

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/334829155>

Modelo neurofuncional de la conciencia: bases neurofisiológicas y cognitivas

Article in *Revista de Neurologia* · January 2019

DOI: 10.33588/rn.6904.2019072

CITATIONS

6

READS

242

2 authors:



Umberto Leon-Dominguez
Universidad de Monterrey

23 PUBLICATIONS 426 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Jose Leon-Carrion
Universidad de Sevilla

149 PUBLICATIONS 3,973 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Machine Learning Models for Differential Diagnosis [View project](#)

Modelo neurofuncional de la conciencia: bases neurofisiológicas y cognitivas

Umberto León-Domínguez, José León-Carrión

Resumen. El interés por la relación causal existente entre la conciencia y la actividad neuronal subyacente ha aumentado en las últimas décadas. Se han llevado a cabo numerosos estudios experimentales en modelos animales, en pacientes con daño cerebral y con neuroimagen funcional con una excelente precisión sobre las estructuras y redes cerebrales que subyacen a la conciencia. A pesar de la gran multitud de hallazgos, no existe una propuesta teórica que integre este conocimiento bajo un marco teórico coherente basado en las evidencias obtenidas. Las teorías existentes ofrecen una visión desmembrada de la conciencia, ya que plantean explicaciones causales que no incluyen una perspectiva funcional global sobre la interacción del conjunto de redes cerebrales involucradas en la conciencia. Este trabajo ofrece un marco teórico que integra el conocimiento empírico, generado en las últimas décadas, en un modelo neurofuncional de la conciencia. Este modelo representa la conciencia como un epifenómeno resultante de la activación secuencial de diferentes bucles neuronales que están formados por estructuras y redes cerebrales específicas retroalimentadas por sus propias operaciones para poder reconfigurar sus propios estados funcionales y todo el sistema. El sistema reticular activador ascendente, las redes talamocorticales y las redes corticocorticales sostienen procesos cognitivos diferenciados, aunque altamente dependientes y básicos para la experiencia final de conciencia. Todos estos sistemas forman un único espacio fisiológico en donde el individuo puede desplegar diferentes habilidades cognitivas que permiten la emergencia de conductas complejas como el lenguaje, el pensamiento y la cognición social.

Palabras clave. Conciencia. Corteza. Intralaminar. Línea media. Prefrontal. Reticular. Tálamo.

Introducción

La conciencia es un estado fisiológico del sistema nervioso que varía según el dominio temporal y espacial de sus operaciones neuronales, permitiendo finalmente la aparición de conductas complejas y conscientes [1]. Estas conductas complejas pueden ser cubiertas (pensamientos) y no cubiertas (conductas motoras) [2], y se pueden medir tanto a través de la observación directa del comportamiento como por neuroimagen funcional de la actividad cerebral relacionada con la tarea [3,4]. Funcionalmente, la conciencia puede describirse mediante dos cualidades: el nivel de alerta (*arousal*) y la experiencia de conciencia (*awareness*) [5]. El nivel de alerta es el nivel de energía o de activación corporal y psicológica que posee un individuo en un momento específico. La ausencia de alerta (por ejemplo, durante el sueño o bajo anestesia general) indicaría la ausencia de conciencia [6], por lo que una activación fisiológica óptima es un requerimiento básico para poder procesar la información sensorial adecuadamente [7]. Por otro lado, la experiencia de conciencia es la habilidad que tiene cada persona

de percibir tanto sus propios estados internos como los estímulos ambientales y de poder operar sobre ellos [8]. Tanto el nivel de alerta como la experiencia de conciencia quedarían supeditados por el estado funcional del sustrato nervioso subyacente: las redes cerebrales [9].

Red talamocortical: integración y distribución de la información neuronal en la conciencia

Las interacciones recíprocas que ocurren entre estructuras talámicas y corticales forman la red o sistema talamocortical [10]. El tálamo se ha propuesto como la principal estructura del sistema talamocortical, debido a que opera como un regulador de la actividad cerebral, y participa directa o indirectamente en las principales funciones cerebrales [11, 12]. El tálamo está formado por tres grupos nucleares: grupo de primer orden o de relevo, grupo de orden superior o asociativo y grupos no específicos. Los núcleos talámicos de primer orden o de relevo presentan conexiones aferentes a determinadas regiones sensoriales y motoras de la corteza; los nú-

División de Ciencias de la Salud; Departamento de Psicología; Universidad de Monterrey; Monterrey, México (U. León-Domínguez). Departamento de Psicología Experimental; Universidad de Sevilla; Sevilla, España (J. León-Carrión).

Correspondencia:

Dr. Umberto León Domínguez. División de Ciencias de la Salud; Departamento de Psicología; Universidad de Monterrey. Avda. Ignacio Morones Prieto. Monterrey, 66238, México.

E-mail:

umberto.leon@udem.edu

Aceptado tras revisión externa:

23.04.19.

