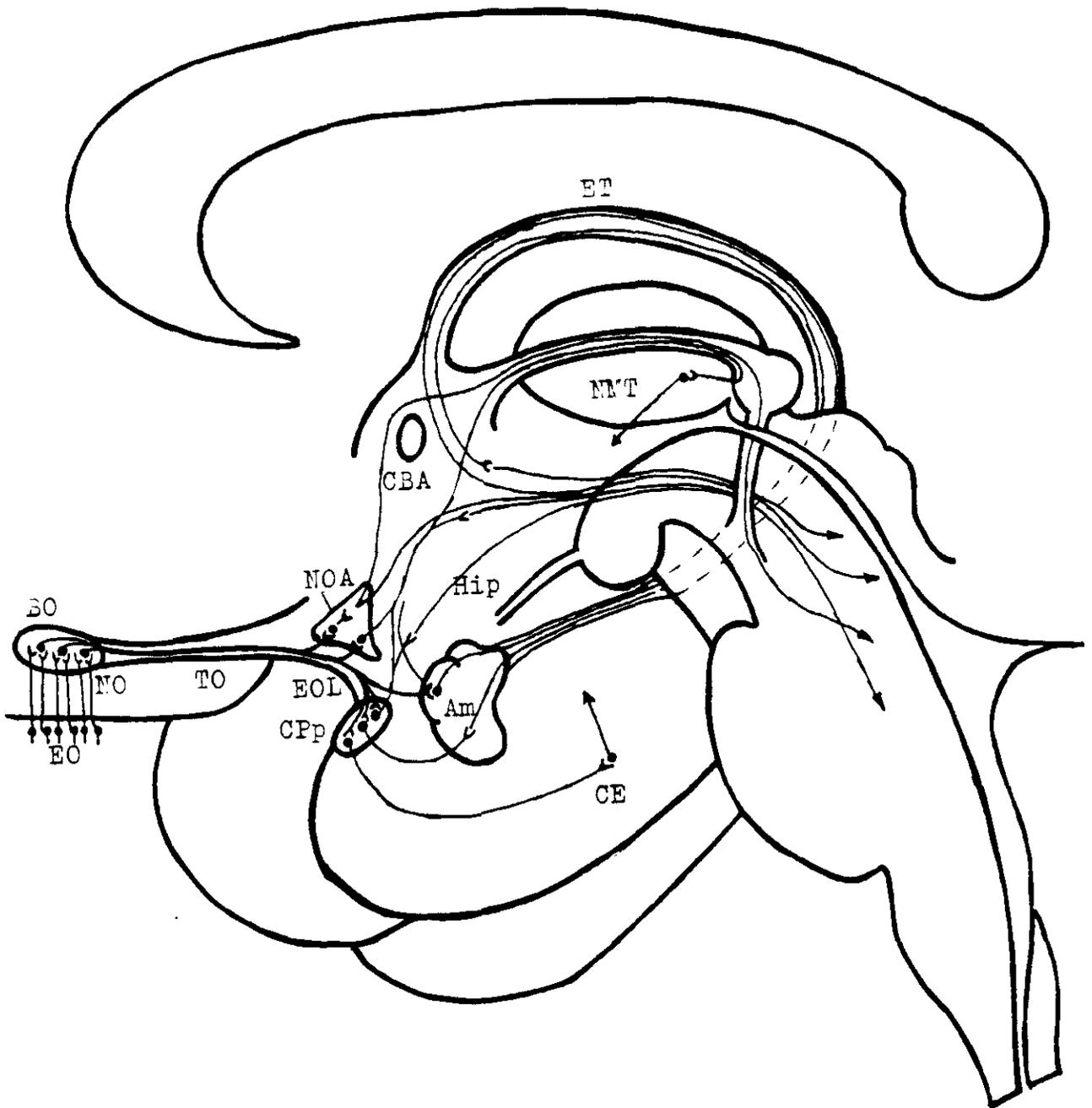


Figura 4.- Vías olfativas. Am: Amígdala. BO: Bulbo Olfatorio. CBA: Comisura Blanca Anterior. CE: Corteza Entorhinal. CPp: Corteza Prepiriforme. EO: Epitelio Olfativo. EOL: Estría Olfatoria Lateral. ET: Estría Terminal. Hip: Hipotálamo. NMT: Núcleo Medial del Tálamo. NO: Nervio Olfatorio. NOA: Núcleo Olfatorio Anterior. TO: Tracto Olfatorio. (Modificado de Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981).

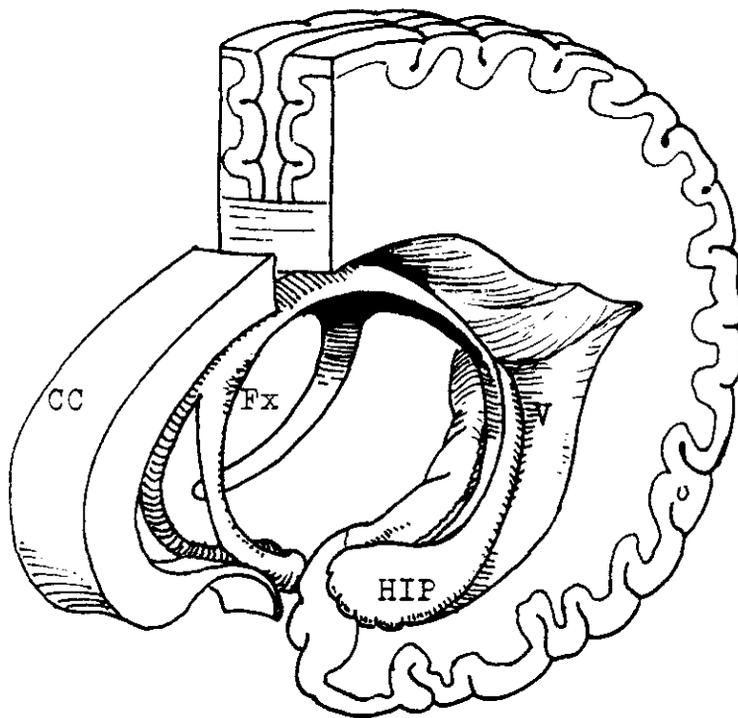


Figura 5.- Localización del Hipocampo y el Fornix. CC: Cuerpo Calloso. Fx: Fornix. HIP: Hipocampo. V: Ventrículo. (Modificado de Kahle, Leonhardt y Platzer, 1.985).

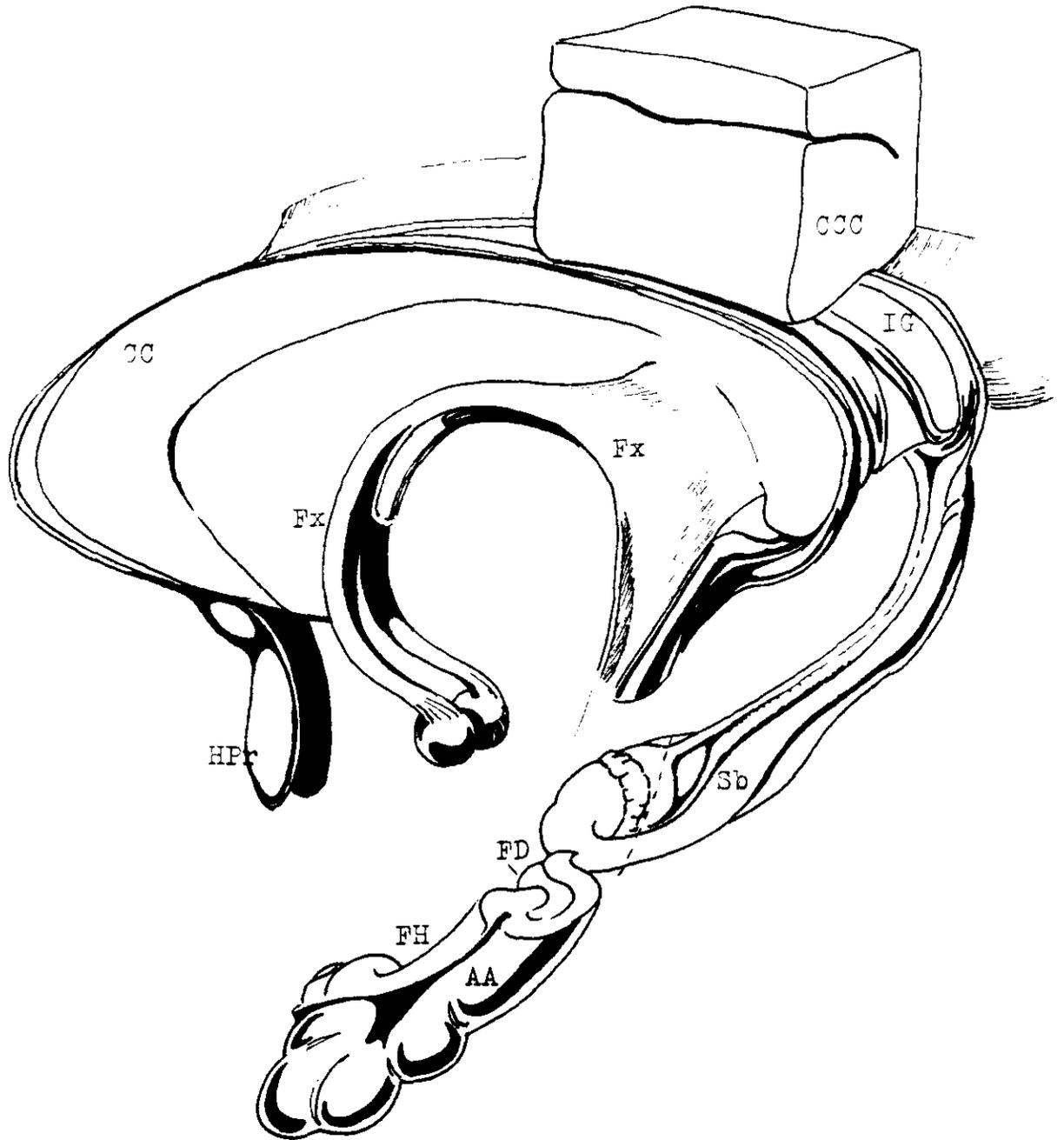


Figura 6.- Anatomía del Hipocampo. AA: Asta de Ammón. CC: Cuerpo Calloso. CCC: Circunvolución del Cuerpo Calloso. FD: Fascia Dentada. FH: Fimbria del Hipocampo. Fx: Fornix. HPPr: Hipocampo Precomisural. IG: Induseum Griseum. Sb: Subículo. (Modificado de Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981).

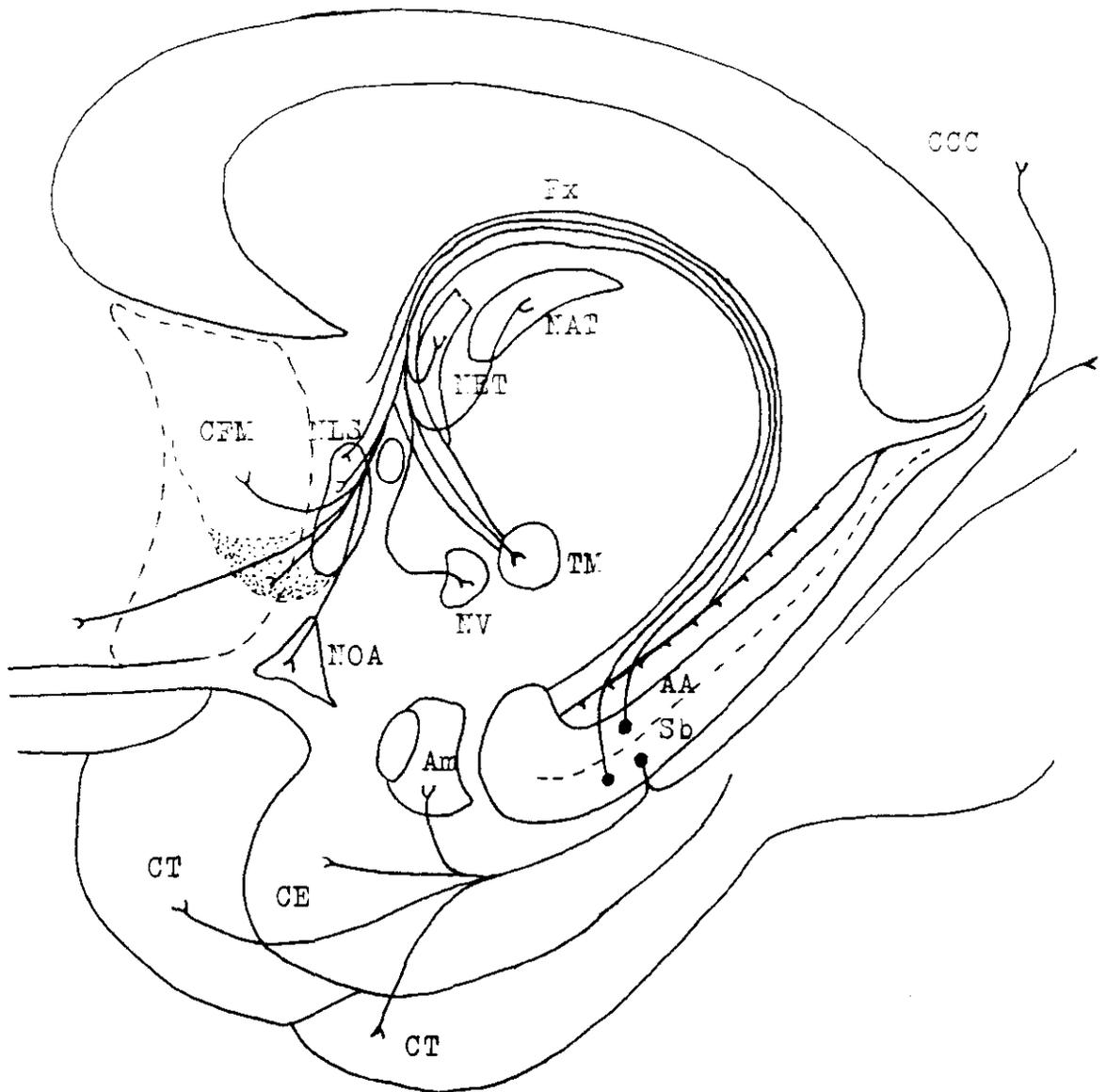


Figura 7.- Conexiones eferentes del Hipocampo. AA: Asta de Ammón. Am: Amígdala. CCC: Circunvolución del Cuerpo Caloso. CE: Corteza Entorhinal. CFM: Corteza Frontal Medial. CT: Corteza Temporal. Fx: Fornix. NAT: Núcleo Anterior del Tálamo. NET: Núcleo de la Estría Terminal. NLS: Núcleo Lateral del Septum. NOA: Núcleo Olfatorio Anterior. NV: Núcleo Ventromedial. Sb: Subículo. TM: Tubérculo Mamilar. (Modificado de Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981).

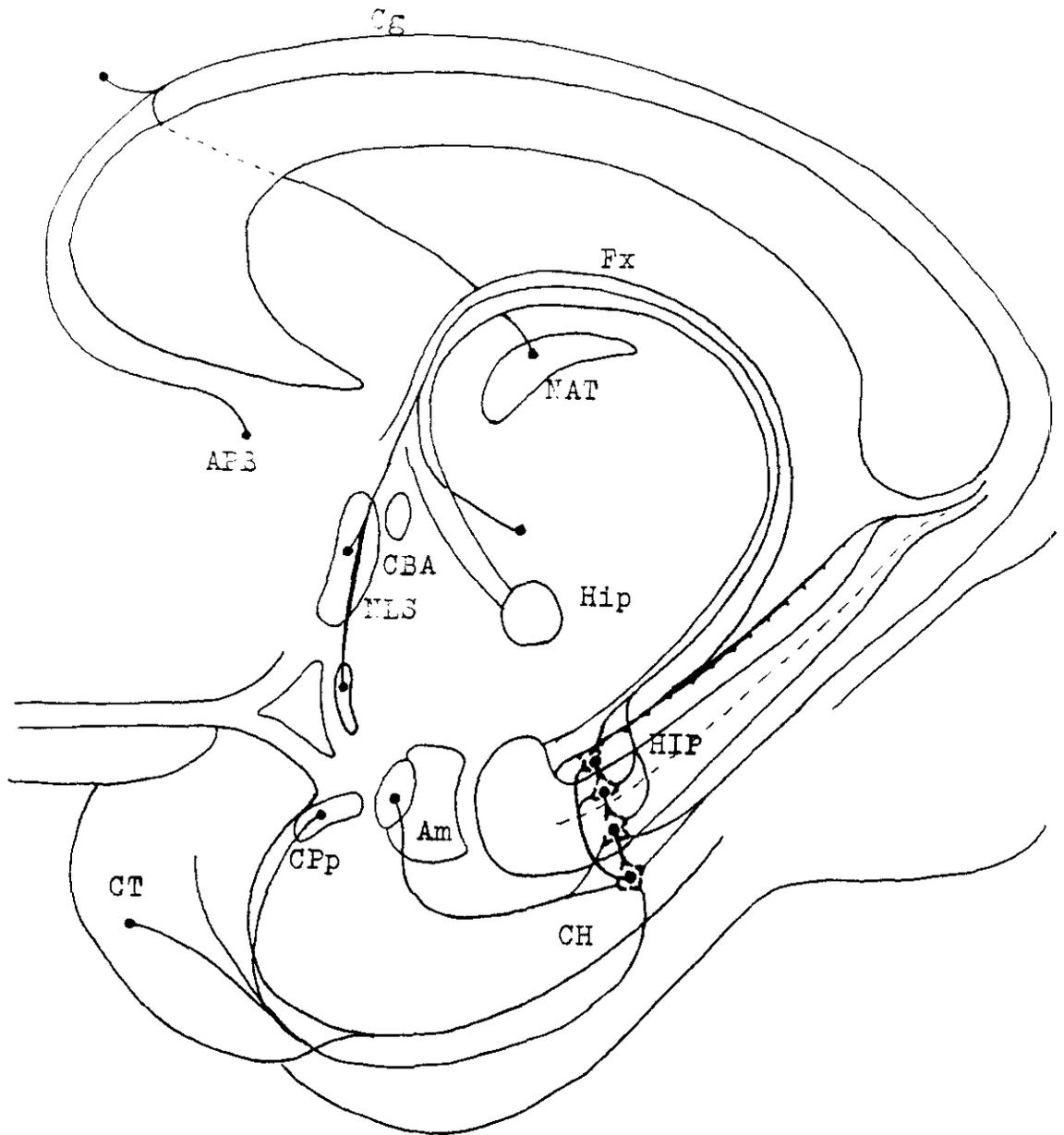


Figura 8.- Conexiones aferentes del Hipocampo. **Am:** Amígdala. **APB:** Area Paraolfatoria de Broca. **CBA:** Comisura Blanca Anterior. **Cg:** Cíngulo. **CH:** Circunvolución del Hipocampo. **CPp:** Corteza Prepiriforme. **CT:** Corteza Temporal. **Fx:** Fornix. **HIP:** Hipocampo. **Hip:** Hipotálamo. **NAT:** Núcleo Anterior del Tálamo. **NLS:** Núcleo Lateral del Septum. (Modificado de Nieuwenhuys, Voogd y Van Huijzen, 1.981).