Cómo citar este artículo:

León-Domínguez U, León-Carrión J. Modelo neurofuncional de la conciencia: bases neurofisiológicas y cognitivas. Rev Neurol 2019; 69: 159-66. doi: 10.33588/rn.6904.2019072.

© 2019 Revista de Neurología

cleos asociativos reciben y proyectan conexiones eferentes y aferentes a la corteza; y, finalmente, los núcleos no específicos del tálamo son los que reciben proyecciones del sistema reticular activador ascendente y envían conexiones difusas a lo largo de toda corteza [13]. Los principales núcleos no específicos del tálamo son el núcleo reticular talámico (NRT), los núcleos intralaminares (NIL) y los núcleos de la línea media del tálamo (NMT). Cada uno de estos núcleos presenta extensas conexiones a lo largo de todo el cerebro, formando subredes dentro del sistema talamocortical que regulan funciones cognitivas específicas que son claves para la conciencia [14,15].

Núcleo reticular talámico y procesos atencionales

La literatura científica señala al NRT como el principal núcleo regulador del tálamo y, consecuentemente, de la actividad del sistema talamocortical [16]. Esta estructura recibe proyecciones glutamatergicas de la corteza, el sistema límbico, los ganglios basales, el cerebro anterior, el tronco del encéfalo, el mesencéfalo, el cerebelo e incluso el propio tálamo [14]. A pesar de recibir proyecciones eferentes de prácticamente todo el cerebro, sólo proyecta señales aferentes gabérgicas al tálamo, que regulan de forma directa la actividad talamocortical e indirecta del sistema corticocortical [16]. El NRT se divide en dos regiones: sensorial y motora. La región sensorial modula la atención a través de sus conexiones con la corteza prefrontal [17], mientras que su región motora interviene en los procesos límbicos y motores debido a su alta conectividad con los NMT-NIL, y con los núcleos ventrolaterales y anteriores del tálamo [18].

Diferentes autores sugieren que la función del NRT en los procesos atencionales es actuar como ‘foco atencional’ o ‘puerta atencional’ debido a su capacidad de regular la información sensorial que alcanza la conciencia [19,20]. Al respecto, McAlonan y Brown sugieren que el NRT es una estructura básica en la atención selectiva debido a su capacidad de bloquear procesos atencionales del tipo arriba-abajo y abajo-arriba a través de la inhibición de diferentes núcleos talámicos que intervienen en la formación de los contenidos de conciencia [20,21]. Este enfoque coincide con la propuesta de Crick, que indica que la plasticidad sináptica a corto plazo en las neuronas del NRT está involucrada en la formación de conexiones temporales entre diversas áreas cerebrales que construyen el contenido de conciencia primario de la atención [19]. Por tanto, esta capacidad del NRT de modular indirectamente

los contenidos de la conciencia puede estar sustentada por su capacidad de inhibición talámica [22].

Núcleos intralaminares del tálamo y regulación motora

Los NIL se han asociado con la regulación de la actividad cortical y la restauración de la conciencia [12]. La región anterior del NIL responde a tareas motoras [23], mientras que la posterior organiza información límbica, motora y asociativa [24]. Sus proyecciones a las estructuras límbicas y sensoriomotoras de la corteza sugieren su importancia en la integración de las funciones afectivas y motoras que dirigen las conductas propositivas [25]. Además, también participan en tareas atencionales que requieren focalización y en la selección de programas motores para eventos no esperados [26,27]. Kinomura et al explican que el nivel de alerta (*arousal*) y la atención requieren una activación simultánea de la formación reticular del cerebro medio y de los NIL [28]. Clínicamente, esta propiedad multifuncional de los NIL se ha utilizado para intentar restaurar la conciencia en pacientes en estados de mínima conciencia mediante su estimulación eléctrica [29]. Estos pacientes mostraron una mejora significativa en respuestas comportamentales, pero sin signos claros de conciencia y voluntariedad [30]. Estas evidencias sitúan a los NIL como un conjunto de núcleos talámicos que regulan funciones básicas para la conciencia (nivel de alerta y programación motora), pero que por sí solas no son suficientes para generar una experiencia genuina de conciencia.

Núcleos de la línea media del tálamo y procesos mnésicos y emocionales

Los NMT se han asociado con los procesos mnésicos y emocionales, ya que regulan la entrada de información al sistema límbico [31]. En concreto, el núcleo *reuniens* y romboide de los NMT, junto con la corteza prefrontal medial y el hipocampo, forman un circuito especializado que contribuye al aprendizaje, la consolidación de la memoria y la flexibilidad cognitiva [32], posiblemente debido a su relación con la memoria de trabajo [33]. Este circuito, formado por el NMT, el sistema límbico y la corteza prefrontal medial, puede incluso modificar el estado funcional del NRT [34] y afectar también a los contenidos de conciencia [35] a través del control visceral y emocional de la conducta humana [36]. Esta regulación emocional de los NMT puede incidir de manera directa sobre los niveles de alerta y en los procesos atencionales [37] y, por tanto, en el ajuste

emocional de la conducta del individuo como respuesta a un estímulo ambiental [38]. En este sentido, y de acuerdo con Vertes y Hoover, los NMT pueden mediar en la selección de la conducta apropiada dependiendo del tono emocional de los *inputs* que reciben en un momento en específico [21,31]. Estas evidencias parecen sugerirnos que los NMT representan un importante interfaz entre las diferentes estructuras del sistema límbico para la integración de la memoria, la emoción y la cognición.