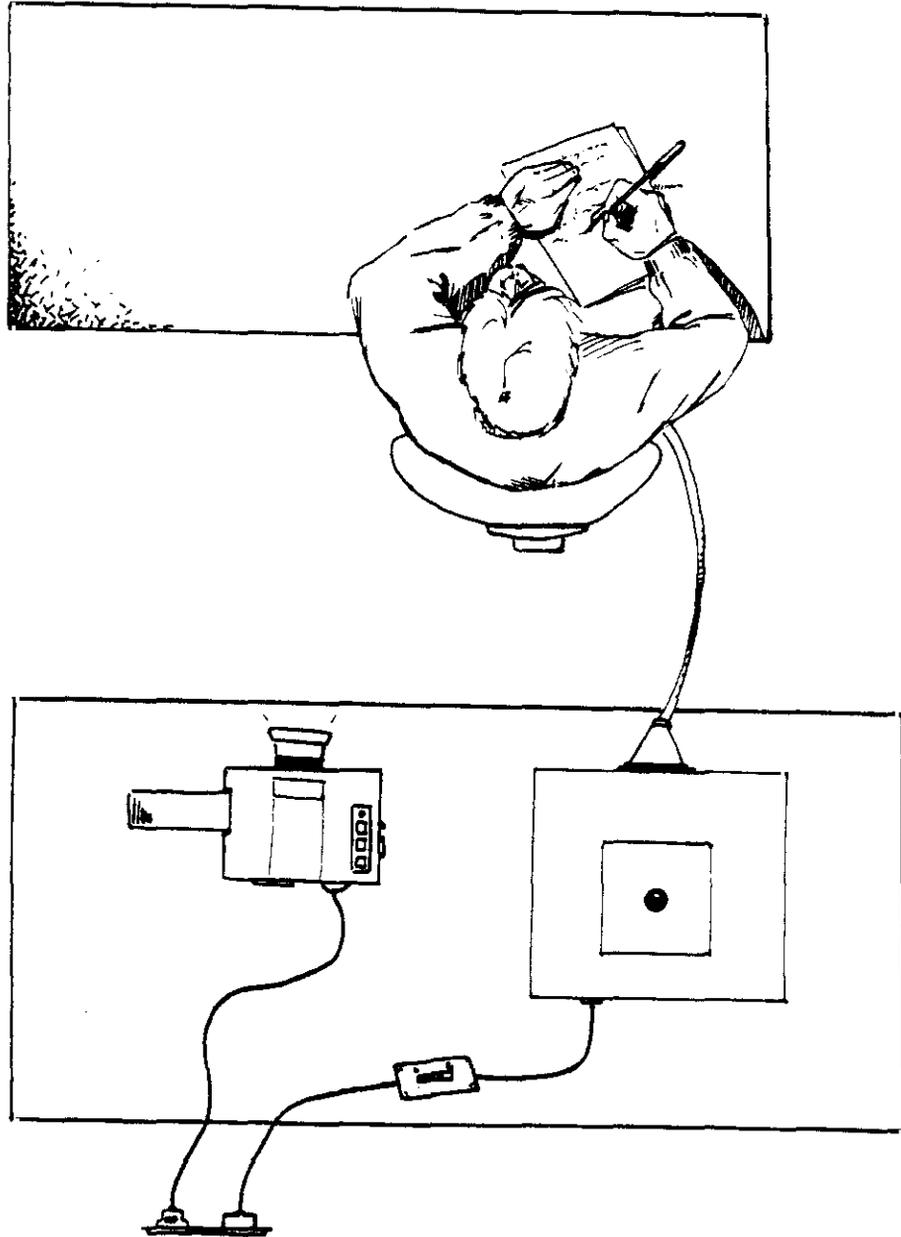
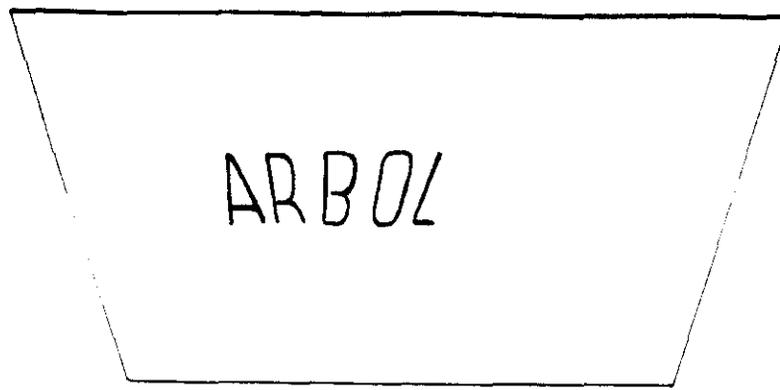
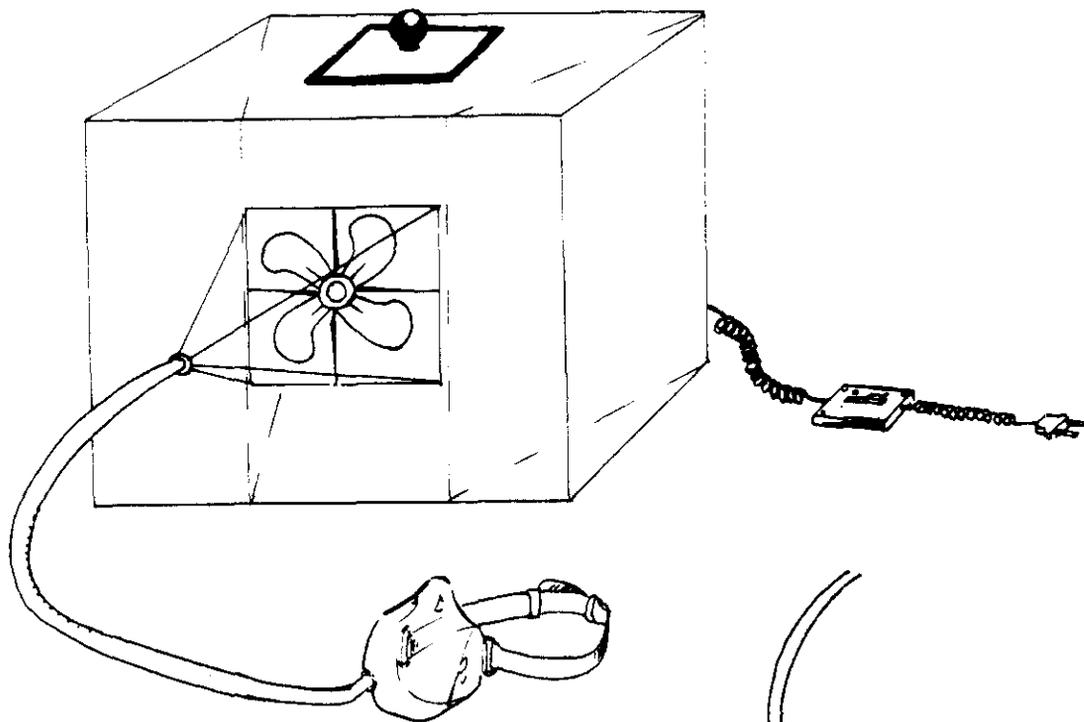


Figura 9.- Disposición de la cabina de experimentación.

A)



B)

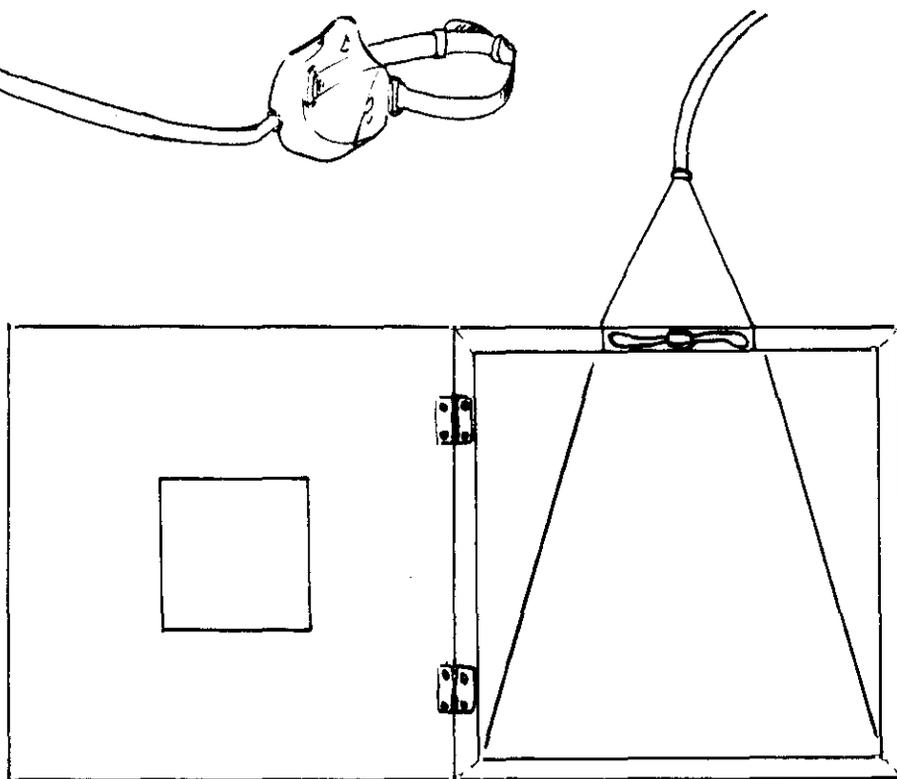
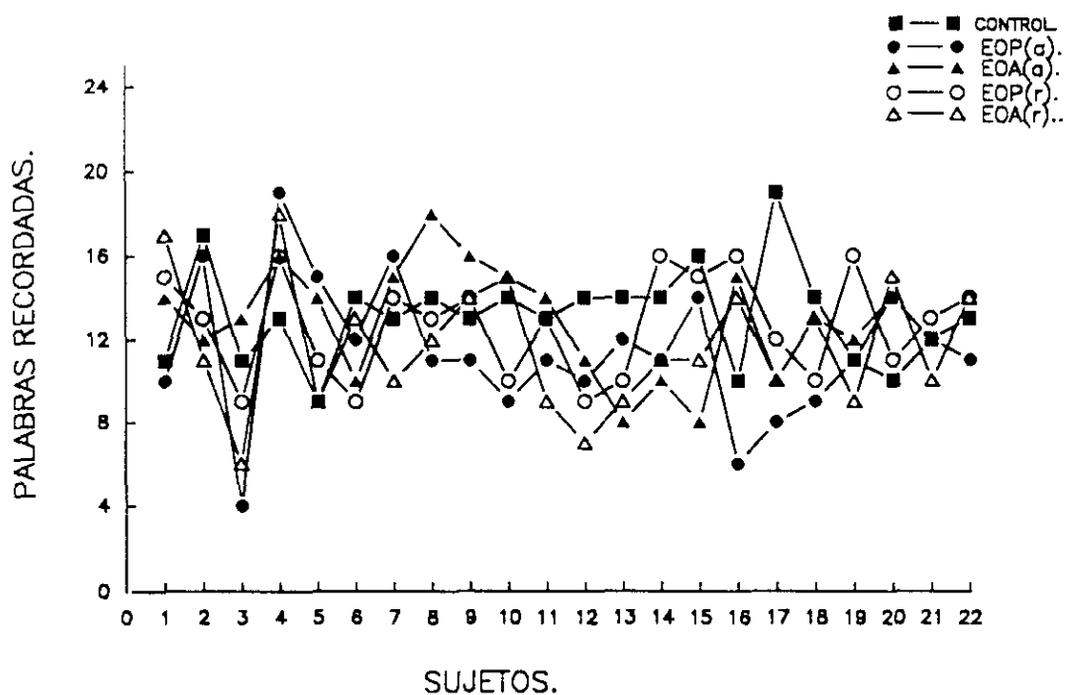


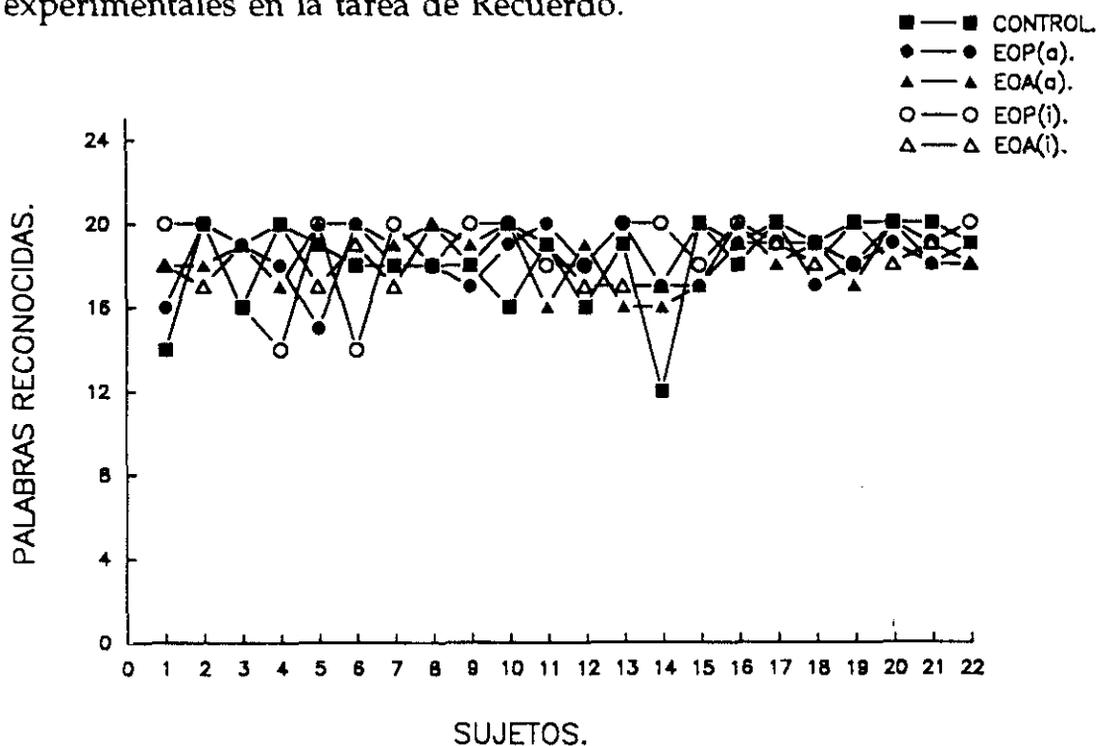
Figura 10.- Vista exterior (A) y superior (B) del suministrador de olores.

APENDICE 2.