Por tanto, la integridad fenomenológica de los contenidos específicos de la conciencia dependería de la integridad física y funcional del NRT-NIL-NMT y de su capacidad de regular cronométricamente el flujo de información neuronal por todo el cerebro [14]. El contenido de conciencia se formaría mayormente en el cerebro posterior [39], y sólo seríamos capaces de percibirlo conscientemente cuando la corteza prefrontal se incorporara a la actividad cerebral global [40]. La percepción consciente de un contenido de conciencia no sucede de forma espontánea, sino que es el resultado de una activación jerárquica y acumulativa que empieza en las regiones posteriores cerebrales y que se propaga hacia las regiones corticales anteriores dependiendo de ciertas características fisiológicas en la reverberación de ciertas redes corticocorticales [1,40].

Redes corticocorticales: procesamiento consciente de los contenidos de conciencia

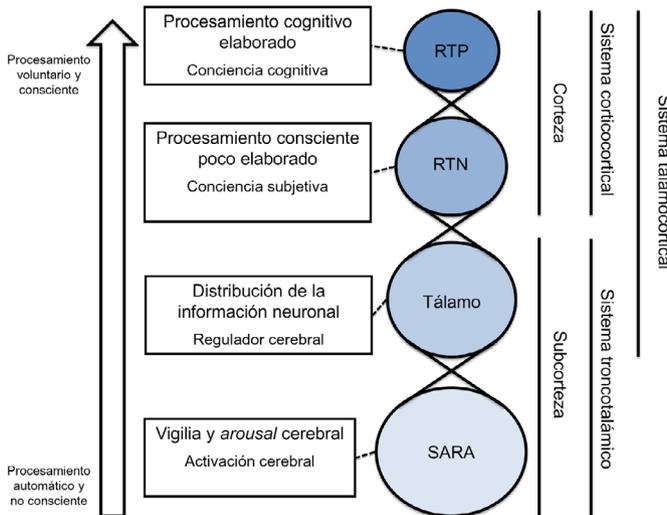
Una vez que el contenido de conciencia ha sido formado por el cerebro posterior, diferentes redes corticocorticales lo mantienen y manipulan de forma consciente [41]. Una de las principales redes corticocorticales, y que se encuentra ampliamente documentada como básica para la conciencia, es la red neuronal por defecto (RND) [42]. Esta red está compuesta por estructuras pertenecientes al cerebro posterior y anterior: corteza cingulada posterior y anterior, corteza prefrontal medial y orbitofrontal, lóbulo temporal medial (corteza parahipocámpica e hipocampo), corteza retrosplenial y lóbulo parietal inferior [43]. La RND se considera una red de reposo o de tarea negativa caracterizada por un alto metabolismo durante estados de vigilia con una baja demanda cognitiva [44]. Esta red se desactiva en favor de otras redes corticocorticales cuando aumenta la carga cognitiva debido a la necesidad de un procesamiento más elaborado de la información [41,42]. Tradicionalmente, la RND se ha asociado a pensamientos autorreferenciados o que no requieren el procesamiento de información externa [45]. Con-

trariamente, en la actualidad están emergiendo multitud de investigaciones que la relacionan con el procesamiento de información extrínseca debido a su participación en ciertos procesos atencionales [46] y en la evocación de recuerdos [47]. Se ha propuesto que la participación de la RND en la generación de memorias episódicas se debe a su capacidad de integrar información espacial, autorreferenciada y temporal [48]. Estos autores sugieren que es a partir de la evocación de estas representaciones mentales como la RND participa prácticamente en todos los procesos cognitivos cerebrales independientemente del nivel de procesamiento [48].

La RND puede entenderse como una red que modula la actividad cortical a partir de mediar en la transferencia de información neuronal entre un estado de bajo metabolismo y estados cerebrales que requieren un mayor gasto metabólico para un procesamiento más complejo de la información [41,44]. Cuando un sujeto está en reposo (sin procesar información del exterior), la RND controla la actividad cortical, y la corteza cingulada posterior y el precúneo son sus núcleos corticales principales. Pero, a medida que la información se vuelve más compleja y la carga de la memoria de trabajo aumenta, el peso fisiológico de la RND decrece en favor de las redes corticocorticales de tarea positiva [44]. Entre todas las redes corticocorticales [44], las que presentan un mayor peso fisiológico en el procesamiento complejo de la información son la red ejecutiva central frontoparietal, la red dorsal atencional y la red de asignación de relevancia [44,49,50]. Todas estas redes, incluyendo la RND, comparten regiones de solapamiento que permiten la transferencia de recursos fisiológicos de una a otra red, dependiendo de la cualidad de la actividad cognitiva en marcha [44,49,51,52]. El resultado de la continua interacción entre todas estas redes (sobre todo entre la RND y la red ejecutiva central) definirá en última instancia la experiencia de conciencia del individuo [53].