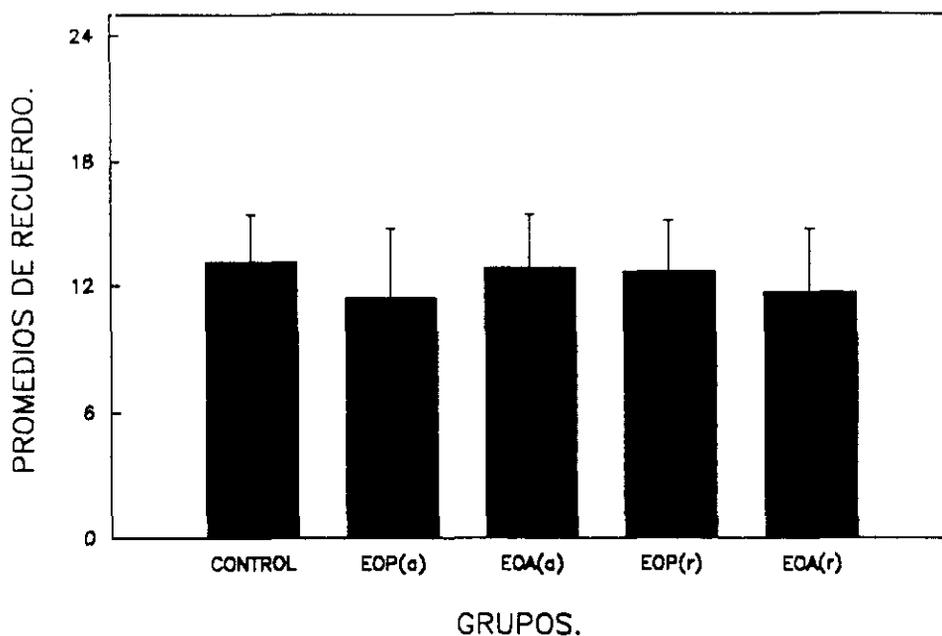
GRAFICAS.



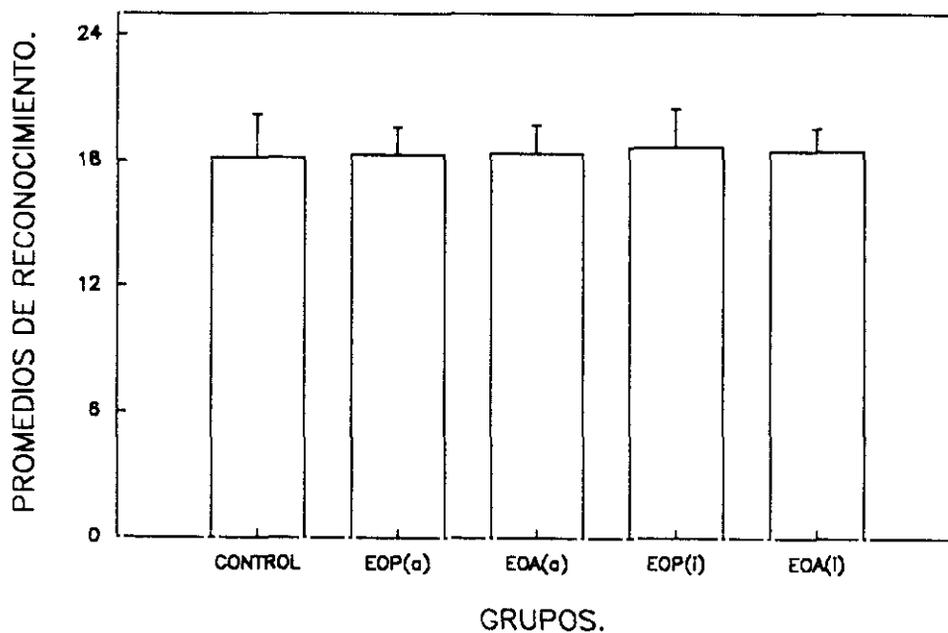
Gráfica 1.- Resultados obtenidos por los sujetos de los cinco grupos experimentales en la tarea de Recuerdo.



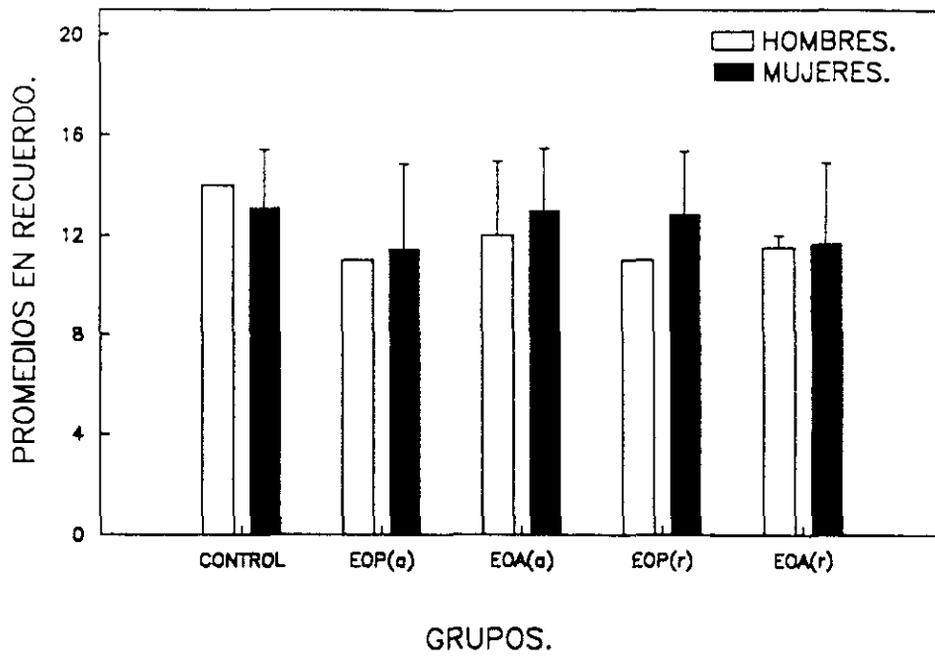
Gráfica 2.- Resultados obtenidos por los sujetos de los cinco grupos experimentales en la tarea de Reconocimiento.



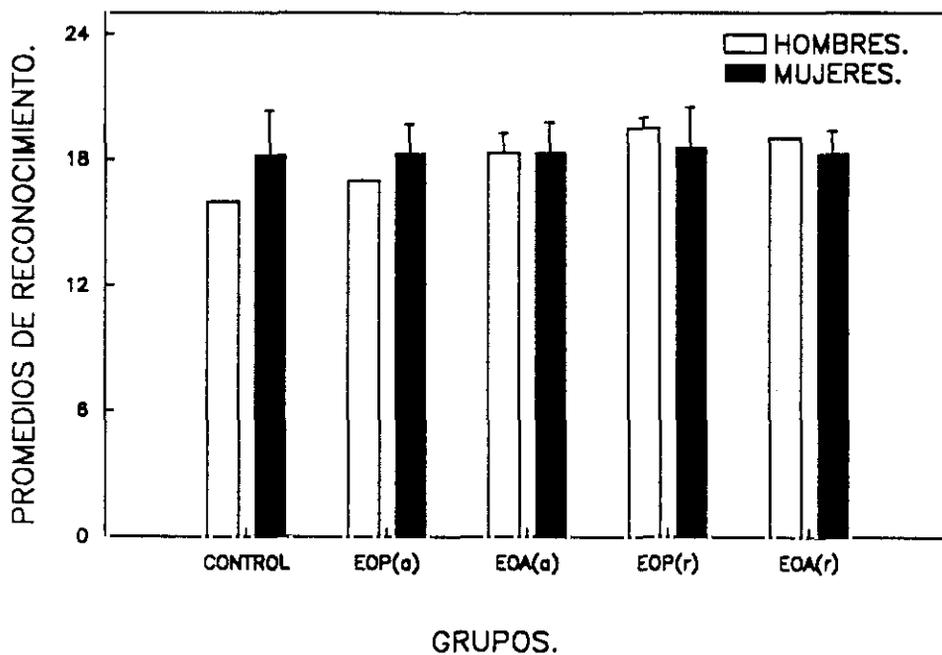
Gráfica 3.- Medias de los resultados obtenidos por los sujetos de los cinco grupos experimentales en la prueba de Recuerdo.



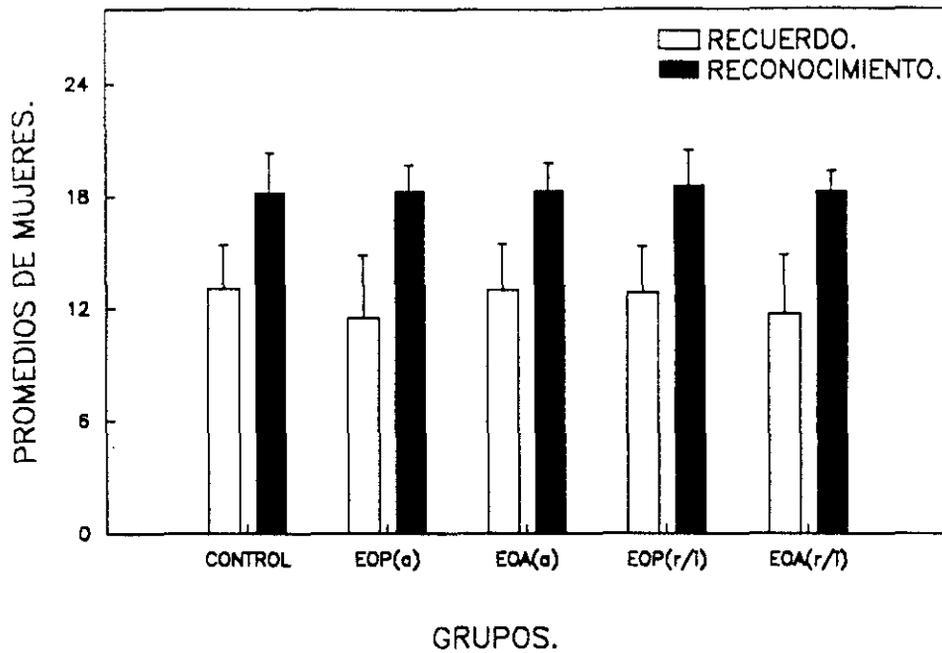
Gráfica 4.- Medias de los resultados obtenidos por los sujetos de los cinco grupos experimentales en la prueba de Reconocimiento.



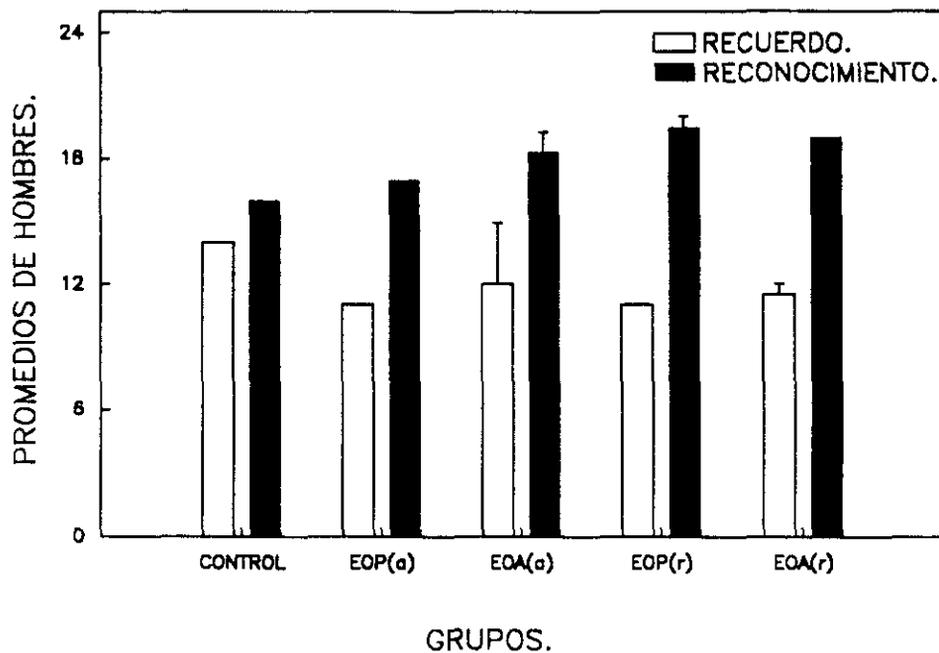
Gráfica 5.- Puntuaciones medias obtenidas por hombres y mujeres en la tarea de Recuerdo.



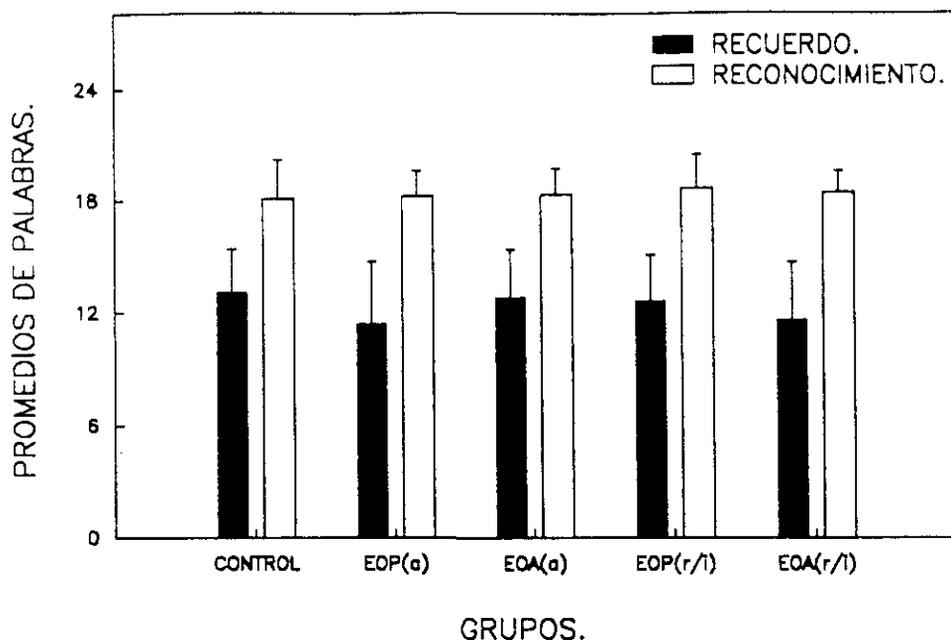
Gráfica 6.- Puntuaciones medias obtenidas por hombres y mujeres en la tarea de Reconocimiento.



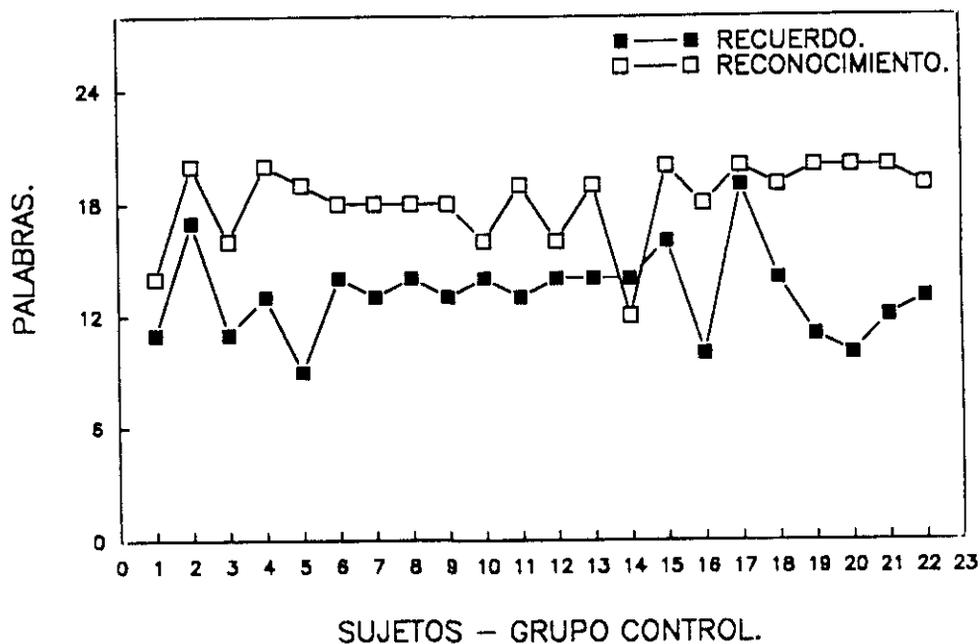
Gráfica 7.- Puntuaciones medias obtenidas por las mujeres en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento.