La red ejecutiva central y la red de asignación de relevancia, especialmente sus regiones prefrontales, desempeñan un papel relevante en el control de los procesos cognitivos superiores mediante la regulación del equilibrio fisiológico entre la RND y el resto de redes corticocorticales [41]. Por ejemplo, Crone et al compararon la activación/desactivación de la RND en pacientes en estado vegetativo, en estado de mínima conciencia y en individuos con una conciencia funcional preservada [54]. Encontraron que, mientras la desactivación de la RND era normal en los sujetos con una conciencia funcional preservada, su desactivación era significativamente más reducida en pacientes en estado de mínima respuesta

Figura. Modelo neurofuncional de la conciencia. La conciencia es una cualidad fenomenológica que emerge a través de la activación secuencial de distintas redes cerebrales [9], las cuales funcionan como bucles o ciclos neuronales que ‘informan’ de sus operaciones a los niveles superiores e inferiores [59]. En el modelo neurofuncional de la conciencia, el bucle inferior es el sistema activador reticular ascendente (SARA), cuyas proyecciones al tálamo y al hipotálamo forman el sistema troncocefálico, el cual habilita y permite la actividad cerebral [61,62]. El tálamo regula el flujo de información neuronal que le llega mediante vías eferentes del tronco del encéfalo, las cuales integra con los *inputs* corticales y las proyecta nuevamente a la corteza cerebral [15]. Estas conexiones aferentes y eferentes del tálamo con la corteza forman el sistema talamocortical, el cual se encarga de regular el flujo de información neuronal por todo el cerebro [11,63]. La corteza está formada por el sistema corticocortical, el cual está compuesto por las redes de tarea negativa (RTN) y las redes de tarea positiva (RTP) [41,44]. Las redes de tarea negativa son las que dominan la actividad cortical en estados de reposo donde hay un bajo procesamiento de la información del exterior [44]. La red de tarea negativa principal es la red neuronal por defecto, la cual está ampliamente documentada como la principal de la conciencia subjetiva [1,64]. Una vez que la demanda externa predomina en el procesamiento global de la actividad cerebral, se activan las redes de tarea positiva, las cuales permiten un procesamiento más complejo y elaborado de la información. Las redes de tarea positiva integran diferentes contenidos de conciencia en planes e informes verbales al regular los procesos cognitivos superiores [1,44].



y prácticamente inexistente en pacientes en estado vegetativo. Siguiendo esta línea, nuestro equipo realizó un estudio electroencefalográfico en el que se comparó la conectividad cortical entre pacientes en estado de mínima conciencia y con un trastorno neurocognitivo grave [55]. Es decir, se buscaba encontrar la ‘frontera fisiológica’ entre tener una conciencia fluctuante y una conciencia preservada, pero con alteraciones graves del pensamiento. Los datos arrojados en el estudio sugirieron que el grado de conectividad entre la corteza posterior y la anterior en la banda beta es esencial para una conciencia preservada. En la investigación, los pacientes en estados de mínima conciencia, los cuales muestran signos de conciencia fluctuantes, presentaron una mayor desconexión entre el cerebro posterior y el anterior que los pacientes con un trastorno neuro-

cognitivo grave, los cuales mostraron signos de conciencia estables [55]. En otro estudio de caso realizado por nuestro equipo clínico, un paciente en estado vegetativo mejoró a estado de mínima conciencia cuando aumentó la conectividad entre el cerebro posterior y el anterior [56]. Por tanto, la integración del cerebro posterior con el anterior en redes neuronales de larga distancia es uno de los requisitos elementales para una conciencia estable y continua en el tiempo [54,57]. En conjunto, estos datos empíricos sugieren la importancia de la integridad funcional de las redes corticocorticales, en especial de las que incorporen a las estructuras frontales, para la experiencia de conciencia.

Modelo neurofuncional de la conciencia

Durante el último tercio del siglo xx y lo que llevamos de siglo XXI se han presentado interesantes propuestas teóricas sobre la conciencia. La mayoría comparte elementos comunes característicos de la conciencia, como que emerge de la actividad cerebral, es un proceso global cerebral y se encuentra íntimamente ligada con las funciones cognitivas superiores [58]. En conjunto, estas teorías realizan una aproximación bastante completa sobre el funcionamiento de la conciencia humana desde una perspectiva neurológica, aunque por separado no integran por sí solas un único modelo teórico sobre las interacciones que se producen entre los distintos niveles neurofuncionales de la conciencia. A continuación, se presenta una perspectiva teórica que integra el conocimiento empírico generado en las últimas décadas en un único modelo que describa las interacciones neuronales entre los diferentes niveles neurofuncionales que permiten la emergencia y preservación de la conciencia (Figura). Este modelo neurofuncional de la conciencia se ha desarrollado bajo la premisa de que las estructuras cerebrales inferiores y superiores forman bucles neuronales que se retroalimentan de sus propias operaciones para ajustar su activación neuronal y regular la conducta que está en marcha [14,59]. En este sentido, la conciencia estaría más relacionada con una red neuronal en bucle cerrado que con un producto emergente de un *input* sensorial [60-64].