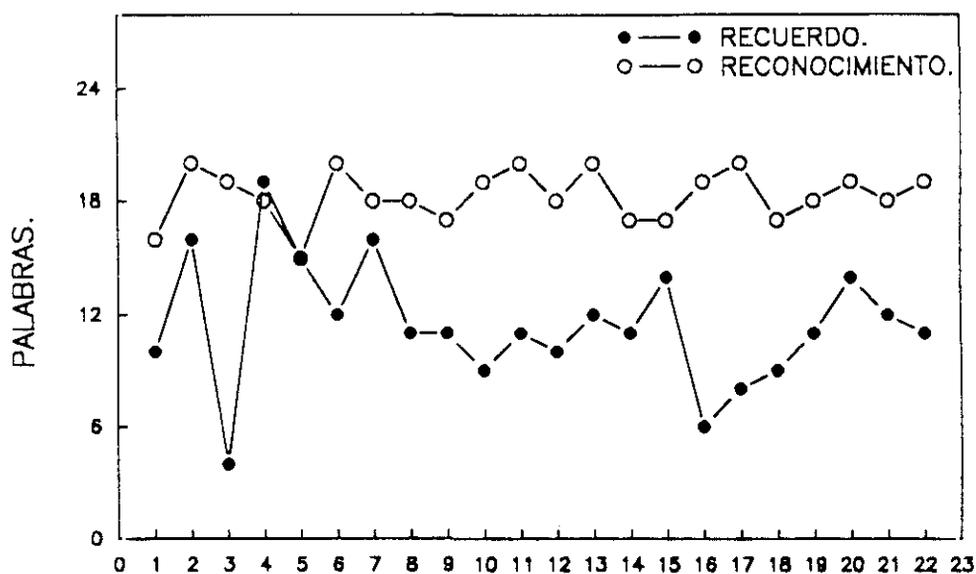
Gráfica 8.- Puntuaciones medias obtenidas por los hombres en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento.



Gráfica 9.- Comparación de las medias obtenidas por los sujetos de los cinco grupos experimentales en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento. Obsérvese el mejor rendimiento de todos los grupos en la tarea de Reconocimiento.

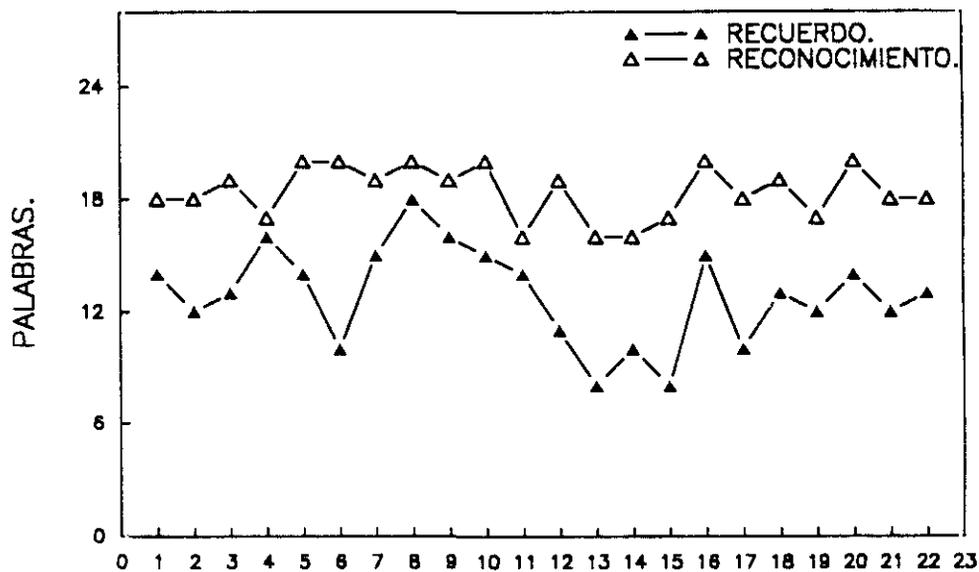


Gráfica 10.- Resultados obtenidos por los sujetos del grupo CONTROL en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento. Se observa el mejor rendimiento, en general, de los sujetos en la tarea de Reconocimiento.



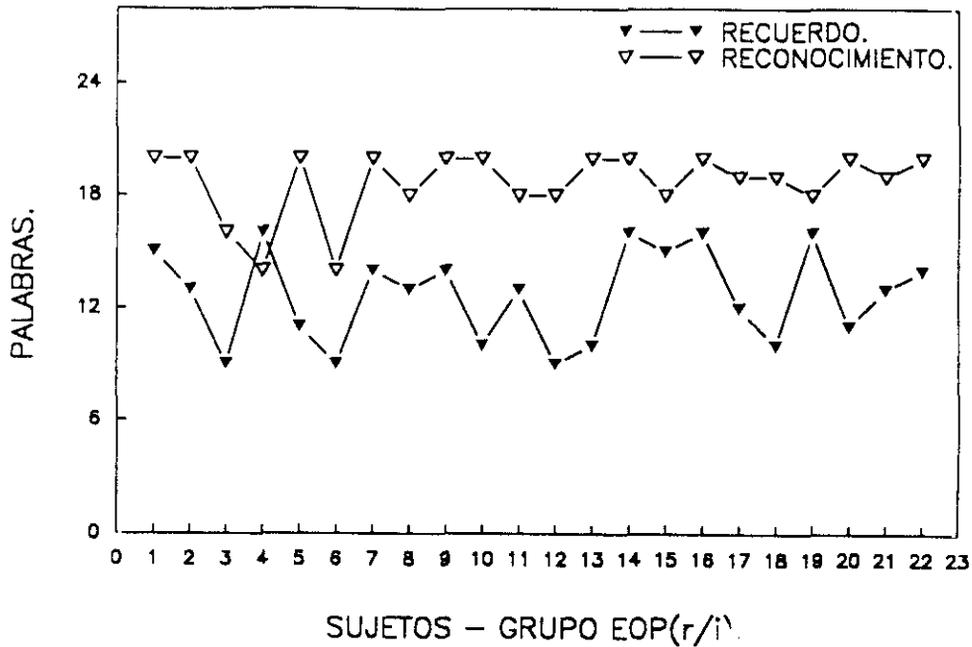
SUJETOS – GRUPO EOP(a).

Gráfica 11.- Resultados obtenidos por los sujetos en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento en el grupo EOP(a). Se observa el mejor rendimiento, en general, de los sujetos en la tarea de Reconocimiento.

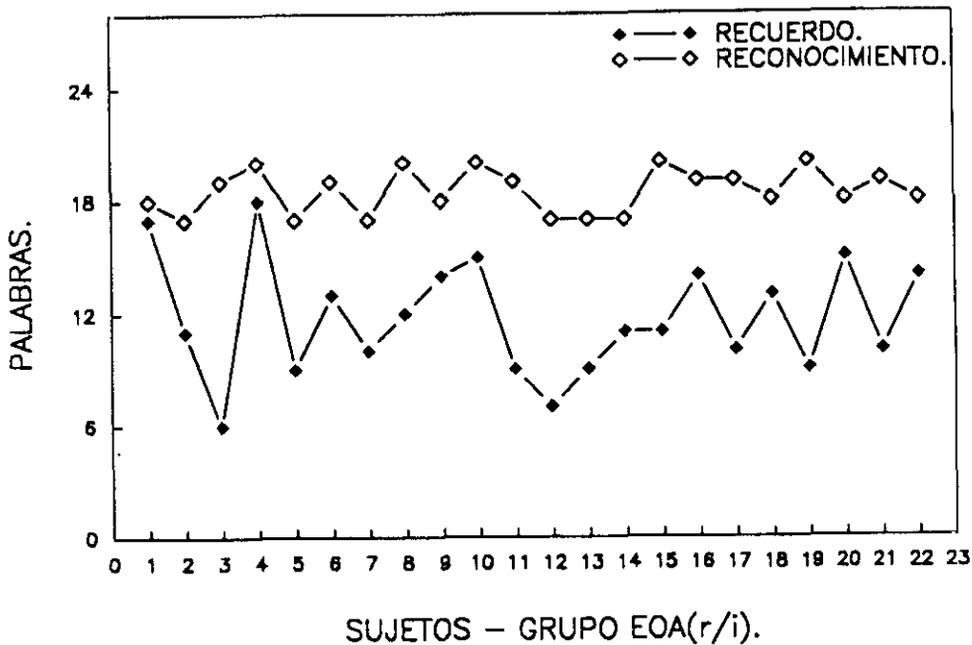


SUJETOS – GRUPO EOA(a).

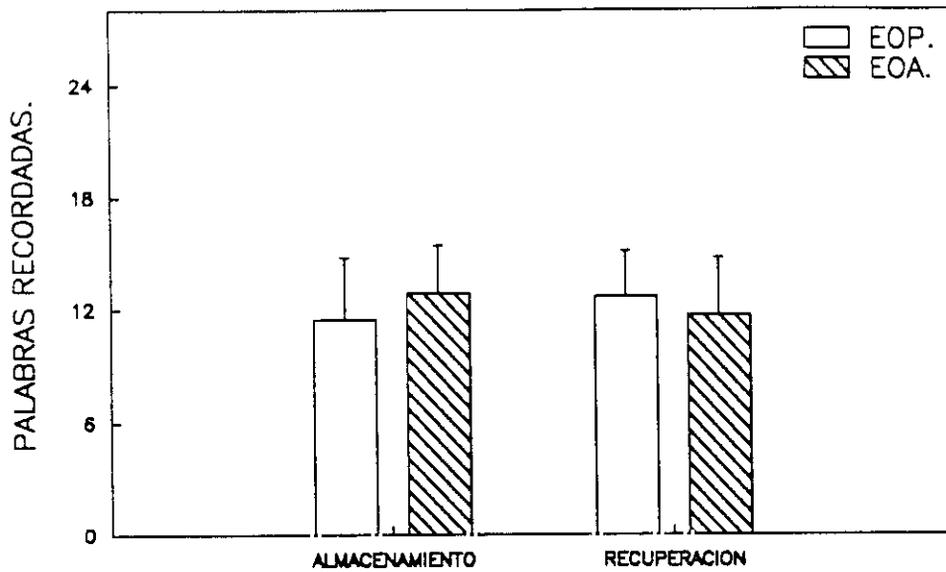
Gráfica 12.- Resultados obtenidos por los sujetos en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento en el grupo EOA(a). Se observa el mejor rendimiento, en general, de los sujetos en la tarea de Reconocimiento.



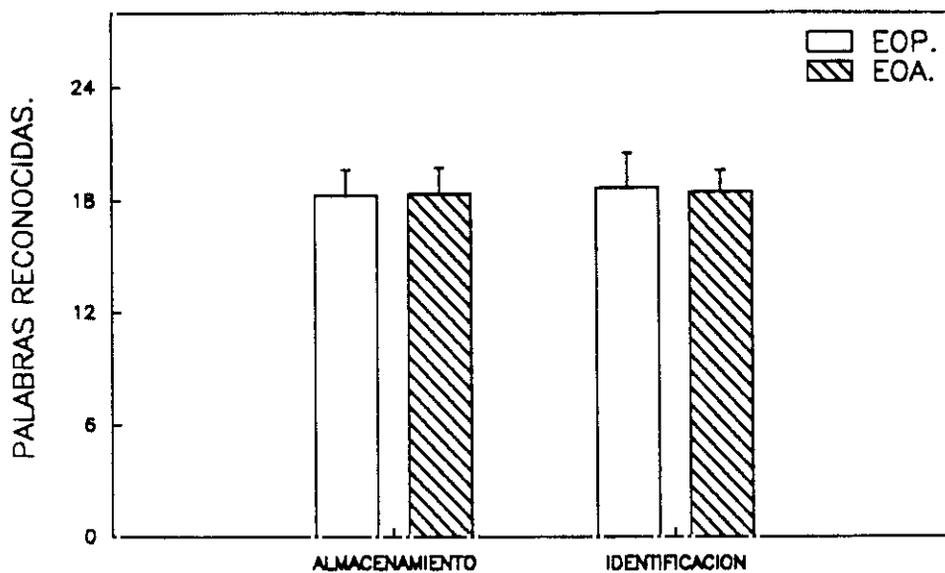
Gráfica 13.- Resultados obtenidos por los sujetos en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento en el grupo EOP(r/i). Se observa el mejor rendimiento, en general, de los sujetos en la tarea de Reconocimiento.



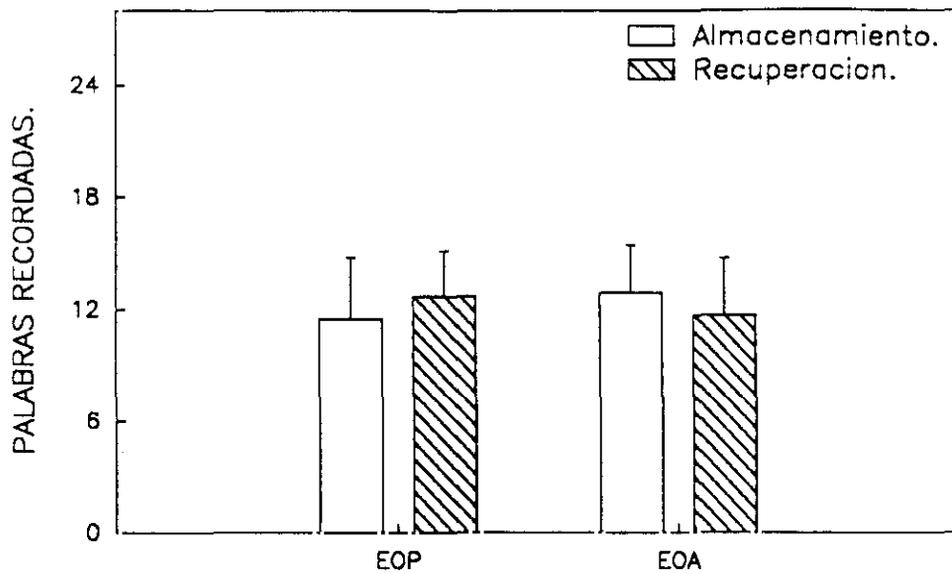
Gráfica 14.- Resultados obtenidos por los sujetos en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento en el grupo EOA(r/i). Se observa el mejor rendimiento, en general, de los sujetos en la tarea de Reconocimiento.



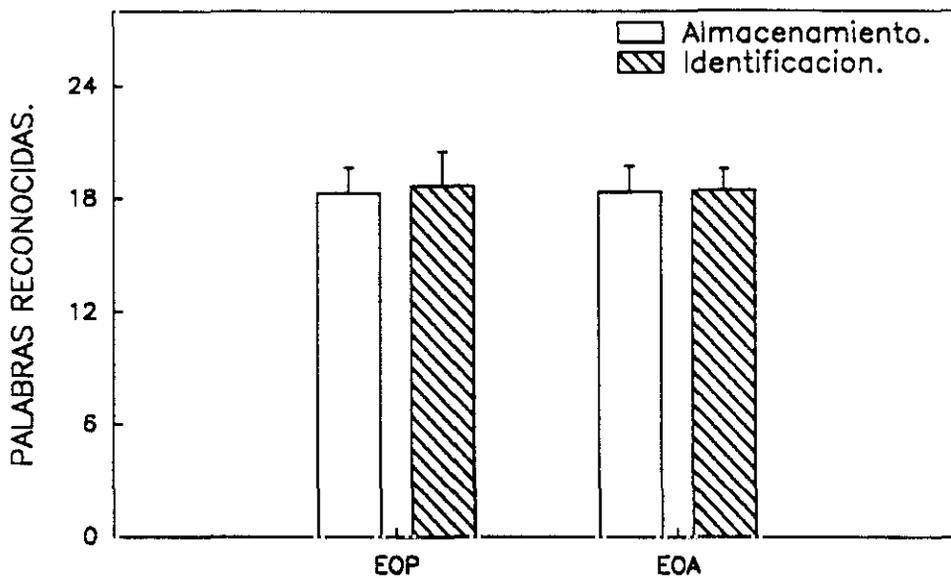
Gráfica 15.- Comparación de las medias obtenidas por los sujetos de los grupos EOP y EOA durante la fase de almacenamiento y de recuperación en la tarea de Recuerdo.



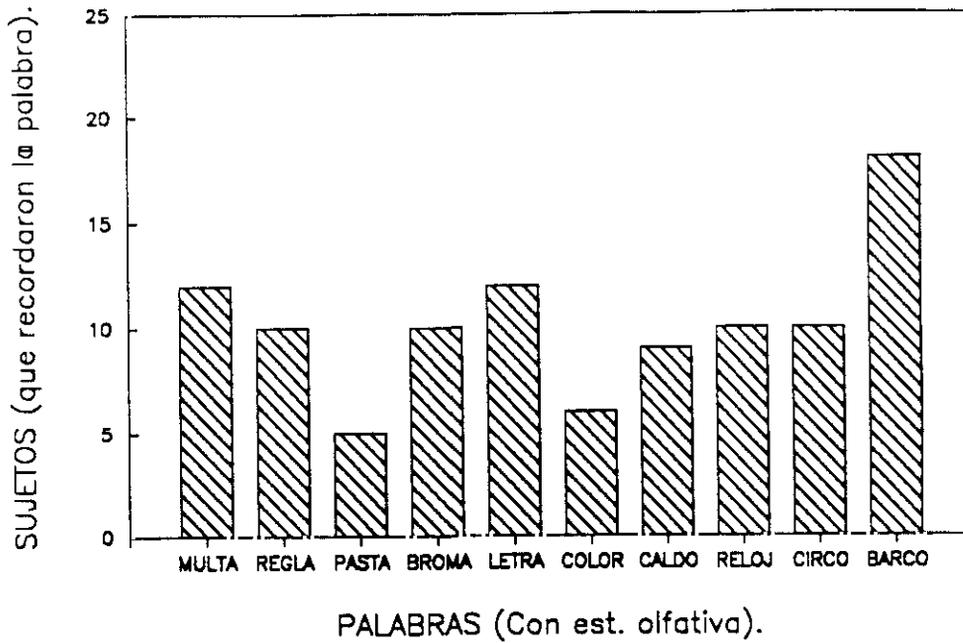
Gráfica 16.- Comparación de las medias obtenidas por los sujetos de los grupos EOP y EOA durante la fase de almacenamiento y de identificación en la tarea de Reconocimiento.