Interacciones neuronales y niveles neurofuncionales que permiten la emergencia y preservación de la conciencia

El primer bucle neuronal del modelo neurofuncional se encuentra constituido por el sistema activa-

dor reticular ascendente y sus conexiones con los núcleos no específicos del tálamo [16] y el hipotálamo [62]. El sistema reticular activador ascendente se encuentra en el tronco del encéfalo [61], y presenta conexiones con el hipotálamo [62] y con los núcleos no específicos del tálamo [16]. Mientras que la vía hipotalámica se ocupa de regular el tono muscular a través de la liberación de orexinas [61], los núcleos no específicos del tálamo pueden regular, incluso bloquear, los ritmos talamocorticales y la emergencia de la vigilancia, y, por tanto, los niveles de alerta y cualquier otro signo de conciencia [30]. De esta forma, el eje talámico NRT-NIL-NMT tiene capacidad suficiente para alterar los estados funcionales de la conciencia, incluso de inhibirlos [14]. Por tanto, el sistema troncotálamico controla la activación fisiológica del individuo y permite a las estructuras cerebrales superiores operar fisiológicamente [6]. El segundo bucle estaría conformado por el tálamo, cuyas estructuras principales son los núcleos no específicos del tálamo y las conexiones bidireccionales que mantienen prácticamente con toda la corteza y subcorteza cerebral [14]. El eje nuclear talámico NRT-NIL-NMT distribuye la información neuronal a través de todo el cerebro para que alcance cronométricamente a sus estructuras correspondientes [14]. Cada circuito cerebral formado por cada núcleo no específico del tálamo integra y distribuye la información neuronal necesaria para regular un gran dominio cognitivo (el NRT regula los procesos atencionales; los NIL, los niveles de alerta y la programación motora; y los NMT, los procesos mnésicos y emocionales), el cual es básico para la experiencia de conciencia. Para una conciencia preservada y funcional, estos tres circuitos cerebrales se integran en una única gran red cerebral, generando un espacio único fisiológico en donde el individuo puede desplegar diferentes habilidades cognitivas que permitan la emergencia de conductas complejas como el lenguaje, el pensamiento y la cognición social [58].

Redes de tarea negativa como marcadores neurofisiológicos de conciencia

El tercer bucle estaría constituido por las redes de tarea negativa, las cuales dominan la actividad cortical global en los estados en reposo y de una baja carga cognitiva, como son los pensamientos autorreferenciados [45]. La principal red de tarea negativa es la RND, cuyos núcleos principales son la corteza cingulada posterior y el precúneo [54]. Diferentes estudios señalan la actividad de la RND como un posible marcador neurofisiológico de con-

ciencia, ya que un descenso en su actividad debido a una lesión cerebral puede desembocar en un estado vegetativo o en un estado de mínima conciencia [54,65]. Por ejemplo, un estudio de Kim et al señala que en pacientes en estado vegetativo se producía un descenso de la activación bilateral de la corteza cingulada posterior y el precúneo izquierdo, mientras que el resto de las estructuras que forman la RND mantenía una activación normal [65]. Estas evidencias sitúan a la RND, y en especial a la corteza cingulada posterior y al precúneo, como una región cerebral clave en la experiencia de conciencia.

Redes de tarea positiva como marcadores neurofisiológicos de procesamiento cognitivo

En cambio, el cuarto bucle neuronal estaría constituido por las redes de tarea positiva, las cuales se activan cuando las necesidades de procesamiento neuronal aumentan debido a una mayor demanda cognitiva [44]. En el momento de mayor demanda cognitiva, las redes de tarea positiva dominan la actividad cortical en detrimento de las redes de tarea negativa [44,53]. Este aumento del procesamiento cognitivo ocurre cuando el sujeto tiene que procesar información del exterior para generar planes conscientes y propositivos que resuelvan una necesidad exógena o endógena [49,50,52,66]. La red ejecutiva central, la red dorsal atencional y la red de asignación de relevancia representan las principales redes de tarea positiva (pero no las únicas) que permiten la manipulación consciente de la información del exterior [41,42,44,67]. Aunque estas redes son básicas para generar conductas complejas, es el grado de conectividad entre el cerebro anterior y el cerebro posterior el que define en última instancia la percepción consciente de los contenidos de conciencia [41,54,55,57,67,68]. En este sentido, el papel de la corteza prefrontal en la conciencia se encuentra más allá de su capacidad para regular las funciones cognitivas superiores.

A este respecto, algunos autores indican que las funciones cognitivas superiores no pueden considerarse conciencia *per se*, sino una consecuencia de ésta [1,69]. Northoff y Huang denominan la fase en la que el contenido de conciencia está disponible para ser manipulado como 'conciencia cognitiva', la cual separan de la conciencia subjetiva o percepción consciente de los contenidos de conciencia [1]. En esta línea se encuentra también lo expuesto en la 'teoría integrada de la información', en la cual se señala que los atributos que aporta la corteza prefrontal al contenido de la conciencia están más relacionados con características instrumentales más

allá de su propia percepción, como la formación del concepto, las memorias asociadas y su introducción en planes de acción [69]. Por tanto, el papel de la corteza prefrontal en la conducta humana es doble. Por un lado, controla y organiza la información consciente en conductas complejas a través de la memoria de trabajo y las funciones cognitivas [70-74], mientras que el grado de conectividad con el cerebro posterior determinará la experiencia de conciencia del individuo [40,55,56,67,68].

Conclusiones

El modelo neurofuncional de la conciencia es una propuesta teórica que ofrece un marco desde donde abordar la conciencia desde una perspectiva neurofisiológica basada en la interacción de las principales estructuras y redes cerebrales. Este modelo entiende la conciencia como una secuencia de sucesos neuronales que aumentan en complejidad a medida que el procesamiento de la información sensorial avanza de estructuras cerebrales inferiores a estructuras superiores. Estas estructuras están integradas en grandes redes cerebrales que forman bucles neuronales que se retroalimentan entre ellos, actualizando sus estados funcionales dependiendo de los resultados de sus propias operaciones neuronales. Como resultado, obtenemos un modelo dividido en bucles o ciclos neuronales, donde cada uno aporta una capa de complejidad procesal que dota a la información sensorial de una nueva dimensión fenomenológica hasta que se integra en un único contenido de conciencia, listo para que pueda ser incorporado por las funciones cognitivas superiores en pensamientos o planes motores complejos [75]. Este modelo puede resultar útil para los profesionales que requieran un marco teórico sobre el que basar sus evaluaciones clínicas o diseños experimentales, o incluso como guía docente para materias universitarias.

Bibliografía

- Northoff G, Huang Z. How do the brain's time and space mediate consciousness and its different dimensions? Temporo-spatial theory of consciousness (TTC). *Neurosci Biobehav Rev* 2017; 80: 630-45.
- Tsuchiya N, Wilke M, Frässle S, Lamme VAF. No-report paradigms: extracting the true neural correlates of consciousness. *Trends Cogn Sci* 2015; 19: 757-70.
- Giacino JT, Ashwal S, Childs N, Cranford R, Jennett B, Katz DI, et al. The minimally conscious state: definition and diagnostic criteria. *Neurology* 2002; 58: 349-53.
- Bai Y, Xia X, Li X. A review of resting-state electroencephalography analysis in disorders of consciousness. *Front Neurol* 2017; 8: 471.
- Laureys S. The neural correlate of (un)awareness: lessons from the vegetative state. *Trends Cogn Sci* 2005; 9: 556-9.
- Schwartz J, Roth T. Neurophysiology of sleep and wakefulness: basic science and clinical implications. *Curr Neuropharmacol* 2008; 6: 367-78.
- Vogel S, Klüen LM, Fernández G, Schwabe L. Stress affects the neural ensemble for integrating new information and prior knowledge. *Neuroimage* 2018; 173: 176-87.
- Thibaut A, Bruno M, Chatelle C, Gosseries O, Vanhauwenhuyse A, Demertzi A, et al. Metabolic activity in external and internal awareness networks in severely brain-damaged patients. *J Rehabil Med* 2012; 44: 487-94.
- Delacour J. Neurobiology of consciousness: an overview. *Behav Brain Res* 1997; 85: 127-41.
- Antón-Bolaños N, Espinosa A, López-Bendito G. Developmental interactions between thalamus and cortex: a true love reciprocal story. *Curr Opin Neurobiol* 2018; 52: 33-41.
- Nakajima M, Halassa MM. Thalamic control of functional cortical connectivity. *Curr Opin Neurobiol* 2017; 44: 127-31.
- Sherman SM, Guillery RW, Sherman SM. Exploring the thalamus and its role in cortical function. Cambridge: MIT Press; 2006.
- Sherman SM. The thalamus is more than just a relay. *Curr Opin Neurobiol* 2007; 17: 417-22.
- León-Domínguez U, Vela-Bueno A, Froufé-Torres M, León-Carrión J. A chronometric functional sub-network in the thalamo-cortical system regulates the flow of neural information necessary for conscious cognitive processes. *Neuropsychologia* 2013; 51: 1336-49.
- Jones EG. A new view of specific and nonspecific thalamocortical connections. *Adv Neurol* 1998; 77: 49-71.
- Lam YW, Sherman SM. Functional organization of the thalamic input to the thalamic reticular nucleus. *J Neurosci* 2011; 31: 6791-9.
- Zikopoulos B, Barbas H. Prefrontal projections to the thalamic reticular nucleus form a unique circuit for attentional mechanisms. *J Neurosci* 2006; 26: 7348-61.
- Cicirata F, Angaut P, Serapide MF, Panto MR. Functional organization of the direct and indirect projection via the reticularis thalami nuclear complex from the motor cortex to the thalamic nucleus ventralis lateralis. *Exp Brain Res* 1990; 79: 325-37.
- Crick F. Function of the thalamic reticular complex: the searchlight hypothesis. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1984; 81: 4586-90.
- McAlonan K, Brown VJ. The thalamic reticular nucleus: more than a sensory nucleus? *Neuroscientist* 2002; 8: 302-5.
- Crabtree JW. Functional diversity of thalamic reticular subnetworks. *Front Syst Neurosci* 2018; 12: 41.
- Phillips JM, Kambi NA, Saalman YB. A subcortical pathway for rapid, goal-driven, attentional filtering. *Trends Neurosci* 2016; 39: 49-51.
- Rodríguez-Sabaté C, Llanos C, Morales I, García-Álvarez R, Sabaté M, Rodríguez M. The functional connectivity of intralaminar thalamic nuclei in the human basal ganglia. *Hum Brain Mapp* 2015; 36: 1335-47.
- Smith Y, Raju DV, Pare JF, Sidibe M. The thalamostriatal system: a highly specific network of the basal ganglia circuitry. *Trends Neurosci* 2004; 27: 520-7.
- Vertes RP, Hoover WB, Rodríguez JJ. Projections of the central medial nucleus of the thalamus in the rat: node in cortical, striatal and limbic forebrain circuitry. *Neuroscience* 2012; 219: 120-36.
- Minamimoto T, Hori Y, Kimura M. Roles of the thalamic CM-PF complex –basal ganglia circuit in externally driven rebias of action. *Brain Res Bull* 2009; 78: 75-9.
- Raeva SN. The role of the parafascicular complex (CM-Pf) of the human thalamus in the neuronal mechanisms of selective attention. *Neurosci Behav Physiol* 2006; 36: 287-95.
- Kinomura S, Larsson J, Gulyás B, Roland PE. Activation by attention of the human reticular formation and thalamic intralaminar nuclei. *Science* 1996; 271: 512-5.
- Schiff ND. Central thalamic deep brain stimulation for support of forebrain arousal regulation in the minimally conscious state. *Handb Clin Neurol* 2013; 116: 295-306.