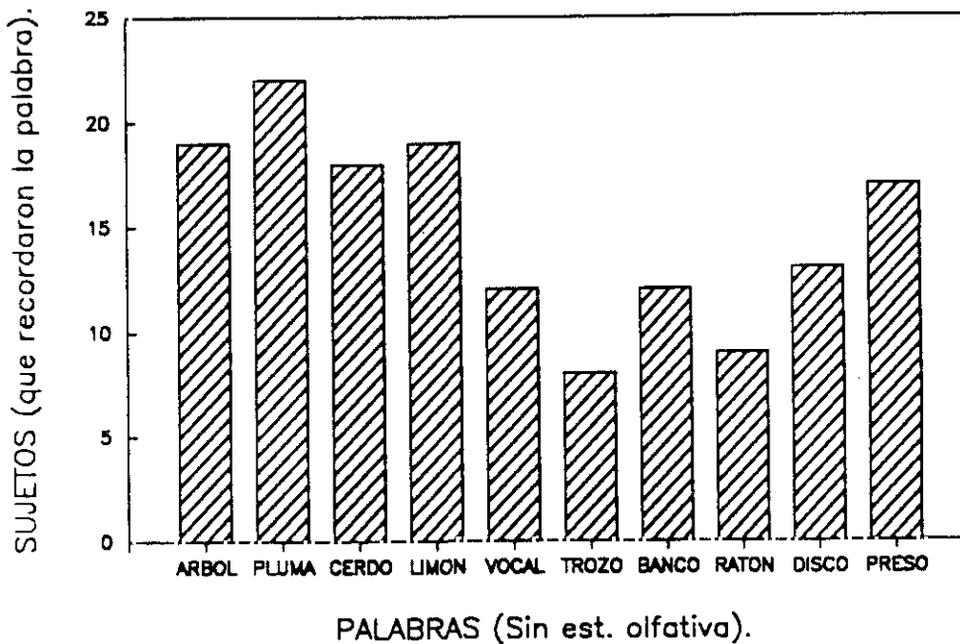
Gráfica 17.- Comparación de las medias obtenidas por los sujetos en las fases de almacenamiento y recuperación de la información. Grupos EOP y EOA en la tarea de Recuerdo.



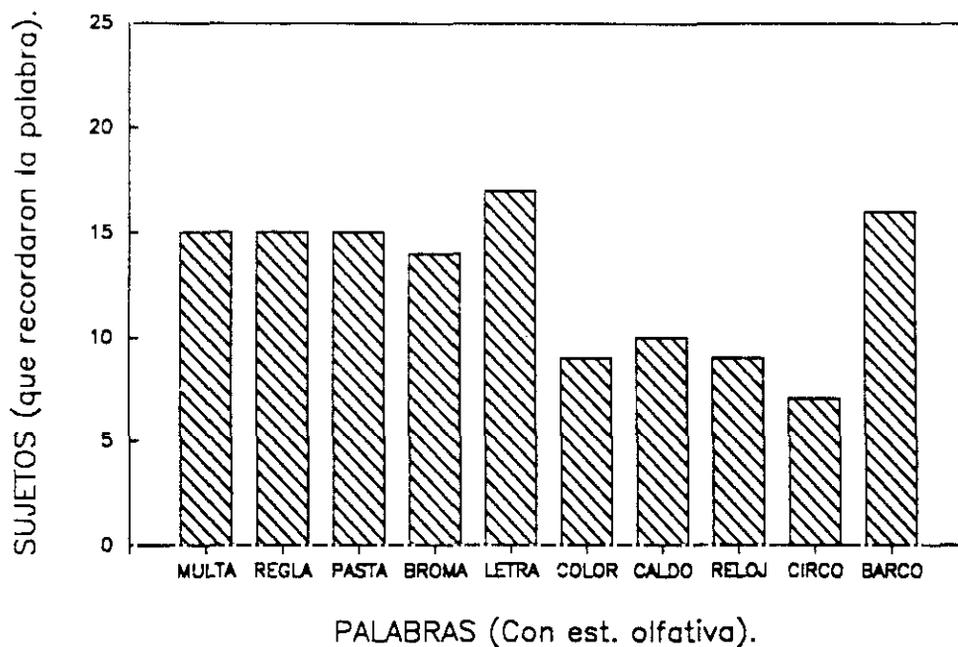
Gráfica 18.- Comparación de las medias obtenidas por los sujetos en las fases de almacenamiento e identificación de la información. Grupos EOP y EOA en la tarea de Reconocimiento.



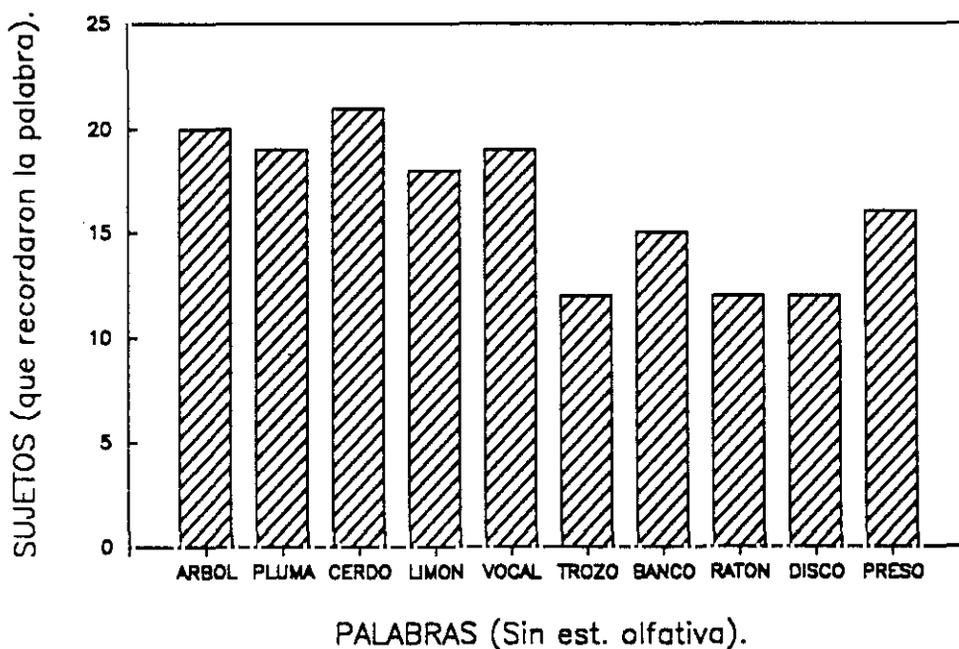
Gráfica 19.- Número de sujetos que recordaron cada una de las palabras que fueron presentadas durante la estimulación olfativa en el grupo EOP(a).



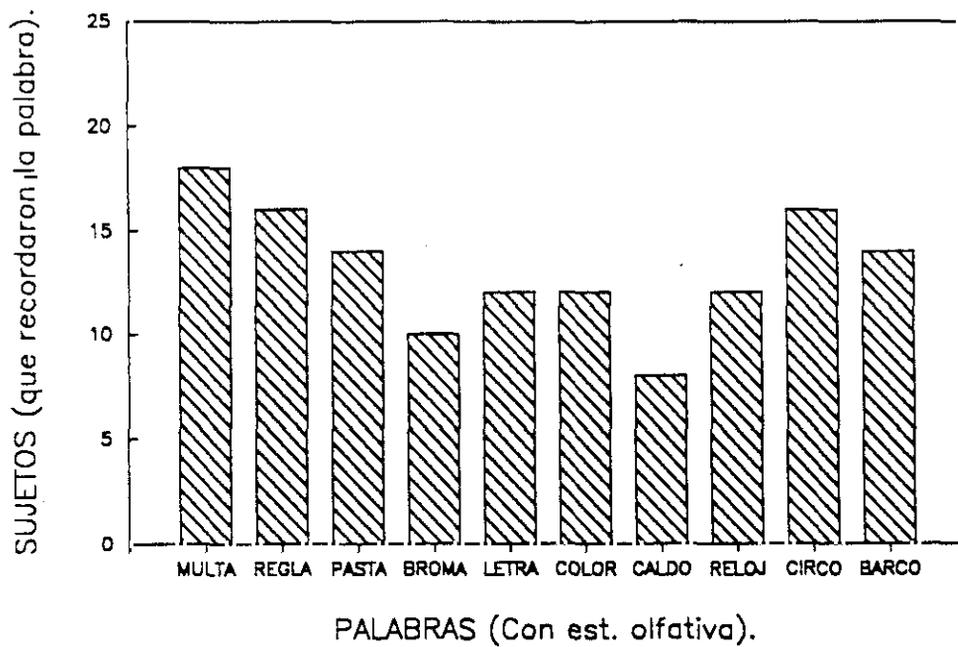
Gráfica 20.- Número de sujetos que recordaron cada una de las palabras que fueron presentadas en ausencia de la estimulación olfativa en el grupo EOP(a).



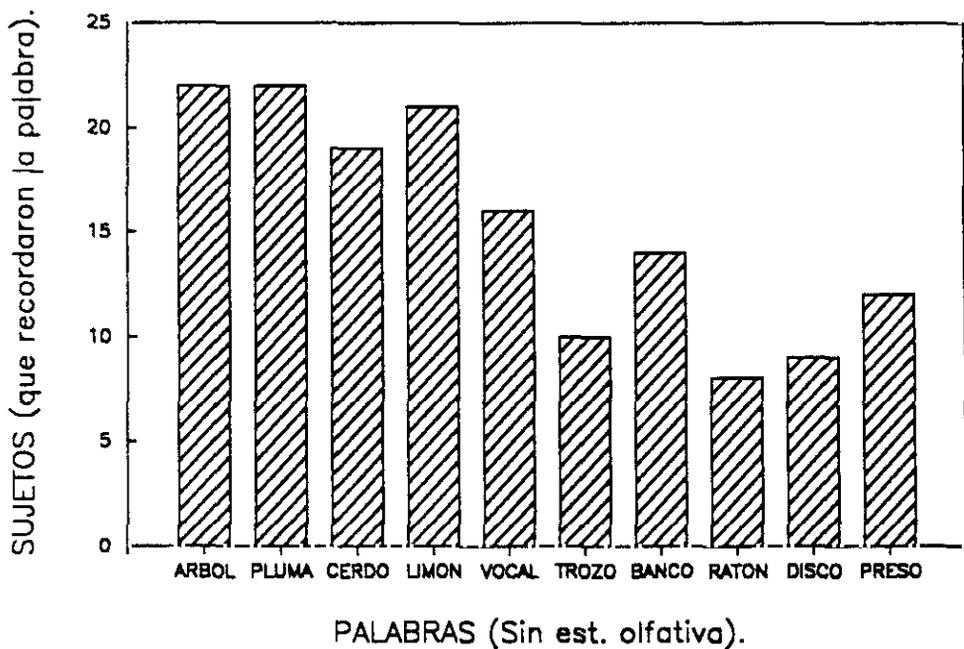
Gráfica 21.- Número de sujetos que recordaron cada una de las palabras que fueron presentadas durante la estimulación olfativa en el grupo CONTROL.



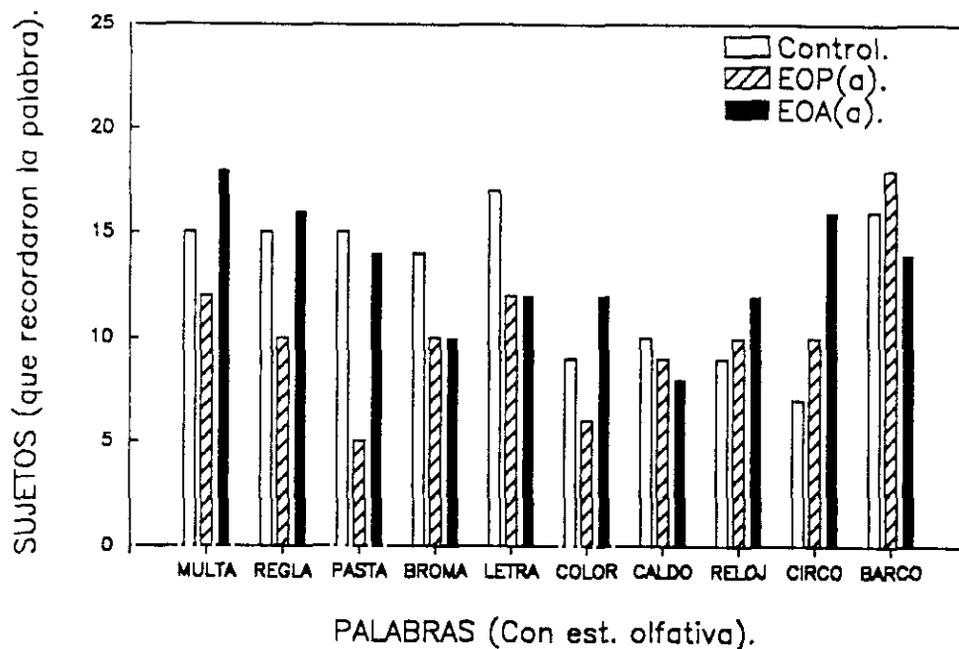
Gráfica 22.- Número de sujetos que recordaron cada una de las palabras que fueron presentadas en ausencia de la estimulación olfativa en el grupo CONTROL.



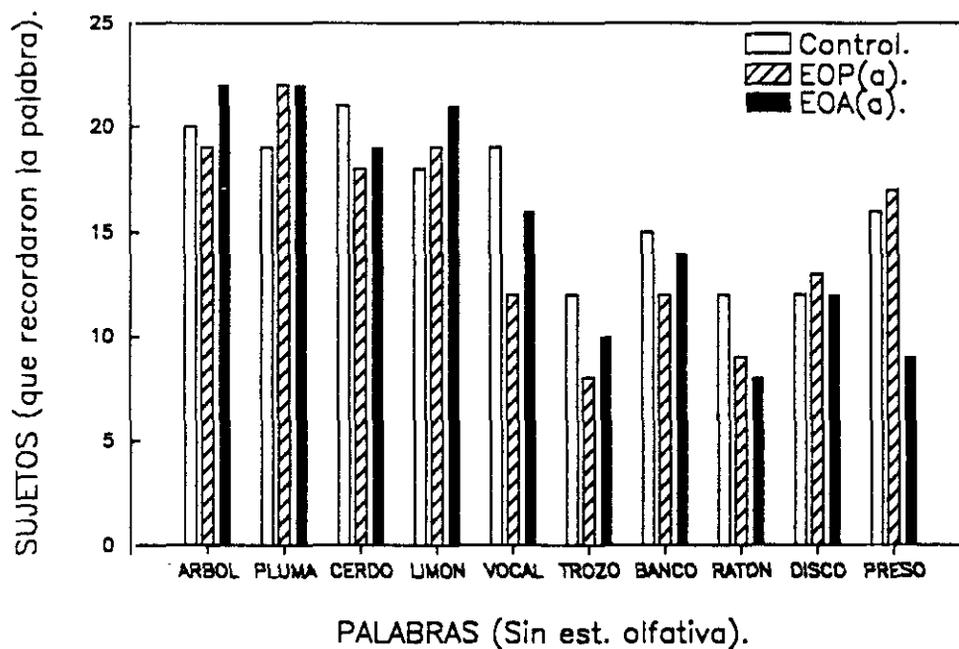
Gráfica 23.- Número de sujetos que recordaron cada una de las palabras que fueron presentadas durante la estimulación olfativa en el grupo EOA(a).



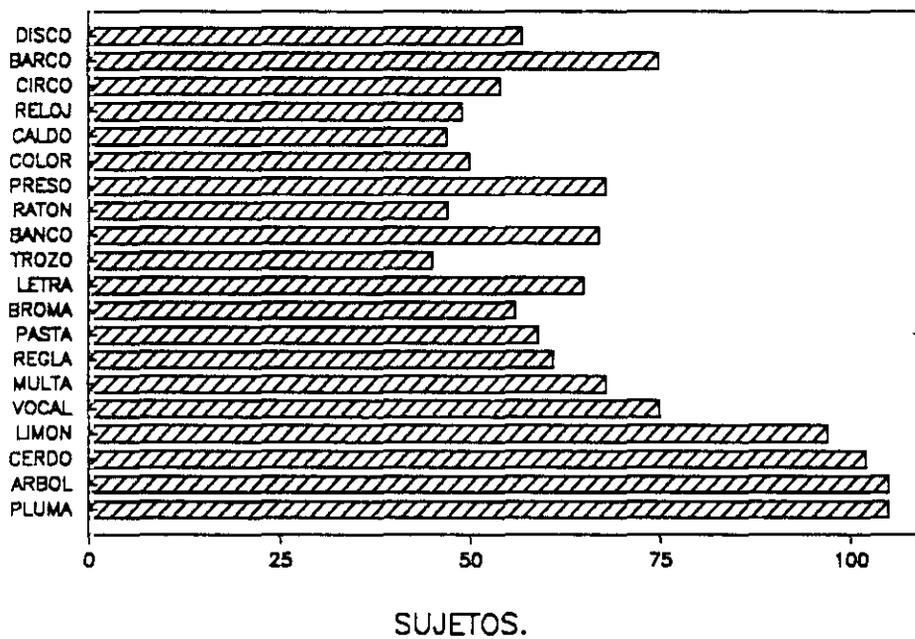
Gráfica 24.- Número de sujetos que recordaron cada una de las palabras que fueron presentadas en ausencia de la estimulación olfativa en el grupo EOA(a).