30. Schiff ND. Central thalamic contributions to arousal regulation and neurological disorders of consciousness. *Ann N Y Acad Sci* 2008; 1129: 105-18.
31. Vertes RP. Major diencephalic inputs to the hippocampus: supramammillary nucleus and nucleus reuniens. *Circuitry and function. Prog Brain Res* 2015; 219: 121-44.
32. Cassel JC, Pereira de Vasconcelos A, Loureiro M, Cholvin T, Dalrymple-Alford JC, Vertes RP. The reuniens and rhomboid nuclei: neuroanatomy, electrophysiological characteristics and behavioral implications. *Prog Neurobiol* 2013; 111: 34-52.
33. Duan AR, Varela C, Zhang Y, Shen Y, Xiong L, Wilson MA, et al. Delta frequency optogenetic stimulation of the thalamic nucleus reuniens is sufficient to produce working memory deficits: relevance to schizophrenia. *Biol Psychiatry* 2015; 77: 1098-107.
34. Cavdar S, Onat FY, Çakmak YÖ, Yananli HR, Gülçebi M, Aker R. The pathways connecting the hippocampal formation, the thalamic reuniens nucleus and the thalamic reticular nucleus in the rat. *J Anat* 2008; 212: 249-56.
35. Zikopoulos B, Barbas H. Circuits for multisensory integration and attentional modulation through the prefrontal cortex and the thalamic reticular nucleus in primates. *Rev Neurosci* 2007; 18: 417-38.
36. Kirouac GJ. Placing the paraventricular nucleus of the thalamus within the brain circuits that control behavior. *Neurosci Biobehav Rev* 2015; 56: 315-29.
37. Li S, Kirouac GJ. Sources of inputs to the anterior and posterior aspects of the paraventricular nucleus of the thalamus. *Brain Struct Funct* 2012; 217: 257-73.
38. Vertes RP, Hoover WB. Projections of the paraventricular and paratenial nuclei of the dorsal midline thalamus in the rat. *J Comp Neurol* 2008; 508: 212-37.
39. Mesulam MM. From sensation to cognition. *Brain* 1998; 121: 1013-52.
40. Gaillard R, Dehaene S, Adam C, Clémenceau S, Hasboun D, Baulac M, et al. Converging intracranial markers of conscious access. *PLoS Biol* 2009; 7: e61.
41. Cole MW, Reynolds JR, Power JD, Repovs G, Anticevic A, Braver TS. Multi-task connectivity reveals flexible hubs for adaptive task control. *Nat Neurosci* 2013; 16: 1348-55.
42. Greicius MD, Supekar K, Menon V, Dougherty RF. Resting-state functional connectivity reflects structural connectivity in the default mode network. *Cereb Cortex* 2009; 19: 72-8.
43. Raichle ME. The brain's default mode network. *Annu Rev Neurosci* 2015; 38: 433-47.
44. Fox MD, Raichle ME. Spontaneous fluctuations in brain activity observed with functional magnetic resonance imaging. *Nat Rev Neurosci* 2007; 8: 700-11.
45. Andrews-Hanna JR, Smallwood J, Spreng RN. The default network and self-generated thought: component processes, dynamic control, and clinical relevance. *Ann N Y Acad Sci* 2014; 1316: 29-52.
46. Kucyi A, Esterman M, Riley CS, Valera EM. Spontaneous default network activity reflects behavioral variability independent of mind-wandering. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2016; 113: 13899-904.
47. Monge ZA, Wing EA, Stokes J, Cabeza R. Search and recovery of autobiographical and laboratory memories: shared and distinct neural components. *Neuropsychologia* 2018; 110: 44-54.
48. Smith V, Mitchell DJ, Duncan J. Role of the default mode network in cognitive transitions. *Cereb Cortex* 2018; 28: 3685-96.