Gráfica 25.- Número de sujetos que recordaron cada una de las palabras que fueron presentadas durante la estimulación olfativa en los tres grupos.



Gráfica 26.- Número de sujetos que recordaron cada una de las palabras que fueron presentadas en ausencia de la estimulación olfativa en los tres grupos.



Gráfica 27.- Número de sujetos total que recordaron cada una de las palabras de la lista de Recuerdo. De abajo a arriba, las palabras ordenadas según su presentación a los sujetos. Las más inferiores son las que aparecieron al principio y al final de la lista ya que esta se paso en ambos sentidos.

APENDICE 3.

LISTAS DE PALABRAS.

3.1. LISTA INICIAL DE PALABRAS.

PRESO	NORTE	JAMON	RASPA	RESTO	CARPA
SENDA	DISCO	DARDO	RISCO	TABLA	RELOJ
SONDA	CARTA	MORSA	TIFON	CALDO	BROMA
TARTA	BINGO	PASTO	PANAL	PROSA	GRITO
TEMOR	ZARPA	NICHO	SEÑOR	FARDO	PENAL
CALCO	CONDE	BALON	CERCO	TIGRE	SIGLA
POSTA	PLUMA	TONEL	PISTO	PESTE	BUSTO
TELON	PILON	TANGO	BANCO	LARVA	ARBOL
DOLOR	LEPRA	SARNA	LUCRO	CALMA	GRAPA
FINAL	TROPA	SABLE	TACON	RATON	FILON
CAPON	CANAL	BARCO	CAJON	CROMO	BOMBO
CIRCO	MONTE	PARTO	TRONO	LICOR	MANTO
ROSCA	GALAN	FUROR	GRUTA	SABOR	VELON
MARCA	COSTA	CESTA	CREDO	CASCO	PRADO
SERON	TRACA	PLATA	TENOR	PINAR	TAPON
CARDO	ARCON	MELON	TRAPO	NARDO	CATRE
LUNAR	HEDOR	VOCAL	MITRA	SALON	TALON
REVES	SURCO	REGLA	SOLAR	CARNE	MOSCA
BRAZO	CALOR	LIMON	BULTO	COBRA	BARRO
PASTA	ZANCO	LITRO	CHULO	PLATO	FINCA
HURTO	VERSO	MULTA	MENTA	SECTA	DEDAL
CERDO	COLOR	BORLA	CASPA	PULSO	SIFON
CANTO	PLOMO	TESON	PISTA	TELAR	PILAR
MANTA	ARNES	LETRA	TROZO	TANGA	BRUMA
LATON					

3.2. PALABRAS QUE OBTUVIERON EL MAYOR NUMERO DE VOTOS.

- 32 Votos: JAMON,RELOJ.
- 30 Votos: DISCO,CARTA,ARBOL.
- 28 Votos: DOLOR,SEÑOR,PLATO,CARNE.
- 27 Votos: BANCO,SALON.
- 26 Votos: COLOR.
- 25 Votos: CALDO,BROMA,BALON,CALMA,CAJON,MANTA.
- 24 Votos: SABOR,LIMON,CALOR.
- 23 Votos: GRITO,PLATA.
- 22 Votos: PLUMA,TARTA,LETRA.
- 21 Votos: TACON,MELON,BRAZO,MULTA,FINAL.
- 20 Votos: PASTA.
- 19 Votos: TABLA,MONTE,TAPON,TRAPO,REGLA,LITRO,.
- 18 Votos: CESTA.
- 17 Votos: NORTE,PINAR,MARCA,MOSCA,CERDO.
- 16 Votos: PRESO,LICOR.
- 15 Votos: BARCO,CIRCO.
- 14 Votos: VOCAL,PISTA,TROZO.
- 13 Votos: DEDAL.
- 12 Votos: ROSCA,TEMOR,RATON.

3.3. LISTAS DE PALABRAS UTILIZADAS EN EL EXPERIMENTO.

RECUERDO. 1ªRECONOCIMIENTO. 2ªRECONOCIMIENTO.

PLUMA	MANTA	DOLOR
ARBOL	FINAL	CAJON
CERDO	CESTA	SEÑOR
LIMON	ROSCA	SALON(r)*
VOCAL	SALON	LICOR
MULTA	PISTA	MELON
REGLA	MARCA	TABLA
PASTA	TRAPO	GRITO(r)
BROMA	GRITO	JAMON
LETRA	CARTA	TEMOR
TROZO	MOSCA	CALMA(r)
BANCO	CALMA	TACON
RATON	BRAZO	PLATO
PRESO	MONTE	DEDAL
COLOR	TARTA	TARTA(r)
CALDO	CARNE	SABOR
RELOJ	PINAR	PLATA
CIRCO	CALOR	PINAR(r)
BARCO	TAPON	BALON
DISCO	NORTE	LITRO

*(r)= palabra que ya apareció en la lista del 1er. reconocimiento.

3.4. PALABRAS PRESENTADAS CON O SIN ESTIMULACION OLFATIVA EN LA PRUEBA DE RECUERDO Y NUMERO DE SUJETOS QUE RECORDO CADA UNA DE ELLAS.

GRUPO CONTROL.

CON EST. OLF.	Sujetos.	SIN EST. OLF.	Sujetos.
MULTA	15.	ARBOL	20.
REGLA	15.	PLUMA	19.
PASTA	15.	CERDO	22.
BROMA	14.	LIMON	19.
LETRA	17.	VOCAL	19.
COLOR	9.	TROZO	12.
CALDO	10.	BANCO	15.
RELOJ	9.	RATON	12.
CIRCO	7.	DISCO	12.
BARCO	16.	PRESO	16.

GRUPO EOP(a).

CON EST. OLF.	Sujetos.	SIN EST. OLF.	Sujetos.
MULTA	12.	ARBOL	19.
REGLA	10.	PLUMA	22.
PASTA	5.	CERDO	18.
BROMA	10.	LIMON	19.
LETRA	12.	VOCAL	12.
COLOR	6.	TROZO	8.
CALDO	9.	BANCO	12.
RELOJ	10.	RATON	9.
CIRCO	10.	DISCO	13.
BARCO	18.	PRESO	17.

GRUPO EOA(a).

CON EST. OLF.	Sujetos.	SIN EST. OLF.	Sujetos.
MULTA	18.	ARBOL	22.
REGLA	16.	PLUMA	22.
PASTA	14.	CERDO	19.
BROMA	10.	LIMON	21.
LETRA	12.	VOCAL	16.
COLOR	12.	TROZO	10.
CALDO	8.	BANCO	14.
RELOJ	12.	RATON	8.
CIRCO	16.	DISCO	9.
BARCO	14.	PRESO	12.

APENDICE 4.

ESTADISTICA.

4.1. DIFERENCIA DE MEDIAS ENTRE SUJETOS VARONES Y HEMBRAS

Para comprobar si la diferencia que existe entre las medias de dos muestras es significativa utilizamos la "t" de Student.

$$t = \frac{|\bar{x} - \bar{y}|}{\sqrt{\frac{\text{var}_1(n_1 - 1) + \text{var}_2(n_2 - 1)}{n_1 + n_2 - 2}} \sqrt{\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}}}$$

A continuación veremos en cada grupo experimental los datos representativos desglosados según correspondan a varones o a hembras para luego proceder al cálculo de la "t" correspondiente y comprobar si la diferencia de sus medias respectivas es significativa o no. Comenzaremos por la prueba de Recuerdo y luego seguiremos con la de Reconocimiento.

En la siguiente tabla vemos las puntuaciones correspondientes al experimento de recuerdo.

PRUEBA DE RECUERDO.						
	HOMBRES.			MUJERES.		
	Media	Desv.Tip.	n	Media	Desv.Tip.	n
CONTROL	14	0	1	13.0952	2.3279	21
EOP(a)	11	0	1	11.4762	3.3752	21
EOA(a)	12	2.9439	3	13	2.4495	19
EOP(r)	11	0	2	12.85	2.4754	20
EOA(r)	11.5	0.5	2	11.7	3.1796	20

Tabla 5. Puntuaciones correspondientes a los resultados obtenidos por hombres y mujeres en la prueba de Recuerdo.

Hacemos los cálculos de los valores necesarios tal y como se puede ver en la tabla siguiente.

PRUEBA DE RECUERDO.					
	CONTROL	EOP(a)	EOA(a)	EOP(r)	EOA(r)
$X_1 - X_2$	0.9048	0.4762	1	1.85	0.2
VAR_1	0	0	8.6665	0	0.25
VAR_2	5.4191	11.3919	6.0001	6.1276	10.1099
$n_1 - 1$	0	0	2	1	1
$n_2 - 1$	20	20	18	19	19
$n_1 + n_2$	20	20	20	20	20
$1 / n_1$	1	1	0.3333	0.5	0.5
$1 / n_2$	0.0476	0.0476	0.0526	0.05	0.05

Tabla 6. Valores necesarios para el cálculo de las puntuaciones "t" correspondientes.

Sustituyendo esos valores en las formulas obtenemos las puntuaciones "t" correspondientes a los cinco emparejamientos.

CONTROL:	0.3797
EOP(a):	0.1378
EOA(a):	0.6430
EOP(r):	1.0339
EOA(r):	0.0869

Repetimos ahora el proceso para la prueba de Reconocimiento desglosando primero los datos correspondientes a hombres y mujeres para posteriormente realizar los cálculos oportunos, tal y como puede verse en las tablas siguientes.

PRUEBA DE RECONOCIMIENTO.						
	HOMBRES.			MUJERES.		
	Media	Desv.Tip.	n	Media	Desv.Tip.	n
CONTROL	16	0	1	18.2381	2.0909	21
EOP(a)	17	0	1	18.3333	1.3569	21
EOA(a)	18.3333	0.9428	3	18.3684	1.4220	19
EOP(r)	19.5	0.5	2	18.6	1.8815	20
EOA(r)	19	0	2	18.3	1.0536	20

Tabla 7. Puntuaciones correspondientes a los resultados obtenidos por hombres y mujeres en la prueba de Reconocimiento.

PRUEBA DE RECONOCIMIENTO.					
	CONTROL	EOP(a)	EOA(a)	EOP(r)	EOA(r)
$X_1 - X_2$	2.2381	1.3333	0.0351	0.9	0.7
VAR_1	0	0	0.8889	0.25	0
VAR_2	4.3719	1.8412	2.0221	3.54	1.1101
$n_1 - 1$	0	0	2	1	1
$n_2 - 1$	20	20	18	19	19
$n_1 + n_2$	20	20	20	20	20
$1 / n_1$	1	1	0.3333	0.5	0.5
$1 / n_2$	0.0476	0.0476	0.0526	0.05	0.05

Tabla 8. Valores necesarios para el cálculo de las puntuaciones "t" correspondientes.

Sustituyendo esos valores en las formulas obtenemos las puntuaciones "t" correspondientes a los cinco emparejamientos.

CONTROL:	1.0458
EOP(a):	0.9600
EOA(a):	0.0409
EOP(r):	0.6605
EOA(r):	0.9191

Ya tenemos pues todos los valores calculados de las puntuaciones "t" de los emparejamientos correspondientes. Ahora es necesario conocer el valor crítico de "t" para 20 grados de libertad y un nivel de

significación de 0'005, por lo que miramos las tablas correspondientes y vemos que dicho valor crítico es:

$$t_{20, 0'005} = 2'8453$$

Comparamos este valor con todos y cada uno de los anteriormente obtenidos y tenemos:

RECUERDO.

<i>CONTROL</i>	0'3797 < 2.8453
<i>EOP(a)</i>	0'1378 < 2.8453
<i>EOA(a)</i>	0'643 < 2.8453
<i>EOP(r)</i>	1'0339 < 2.8453
<i>EOA(r)</i>	0'0869 < 2.8453

RECONOCIMIENTO.

<i>CONTROL</i>	1'0458 < 2.8453
<i>EOP(a)</i>	0'96 < 2.8453
<i>EOA(a)</i>	0'0409 < 2.8453
<i>EOP(i)</i>	0'6605 < 2.8453
<i>EOA(i)</i>	0'9191 < 2.8453

Lo cual nos permite afirmar que las diferencias entre las medias de las puntuaciones obtenidas por los varones y las hembras no presentan diferencias significativas y, por tanto, podemos suponer que su nivel de ejecución en las diferentes pruebas es similar.

4.2. ANALISIS DE VARIANZA (ANOVA) DE DOS FACTORES CON MEDIDAS REPETIDAS EN UNO DE ELLOS.

En las páginas siguientes se pueden observar la organización de los datos y el desarrollo de las fuentes de variabilidad para realizar el ANOVA. En la primera de las tablas (nº 9), los datos están organizados en columnas (**R1**= Recuerdo, **R2**= Reconocimiento) según el grupo al que han sido asignados aleatoriamente (CONTROL, EOP(a), ...).

Posteriormente, las fuentes de variabilidad (tabla 10), en filas, con sus valores correspondientes en columnas.

Los valores "F" así obtenidos se deben comparar con el valor crítico de la "F" con 4 y 105 grados de libertad con un nivel de significación de 0,995 y para una "F" con 1 y 105 grados de libertad y el mismo nivel de significación. Estos valores, según las tablas, son:

$$F_{0,995, 4, 105} = 3,92$$
$$F_{0,995, 1, 105} = 8,18$$

	CNTRL.		EOP(a)		EOA(a)		EOP(r/i)		EOA(r/i)	
	R1	R2	R1	R2	R1	R2	R1	R2	R1	R2
1	11	14	10	16	14	18	15	20	17	18
2	17	20	16	20	12	18	13	20	11	17
3	11	16	4	19	13	19	9	16	6	19
4	13	20	19	18	16	17	16	14	18	20
5	9	19	15	15	14	20	11	20	9	17
6	14	18	12	20	10	20	9	14	13	19
7	13	18	16	18	15	19	14	20	10	17
8	14	18	11	18	18	20	13	18	12	20
9	13	18	11	17	16	19	14	20	14	18
10	14	16	9	19	15	20	10	20	15	20
11	13	19	11	20	14	16	13	18	9	19
12	14	16	10	18	11	19	9	18	7	17
13	14	19	12	20	8	16	10	20	9	17
14	14	12	11	17	10	16	16	20	11	17
15	16	20	14	17	8	17	15	18	11	20
16	10	18	6	19	15	20	16	20	14	19
17	19	20	8	20	10	18	12	19	10	19
18	14	19	9	17	13	19	10	19	13	18
19	11	20	11	18	12	17	16	18	9	20
20	10	20	14	19	14	20	11	20	15	18
21	12	20	12	18	12	18	13	19	10	19
22	13	19	11	19	13	18	14	20	14	18
T	289	399	252	402	283	404	279	411	257	406

Tabla 9. Puntuaciones directas obtenidas por los sujetos de los cinco grupos experimentales en las tareas de Recuerdo y Reconocimiento.

	S.C.	G.L.	M.C.	F
INTER.	676.937	109		
A.	25.300	4	6.325	1.0192
Sujetos.	651.637	105	6.206	
INTRA.	2474.500	110		
B.	1992.018	1	1992.0180	459.8804
AxB.	27.665	4	6.9160	1.5966
BxSujetos	454.818	105	4.3316	
TOTAL.	3151.437	219		

Tabla 10. Fuentes de variabilidad para el cálculo del ANOVA conjunto.

Vemos que únicamente la "F" obtenida para el factor B (tipo de memoria requerida) está sobradamente por encima del valor crítico hallado en las tablas.

4.3. ANALISIS DE VARIANZA DE UN FACTOR CON EFECTOS FIJOS Y COMPLETAMENTE ALEATORIZADO EN LA PRUEBA DE RECUERDO.

Desarrollamos las fuentes de variabilidad y sus valores en la tabla siguiente.

PRUEBA DE RECUERDO.				
	S.C.	G.L.	M.C.	F
INTER.	49.2668	4	12.3167	1.5616
INTRA.	828.1762	105	7.8874	
TOTAL.	877.4430	109		

Tabla 11. Fuentes de variabilidad para el cálculo del ANOVA para la prueba de Recuerdo.

El valor "F" así obtenido lo comparamos con el valor crítico de "F" para 4 y 105 grados de libertad y un nivel de significación de 0,995 que, consultando las tablas, tenemos:

$$F_{0/995, 4, 105} = 3/92$$

$$1/5616 < 3/92$$

Observamos que está en la zona de aceptación de la hipótesis nula según la cual las diferencias de las medias de los grupos no son significativas.

4.4. ANALISIS DE VARIANZA DE UN FACTOR CON EFECTOS FIJOS Y COMPLETAMENTE ALEATORIZADO EN LA PRUEBA DE RECONOCIMIENTO.

Repetimos el proceso realizado para la prueba de Recuerdo.

PRUEBA DE RECONOCIMIENTO.				
	S.C.	G.L.	M.C.	F
INTER.	3.6872	4	0.9218	0.3478
INTRA.	278.2668	105	2.6501	
TOTAL.	281.9540	109		

Tabla 12. Fuentes de variabilidad para el cálculo del ANOVA para la prueba de Reconocimiento.

Comparamos nuevamente con el valor crítico de "F" obtenido en las tablas y comprobamos que nuevamente debemos aceptar la hipótesis nula de igualdad de medias.

$$F_{0.995, 4, 105} = 3.92$$

$$0.3478 < 3.92$$

4.5. DIFERENCIA DE PROPORCIONES.

Utilizamos la Fórmula:

$$Z = \frac{P_1 - P_2}{\sqrt{\left(\frac{n_1 P_1 + n_2 P_2}{n_1 + n_2}\right) \left(1 - \frac{n_1 P_1 + n_2 P_2}{n_1 + n_2}\right) \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2}\right)}}$$

Donde P_1 y P_2 son la proporción de sujetos que recordaron cada una de las diez palabras que fueron presentadas con y sin estimulación olfativa respectivamente. Cada palabra de ambos grupos podía ser recordada por 22 sujetos. En la tabla siguiente tenemos los diferentes valores y las puntuaciones "Z" resultantes de comparar las proporciones de sujetos que recordaron, en cada grupo, las palabras presentadas con o sin estimulación olfativa.

	CONTROL		EOP(a).		EOA(a).	
	CEO.	SEO.	CEO.	SEO.	CEO.	SEO.
P.	0,5773	0,7545	0,4636	0,6773	0,6	0,6955
N.	10	10	10	10	10	10
Z.	0,84039		0,96508		0,44682	

Tabla 13. Diferencia de proporciones entre palabras con estimulación olfativa y palabras sin ella en la prueba de Recuerdo.

Posteriormente se compararon la proporción de sujetos que recordaron las palabras con estimulación olfativa entre los tres grupos y sin estimulación olfativa. Los resultados pueden observarse en la tabla siguiente.

		CON ESTIMULACION OLFATIVA		
		CNTRL	EOP(a)	EOA(a)
SIN ESTIMUL. OLFTV.	CNTRL		0,50864	0,10329
	EOP(a)	0,38315		0,61109
	EOA(a)	0,29591	0,08764	

Tabla 14. Puntuaciones "Z" de las diversas diferencias entre proporciones en la prueba de Recuerdo.

Como tenemos:

$$Z_{0,005} = -2,58$$

$$Z_{0,995} = 2,58$$

Y todos los valores antes obtenidos se hallan entre los valores críticos de Z, tenemos que aceptar H_0 , es decir, la hipótesis de igualdad entre las proporciones.

BIBLIOGRAFIA.

ADEY, W.R. (1.966): "Neurophysiological correlates of information transaction and storage in brain tissue" en E. Stellar y J.M. Sprague (Eds.) *Progress in physiological psychology (vol. 1)*. New York. Academic Press.

AGGLETON, J.P.; BLINDT, H.S. y RAWLINS, J.N.P. (1.989): "Effects of amygdaloid and amygdaloid-hippocampal lesions on object recognition and spatial working memory in rats" en *Behavioral Neuroscience*. 103: 962-974.

AMOORE, J.E. (1.970): *Molecular Basis of Odor*. Springfield. Charles C. Thomas.

AMOORE, J.E. (1.971): "Olfactory genetics and anosmia" en L.M. Beidler (Ed.) *Handbook of Sensory Physiology. Vol. IV. Chemical Senses 1: Olfaction*. New York. Springer-Verlag.

ANDERSON, J.R. y BOWER, G.H. (1.972): "Recognition and retrieval processes in free recall" en *Psychological Review*. 79: 97-123.

ANIKSZTEJN, L. y BEN-ARI, Y. (1.991): "Novel form of long-term potentiation produced by a K⁺ channel blocker in the hippocampus" en *Nature*. 349: 67-69.

ARNAU, J. (1.986): *Diseños experimentales en psicología y educación*. México. Trillas.

- BADDELEY, A. (1.982): *Your Memory*. Sidgewick y Jackson. Versión en castellano de F. Rodríguez de Lecea y S. Viso Pavón (1.984): *Su memoria: Como conocerla y dominarla*. Madrid. Debate.
- BAHRICK, H.P. (1.970): "Two phase model for prompted recall" en *Psychological Review*. 77: 215-222.
- BECKER, J.T. y OLTON, D.S. (1.981): "Cognitive mapping and hippocampal system function" en *Neuropsychologia*. 19: 733-744.
- BEST, Ph.J. y THOMPSON, L.T. (1.989): "Persistence, reticence, and opportunism of place-field activity in hippocampal neurons" en *Psychobiology*. 17: 236-246.
- BIRRI, R.; PERRET, E. y WIESER, H.G. (1.982): "Memory deficits after different temporal lobe resections in epileptics" en *Nervenarzt*. 53: 144-149.
- BLISS, T.V. (1.990): "Maintenance is presynaptic" en *Nature*. 346: 698-699.
- BLISS, T.V. y DOLPHIN, A.C. (1.982): "What is the mechanism of long-term potentiation in the hippocampus?" en *Trends in Neurosciences*. 5: 289-290.
- BLISS, T.V. y LOMO, T. (1.973): "Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate área of the ananesthetised rabbit following stimulation of the perforant path" en *Journal of Physiology*. 232: 331-356.

- BOAST, C.A.; ZORNETZER, S.F. y HAMRICK, M.R. (1.975): "Electrolytic lesions of various hippocampal subfields in the mouse: Differential effects on short- and long-term memory" en *Behavioral Biology*. 14: 85-94.
- BROADBENT, D.E. (1.958): *Perception and Communication*. Londres. Pergamon. Versión en castellano de A.J. Garriga y C.M. Díaz-Utano (1.983): *Percepción y Comunicación*. Madrid. Debate.
- BROWN, M.V.; WILSON, F.A. y RICHES, I.P. (1.987): "Neuronal evidence that inferomedial temporal cortex is more important than hippocampus in certain processes underlying recognition memory" en *Brain Research*. 409: 158-162.
- BROWN, T.H.; CHAPMAN, P.F.; KAIRISS, E.W. y KEENAN, C.L. (1.988): "Long-term synaptic potentiation" en *Science*. 242: 724-728.
- BROWN, T.H. y McAFEE, D.A. (1.982): "Long-Term synaptic potentiation in the superior cervical ganglion" en *Science*. 215: 1411-1413.
- BUTTERS, N.; WOLFE, J.; GRANHOLM, E. y MARTONE, M. (1.986): "An assessment of verbal recall, recognition and fluency abilities in patients with Huntington's Disease" en *Cortex*. 22: 11-32.
- BUZSAKI, G. (1.984): "Long-term changes of hippocampal sharp-waves following high frequency afferent activation" en *Brain Research*. 300: 179-182.
- CALVO, F. (1.987): *Estadística aplicada*. Madrid. Deusto.

- CARREIRAS-VALINA, M. y VALLE-INCLAN, F. (1.982): "Influencia de las variables afectivas en el recuerdo libre y reconocimiento" en *Revista de Psicología General y Aplicada*. 37: 557-568.
- CATTARELLI, M. (1.989): "Selective olfactory pathway lesions differentially affect runway behavior of the rat" en *Physiology and Behavior*. 46: 393-396.
- CEPLY, E. y TYSON, P.D. (1.988): "Memory deficits in psychiatric outpatients and affective ratings of positive and neutral lists of words" en *Perceptual and Motor Skills*. 66: 255-263.
- CHOZICK, B.S. (1.983): "The behavioral effects of lesions of the hippocampus: A review" en *International Journal of Neuroscience*. 22: 63-80.
- CRAIK, F.I.M. (1.970): "The fate of primary memory items in free recall" en *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. 9: 143-148.
- CRAIK, F.I.M. y McDOWD, J.M. (1.987): "Age differences in recall and recognition" en *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*. 13: 474-479.
- DAVIES, C.H.; STARKEY, S.J.; POZZA, M.F. y COLLINGRIDGE, G.L. (1.991): "GABA_B autoreceptors regulate the induction of LTP" en *Nature*. 349: 609-611.

- DAVIES, J.T. (1.971): "Olfactory theories" en L.M. Beidler (ed.) *Handbook of sensory physiology. Vol.IV. Chemical Senses: Olfaction*. New York. Springer-Verlag.
- DAVIS, H.P. y SQUIRE, L.R. (1.984): " Protein synthesis and memory: A review" en *Psychological Bulletin*. 96: 518-559.
- DELMAS, A. (1.962): *Voies et centres nerveux*. París. Masson et cie. Versión en castellano de L.Gómez Oliveros (1.975): *Vías y centros nerviosos*. Sexta edición. Barcelona. Ed. Toray-masson.
- DOTY, R.L.; DEEMS, D.A. y STELLAR, S. (1.988): "Olfactory dysfunction in Parkinsonism: A general deficit unrelated to neurologic signs, disease stage or disease duration" en *Neurology*. 38: 1237-1244.
- DOTY, R.L.; REYES, P.F. y GREGOR, T. (1.987): "Presence of both odor identification and detection deficits in Alzheimer's disease" en *Brain Research Bulletin*. 18: 597-600.
- DOUGLAS, R. (1.972): "Pavlovian conditioning and the brain" en R.A. Boakes y M.S. Halliday (Editores), *Inhibition and learning*. Londres. Academic Press.
- DOUGLAS, R. y PRIBRAM, K.H. (1.966): "Learning and limbic lesions" en *Neuropsychologia*. 10: 327-341.

- EBBINGHAUS, H. (1.885): *Über das Gedächtnis*. Leipzig. Duncker y Humblot. Versión inglesa de H.A. Ruger y C.E. Bussenius (1.964): *Memory*. Nueva York. Dover Publications, Inc.
- EDDS, M.V. (1.953): "Collateral nerve regeneration" en *Quarterly Review of Biology*. 28: 260-276.
- EICHENBAUM, H.; MATHEWS, P. y COHEN, N.J. (1.989): "Further studies of hippocampal representation during odor discrimination learning" en *Behavioral Neuroscience*. 103: 1207-1216.
- ELLEN, P. (1.980): "Cognitive maps and the hippocampus" en *Physiological Psychology*. 8: 168-174.
- ENGEN, T. (1.982) : *The Perception of Odors*. New York. Academic Press.
- ENGEN, T. (1.987): "Remembering odors and their names" en *American Scientist*. 75: 497-503.
- ERICKSON, R.P. (1.968): "Stimulus coding in topographic and non-topographic afferent modalities: on the significance of the activity of individual sensory neurons" en *Psychological Review*. 75: 447-465.
- ESKENAZI, B.; CAIN, W.; NOVELLY, R.A. y FRIEND, K.B. (1.983): "Olfactory functioning in temporal lobectomy patients" en *Neuropsychologia*. 21: 365-374.

- ESKENAZI, B.; CAIN, W.; NOVELLY, R.A. y MATTSON, R. (1.986): "Odor perception in temporal lobe epilepsy patients with and without temporal lobectomy" en *Neuropsychologia*. 24: 553-562.
- FRIDE, E.; BEN-OR, S. y ALWEIS, C. (1.989): "Mitochondrial protein synthesis may be involved in long-term memory formation" en *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*. 32: 873-878.
- GAFFAN, D. (1.972): "Loss of recognition memory in rats with lesions of the fornix" en *Neuropsychologia*. 10: 327-341.
- GIACHETTI, I. y MACLEOD, P. (1.977): "Olfactory input to the thalamus: Evidence for ventroposteromedial projection" en *Brain Research*. 125: 166-169.
- GIBBS, M.E. y NG, K. (1.977): "Psychobiology of memory formation" en *Biobehavioral Review*. 1: 113-135.
- GILLUND, G. y SHIFFRIN, R.M. (1.984): "A retrieval model for both recognition and recall" en *Psychological Review*. 91: 1-67.
- GOELET, Ph.; CASTELLUCCI, V.F.; SCHACHER, S. y KANDEL, E.R. (1.986): "The long and the short of long-term memory-a molecular framework" en *Nature*. 322: 419-422.
- GONSER, A.; PERRET, E. y WIESER, H.G. (1.986): "Is the Hippocampus necessary for learning and memory processes?" en *Nervenarzt*. 57: 269-275.

- GRAF, P. y SCHACTER, D.L. (1.985): "Implicit and explicit memory for new associations in normal and amnesic subjects" en *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*. 10: 164-178.
- GRASTYAN, E.; LISSAK, K.; MADARASZ, I. y DONHOFFER, H. (1.959): "Hippocampal electrical activity during the development of conditioned reflexes" en *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*. 11: 409-430.
- GUPTA, B.S. y KUMAR, J. (1.990): "Effects of extraversion and elaboration of encoding on immediate free recall and recognition performance" en *Psychological Studies*. 35: 46-51.
- GUTA, U. (1.989): "The effects of cue-target uniqueness on immediate and delayed retention measured by free recall and recognition" en *Psychological Studies*. 34: 93-96.
- HABERLY, L.B. (1.985): "Neuronal circuitry in olfactory cortex: Anatomy and functional implications" en *Chemical Senses*. 10: 219-238.
- HEBB, D.O. (1.949): *Organization of behavior*. Nueva York. Wiley. Versión en castellano (1.985): *Organización de la conducta*. Madrid. Debate.
- HIRS, R. (1.974): "The hippocampus and contextual retrieval of information from memory: A theory" en *Behavioral Biology*. 12: 421-444.
- HOREL, J.A. (1.978): "The neuroanatomy of amnesia" en *Brain*. 101: 403-445.

- HUMPERT, W. y SCHWARZE, H. (1.980): "On the influence of the orientation context on free reproduction and recognition" en *Psychologische Beitrage*. 22: 61-69.
- ISAACS-GLABERMAN, K.; MEDALIA, A. y SCHEINBERG, I. (1.989): "Verbal recall and recognition abilities in patients with Wilson's Disease" en *Cortex*. 25: 353-361.
- JARRARD, L.E. (1.973): "The hippocampus and motivation" en *Psychological Bulletin*. 79: 1-12.
- JONES-GOTMAN, M. y ZATORRE, R.J. (1.988): "Olfactory identification deficits in patients with focal cerebral excision" en *Neuropsychologia*. 26: 387-400.
- JOSEPH, C.A.; JOSEPH, C.R. y BEASLEY, C. (1.982): "Effects on free recall and recognition of transforming visually presented words and pictures into trace or imagery form" en *Journal of General Psychology*. 106: 21-26.
- JOSEPH, C.A.; McKAY, T.D. y JOSEPH, C.R. (1.982): "Sex effects on free recall and recognition of transforming orally presented nouns into imagery form" en *Journal of General Psychology*. 106: 213-217.
- KAHLE, W.; LEONHARDT, H. y PLATZER, W. (1.985): *Taschenatlas Der Anatomie. Band 3: Nervensystem und Sinnesorgane*. Stuttgart. Ed. Georg Thieme Verlag. Versión en castellano de R. Falgueras Esteban (1.985): *Atlas de Anatomía. Tomo 3: Sistema nervioso y órganos de los sentidos*. (por Werner Kahle). Barcelona. Omega.

- KINTSCH, W. (1.970): "Models for free recall and recognition" en D.A. Norman (Ed.). *Models of human memory*. Nueva York, Academic Press.
- KOLB, B. y WHISHAW, I.Q. (1.986): *Fundamentos de Neuropsicología Humana*. New York. W.H. Freeman and Company. Versión en castellano de S. Dauder Tordilla y J. Planas Vilarnau. Barcelona. Labor.
- KORNHUBER, H.H. (1.973): "Neural control of input into long term memory: Limbic system and amnesic syndrome in man" en H.P. Zippel (Ed.) *Memory and transfer of information*. New York. Plenum Press.
- KRAMER, J.H.; DELIS, D.C.; BLUSEWICZ, M.J.; BRANDT, J. (1.988): "Verbal memory errors in Alzheimer's and Huntington's dementias" en *Developmental Neuropsychology*. 4: 1-15.
- KRETTEK, J.E. y PRICE, J.L. (1.974): "Projections from the amygdala to the perirhinal and entorhinal cortices and the subiculum" en *Brain Research*. 71: 169-174.
- KUMAR, J. (1.988): "Effects of elaboration of encoding on immediate free recall and recognition performance" en *Psychological Studies*. 33: 120-122.
- LANCET, D. (1.986): "Vertebrate olfactory perception" en *Annual Review of Neuroscience*. 9: 329-355.
- LASHLEY, K.D. (1.950): "In the search of the engram" en *Symposium of the Society for Experimental Biology*. 4: 454-482. Versión en castellano de A.E.

Gold Morgan, en J. Grinberg-Zylberbaum (ed.) *Bases psicofisiológicas de la memoria y el aprendizaje*. Vol. 2. México. Trillas.

LEE, G.P.; LORING, D.W.; FLANIGIN, H.F.; SMITH, J.R. y MEADOR, K.J. (1.988): "Electrical stimulation of the human hippocampus produces verbal intrusions during memory testing" en *Neuropsychologia*. 26: 623-627.

LEIS, T.; PALLAGE, V.; TONIOLO, G. y WILL, B. (1.984): "Working memory theory of hippocampal function needs cualification" en *Behavioral and Neural Biology*. 42: 140-157.

LEVETEAU, J. y MACLEOD, P. (1.966) : "Olfactory discrimination in the rabbit olfactory glomerulus" en *Science*. 153: 175-176.

LIU, S. y KUANG, P. (1.982): "Effects of hippocampus damage on learning and memory in rats" en *Acta psychologica Sinica*. 14: 104-110.

LOBAUGH, N.J.; GREENE, P.L.; GRANT, M.; NICK, T. y AMSEL, A. (1.989): "Patterned (single) alternation in infant rats after combined or separate lesions of hippocampus and amygdala" en *Behavioral Neuroscience*. 103: 1159-1167.

LURIA, A.R. (1.976): *Neiropsijologia Pamiati*. Moscu. Nauka. Versión en castellano de M. Share (1.980): *Neuropsicología de la memoria*. Madrid. H. Blume ediciones.

- MAIR, R.; CAPRA, C.; McENTEE, W.J. y ENGEN, T. (1.980): "Odor discrimination and memory in Korsakoff's psychosis" en *Journal of Experimental Psychology Human Perception and Performance*. 6: 445-458.
- MANDLER, G. (1.980): "Recognizing: The judgement of previous occurrence" en *Psychological Review*. 87: 252-271.
- McGEOCH, J.A. (1.932): "Forgetting and the law of disuse" en *Psychological Review*. 39: 352-370.
- MEIBACH, R.C. y SIEGEL, A. (1.975): "The origin of fornix fibers which project to the mammillary bodies in the rat: a horseradish peroxidase study" en *Brain Research*. 88: 508-512.
- MEIBACH, R.C. y SIEGEL, A. (1.977): "Efferent connections of the septal area in the rat: an analysis utilizing retrograde and anterograde transport methods" en *Brain Research*. 119: 1-20.
- MILLER, J.S. (1.986): "Disruption of neophobia, conditioned odor aversion, and conditioned taste aversion in rats with hippocampal lesions" en *Behavioral and Neural Biology*. 45: 240-253.
- MILLER, L.L. y CORNETT, T.L. (1.978): "Marijuana: Dose effects on pulse rate, subjective estimates of intoxication, free recall and recognition memory" en *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*. 9: 573-577.
- MILLER, L.L.; McFARLAND, D.; CORNETT, T.L. y BRIGHTWELL, D. (1.977): "Marijuana and memory impairment: Effects on free recall and

- recognition memory" en *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*. 7: 99-103.
- MISHKIN, M. y APPENZELLER, T. (1.987): "The anatomy of memory" en *Scientific American*. 256: 62-71.
- MOORE, W.H. (1.986): "Hemispheric alpha asymmetries and behavioral responses of aphasic and normal subjects for the recall and recognition of active, passive and negative sentences" en *Brain and Language*. 29: 286-300.
- MOSS, M.B.; ALBERT, M.S.; BUTTERS, N. y PAYNE, M. (1.986): "Differential patterns of memory loss among patients with Alzheimer's disease, Huntington's disease and alcoholic Korsakoff's syndrome" en *Archives of Neurology*. 43: 239-246.
- MOULTON, D.G. y BEIDLER, L.M. (1.967): "Structure and function in the peripheral olfactory system" en *Physiological Review*. 47: 1-52.
- MOZELL, M.M. (1.966): "The spatiotemporal analysis of odorants at the level of the olfactory receptor sheet" en *Journal of General Physiology*. 50: 25-41.
- MUSTAPARTA, H. (1.971): "Spatial distribution of receptor responses to stimulation with different odours" en *Acta Physiologica Scandinavica*. 82: 154-166.

- MYHRER, T. y NAEVDAL, G.A. (1.989): "The temporal-hippocampal region and retention: The role of temporo-entorhinal connections in rats" en *Scandinavian Journal of Psychology*. 30: 72-80.
- NADEL, L. y MACDONALD, LI. (1.980): "Hippocampus: Cognitive map or working memory?" en *Behavioral and Neural Biology*. 29: 405-409.
- NEISSER, U. (1.967): *Cognitive Psychology*. New York. Appleton-Century-Crofts. Versión en castellano de S. Mercado (1.976): *Psicología Cognoscitiva*. México. Trillas.
- NEMITZ, J.W. y GOLDBERG, S.J. (1.983): "Neuronal responses of rat pyriform cortex to odor stimulation: an extracellular and intracellular study" en *Journal of Neurophysiology*. 49: 188-203.
- NIEUWENHUYIS, R.; VOOGD, J. y VAN HUIJZEN, CHR. (1.981): *The human central nervous system, a synopsis and atlas*. 2ª ed. Berlin. Springer-Verlag. Versión en castellano de C. Barastegui Almagro (1.982): *Sinopsis y Atlas del Sistema Nervioso Humano*. Madrid. Ed. AC.
- NOBACK, Ch.R. y DEMAREST, R.J. (1.975): *The human nervous system-basic principles of neurobiology*. McGraw-Hill. Versión en castellano de F.C. Vega Lezama (1.980): *Sistema Nervioso Humano. Fundamentos de Neurobiología*. México. Ed. McGraw-Hill.
- O'DELL, T.J.; KANDEL, E.R. y GRANT, S.G. (1.991): "Long-term potentiation in the hippocampus is blocked by tyrosine Kinase inhibitors" en *Nature*. 353: 558-560.

- O'KEEFE, J. y CONWAY, D. H. (1.980): "On the trail of the hippocampal engram" en *Physiological Psychology*. 8: 229-238.
- O'KEEFE, J. y NADEL, L. (1.978): *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford. Claredon University Press.
- OLTON, D.S.; BECKER, J.T. y HANDELMAN, G.E. (1.979): "Hippocampus, space and memory" en *Behavioral and Brain Sciences*. 2: 313-366.
- OLTON, D.S.; BECKER, J.T. y HANDELMAN, G.E. (1.980): "Hippocampal function: Working memory or cognitive mapping?" en *Physiological Psychology*. 8: 239-246.
- OLTON, D.S.; WALKER, J.A. y WOLF, W.A. (1.982): "A disconnection analysis of the hippocampal function" en *Brain Research*. 233: 241-253.
- OLTON, D.S.; WIBLE, C.G.; PANG, K. y SAKURAI, Y. (1.989): "Hippocampal cells have a mnemonic correlates as well as spatial ones" en *Psychobiology*. 17: 228-229.
- OLTON, D.S.; WIBLE, C.G. y SHAPIRO, M.L. (1.986): "Mnemonic theories of hippocampal function" en *Behavioral Neuroscience*. 100: 852-855.
- ORENSANZ, L.M.; GUILLAMON, A.; AMBROSIO, E.; SEGOVIA, S. y AZUARA, M.C. (1.982): " Sex differences in alpha-adrenergic receptors in the rat brain" en *Neuroscience Letters*. 30: 275-278.

- PENFIELD, W. y MATHIESON, G. (1.974): "Memory: Autopsy findings and comments on the role of Hippocampus in experimental recall" en *Archives of Neurology*. 31: 145-154.
- RAISMAN, G. (1.969): " Neural plasticity in the septal nuclei of the adult rat" en *Brain Research*. 14: 25-48.
- RAISMAN, G. y FIELD, P.M. (1.973): "A quantitative investigation of the developement of collateral reinnervation after partial deafferentiation of septal nuclei" en *Brain Research*. 50: 241-264.
- RASMUSSEN, M.; BARNES, C.A. y McNAUGHTON, B.L. (1.989): "A systematic test of cognitive mapping, working memory and temporal discontiguity theories of hippocampal function" en *Psychobiology*. 17: 335-348.
- RAUSCH, R. y SERAFETINIDES, E.A. (1.975): "Specific alterations of olfactory functions in humans with temporal lobe lesions" en *Nature*. 225: 557-558.
- RAUSCH, R.; SERAFETINIDES, E.A. y CRANDALL, P.H. (1.977): "Olfactory memory in patients with anterior temporal lobectomy" en *Cortex*. 13: 445-452.
- RAWLINS, J.N. y TSALTAS, E. (1.983): "The hippocampus, time and working memory" en *Behavioural Brain Research*. 2-3: 233-262.

- REZEK, D.L. (1.987): "Olfactory deficits as a neurologic sign in dementia of the Alzheimer type" en *Archives of Neurologie*. 44: 1030-1032.
- RICHARDSON, J.T.E. y ZUCCO, G.M. (1.989): "Cognition and olfaction: A review" en *Psychological Bulletin*. 105: 352-360.
- ROSADINI, G.; CUPELLO, A.; FERRILLO, F. y SANNITA, W.G. (1.981): "Quantitative EEG and neurochemical aspects of memory and learning" en *Acta Neurológica Scandinavica*. 64: 109-120.
- ROSENE, D.L. y VAN HOESEN, G.W. (1.977): "Hippocampal efferents reach widespread areas of cerebral cortex and amygdala in the rhesus monkey" en *Science*. 198: 315-317.
- RUDY, J.W. y SUTHERLAND, R.J. (1.989): "The hippocampal formation is necessary for rats to learn and remember configural discriminations" en *Behavioural Brain Research*. 34: 97-109.
- RUIZ-VARGAS, J.M. (1.991): *Psicología de la memoria*. Madrid. Ed. Alianza Psicología.
- SAUNDERS, R.C.; MURRAY, E.A. y MISHKIN, M. (1.984): "Further evidence that amygdala and hippocampus contribute equally to recognition memory" en *Neuropsychologia*. 22: 785-796.
- SCHMAJUK, N.A. (1.984): "Psychological theories of hippocampal function" en *Physiological Psychology*. 12: 166-183.

- SCHMAJUK, N.A. (1.990): "Role of the hippocampus in temporal and spatial navigation: An adaptive neural network" en *Behavioural Brain Research*. 39: 205-229.
- SCOVILLE, W.B. y MILNER, B. (1.957): "Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions" en *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*. 20: 11-21.
- SHEPHERD, R.N. (1.976): "Central processing of olfactory signals" en D. Müller-Schwarze y M.M. Mozell (eds.) *Chemical signals in vertebrates*. New York. Plenum Press.
- SLOTNICK, B.M. (1.985): "Olfactory discrimination in rats with anterior amygdala lesions" en *Behavioral Neuroscience*. 99: 956-963.
- SMITH, S.J. (1.987): "Progress on LTP at hippocampal synapses a post-synaptic Ca²⁺ trigger for memory storage?" en *Trends in Neurosciences*. 10: 142-144.
- SMYTHIES, J.R. (1.966): *Brain mechanisms and behavior*. New York. Academic Press.
- SOLOMON, P.R. (1.979): "Temporal versus spatial information processing theories of the hippocampal function" en *Psychological Bulletin*. 86: 1272-1279.
- SQUIRE, L.R. (1.986): "Mechanisms of memory" en *Science*. 232: 1612-1619.

SQUIRE, L.R. (1.987): *Memory and Brain*. New York. Oxford University Press.

SQUIRE, L.R. y COHEN, N.J. (1.984): "Human memory and amnesia" en G. Lynch, J.L. McGaugh y N.M. Weinberger (Eds.). *Neurobiology of Learning and Memory*. New York. Guilford Press.

STAUBLI, U.; FRASER, D.; KESSLER, M. y LYNCH, G. (1.986): "Studies of retrograde and anterograde amnesia of olfactory memory after denervation of the hippocampus by entorhinal cortex" en *Behavioral and Neural Biology*. 46: 432-444.

STAUBLI, U.; SCHOTTLER, F. y NEJAT-BINA, D. (1.987): "Role of dorsomedial thalamic nucleus and piriform cortex in processing olfactory information" en *Behavioural Brain Research*. 25: 117-129.

SUTHERLAND, R.J. y RUDY, J.W. (1.989): "Configural association theory: The role of the hippocampal formation in learning, memory and amnesia" en *Psychobiology*. 17: 129-144.

SWANSON, L.W.; TEYLER, T.J. y THOMPSON, R.F. (1.982): "Hippocampal long-term potentiation: Mechanisms and implications for memory" en *Neurosciences Research Program Bulletin*. 20: 613-769.

TAKAGI, S.F. (1.981) : "Multiple olfactory pathways in mammals: a review" en *Chemical Senses*. 6: 329-333.

- TEYLER, T.J. y DISCENNA, P. (1.985): "The role of hippocampus in memory: A hypothesis" en *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. 9: 377-389.
- TEYLER, T.J. y DISCENNA, P. (1.986): "The hippocampal memory indexing theory" en *Behavioral Neuroscience*. 100: 147-154.
- THOMPSON, R. (1.980): "Some subcortical regions critical for retention of an odor discrimination in albino rats" en *Physiology and Behavior*. 24: 915-921.
- TSUKAHARA, N. (1.981): "Synaptic plasticity in the mammalian central nervous system" en *Annual Review of Neuroscience*. 4: 351-379.
- TUCKER, D.M.; ROELTGEN, D.P.; TULLY, R.; HARTMANN, J. y BOXELL, C. (1.988): "Memory dysfunction following unilateral transection of the fornix: A hippocampal disconnection syndrome" en *Cortex*. 24: 465-472.
- TULVING, E. (1.972): "Episodic and semantic memory" en E. Tulving y W. Donaldson (Eds.) *Organization of memory*. New York. Academic Press.
- TULVING, E. (1.976): "Ecphoric processes in recall and recognition" en J. Brown (Ed.). *Recall and Recognition*. Nueva York, Wiley.
- TULVING, E. y OSLER, S. (1.968): "Effectiveness of retrieval cues in memory for words" en *Journal of Experimental Psychology*. 77: 593-601.

- VINOGRADOVA, O.S. (1.975): "Functional organization of the limbic system in the process of registration of information: Fact and hypothesis" en R.L. Isaacson y K.H. Pribram (Eds.) *The Hippocampus. Vol. II*. New York. Plenum Press.
- VOLPE, B.T.; HOLTZMAN, J.D. y HIRST, W. (1.986): "Further characterization of patients with amnesia after cardiac arrest: Preserved recognition memory" en *Neurology*. 36: 408-411.
- WALKER, J.A. y OLTON, D.S. (1.984): "Fimbria-fornix lesions impair spatial working memory but not cognitive mapping" en *Behavioral Neuroscience*. 98: 226-242.
- WICKELGREN, W.A. (1.979): "Chunking and consolidation: A theoretical synthesis of semantic networks, configuring in conditioning, SR versus cognitive learning, normal forgetting, the amnesic syndrome and the hippocampal arousal system" en *Psychological Review*. 86: 44-60.
- WILLIAMS, H.L. y RUNDELL, O.H. (1.984): "Effect of alcohol on recall and recognition as function of processing levels" en *Journal of Studies on Alcohol*. 45: 10-15.
- WINOCUR, G. (1.980): "The hippocampus and cue utilization" en *Physiological Psychology*. 8: 280-288.
- WINOCUR, G. (1.982): "Radial-arm maze behavior by rats with dorsal hippocampal lesions: effects of cuing" en *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 96: 155-169.

- WOLFGRAM, C. y GOLDSTEIN, M.L. (1.987): "The search for the physical basis of memory" en *Bulletin of the Psychonomic Society*. 25: 65-68.
- WOODS, B.T.; SCHOENE, W. y KNEISLEY, L. (1.982): "Are the hippocampal lesions sufficient to cause lasting amnesia?" en *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*. 45: 243-247.
- WRIGHT R.H. (1.977): "Odor and molecular vibration: Neural coding of olfactory information" en *Journal of Theoretical Biology*. 64: 473-502.
- ZALUTSKY, R.A. y NICOLL, R.A. (1.990): "Comparision of two form of long-term potentiation in single hippocampal neurons" en *Science*. 248: 1619-1624
- ZANG, X.Y.; OU, Y.Q. y XU, S.T. (1.983): "The role of hippocampus in the memory of different senses" en *Acta Psychologica Sinica*. 15: 355-361.
- ZOLA-MORGAN, S. y SQUIRE, L.R. (1.990): "The primate hippocampal formation: Evidence for a time-limited role in memory storage" en *Science*. 250: 288-290.
- ZOLA-MORGAN, S.; SQUIRE, L.R. y AMARAL, D.G. (1.989): "Lesions of the hippocampal formation but not lesions of the fornix or the mammillary nuclei produce long-lasting memory impairment in monkeys" en *The Journal of Neuroscience*. 9: 898-913.

ZOLA-MORGAN, S.; SQUIRE, L.R. y MISHKIN, M. (1.982): "The neuroanatomy of amnesia: Amygdala-hippocampus versus temporal stem" en *Science*. 218: 1337-1339.

ZORNETZER, S.F.; BOAST, C. y HAMRICK, M. (1.974): "Neuroanatomic localization and memory processing in mice: The role of the dentate gyrus of the hippocampus" en *Physiology and Behavior*. 13: 569-575.