49. Chen AC, Oathes DJ, Chang C, Bradley T, Zhou ZW, Williams LM, et al. Causal interactions between fronto-parietal central executive and default-mode networks in humans. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2013; 110: 19944-9.
50. Han K, Chapman SB, Krawczyk DC. Disrupted intrinsic connectivity among default, dorsal attention, and frontoparietal control networks in individuals with chronic traumatic brain injury. *J Int Neuropsychol Soc* 2016; 22: 263-79.
51. Greicius MD, Menon V. Default-mode activity during a passive sensory task: uncoupled from deactivation but impacting activation. *J Cogn Neurosci* 2004; 16: 1484-92.
52. Sridharan D, Levitin DJ, Menon V. A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2008; 105: 12569-74.
53. Long J, Xie Q, Ma Q, Urbin MA, Liu L, Weng L, et al. Distinct interactions between fronto-parietal and default mode networks in impaired consciousness. *Sci Rep* 2016; 6: 38866.
54. Crone JS, Ladurner G, Höller Y, Golaszewski S, Trinka E, Kronbichler M. Deactivation of the default mode network as a marker of impaired consciousness: an fMRI study. *PLoS One* 2011; 6: e26373.
55. León-Carrión J, León-Domínguez U, Pollonini L, Wu MH, Frye RE, Domínguez-Morales MR, et al. Synchronization between the anterior and posterior cortex determines consciousness level in patients with traumatic brain injury (TBI). *Brain Res* 2012; 1476: 22-30.
56. León-Carrión J, León-Domínguez U, Halper J, Pollonini L, Zouridakis G, Domínguez-Morales MR. Restoring cortical connectivity directionality and synchronization is essential to treating disorder of consciousness. *Curr Pharm Des* 2014; 20: 4268-74.
57. Amico E, Marinazzo D, Di Perri C, Heine L, Annen J, Martial C, et al. Mapping the functional connectome traits of levels of consciousness. *Neuroimage* 2017; 148: 201-11.
58. Zeman A, Coebergh JA. The nature of consciousness. *Handb Clin Neurol* 2013; 118: 373-407.
59. Friston K. The free-energy principle: a unified brain theory? *Nat Rev Neurosci* 2010; 11: 127-38.
60. Llinás RR, Paré D. Of dreaming and wakefulness. *Neuroscience* 1991; 44: 521-35.
61. Moruzzi G, Magoun HW. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1949; 1: 455-73.
62. Jones BE. Arousal systems. *Front Biosci* 2003; 8: 438-51.
63. Sherman SM. Thalamic relay functions. *Prog Brain Res* 2001; 134: 51-69.
64. Stawarczyk D, Majerus S, Maquet P, D'Argembeau A. Neural correlates of ongoing conscious experience: both task-unrelatedness and stimulus-independence are related to default network activity. *PLoS One* 2011; 6: e16997.
65. Kim YW, Kim HS, An YS, Im SH. Voxel-based statistical analysis of cerebral glucose metabolism in patients with permanent vegetative state after acquired brain injury. *Chin Med J (Engl)* 2010; 123: 2853-7.
66. Fox MD, Snyder AZ, Vincent JL, Corbetta M, Van Essen DC, Raichle ME. From the cover: the human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2005; 102: 9673-8.
67. Crick F, Koch C. Are we aware of neural activity in primary visual cortex? *Nature* 1995; 375: 121-3.
68. Dietrich A. Functional neuroanatomy of altered states of consciousness: the transient hypofrontality hypothesis. *Conscious Cogn* 2003; 12: 231-56.
69. Tononi G, Edelman GM. Consciousness and complexity. *Science* 1998; 282: 1846-51.
70. Baddeley AD, Hitch G. Working memory. *Psychol Learn Motiv* 1974; 8: 47-89.
71. Baddeley. The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends Cogn Sci* 2000; 4: 417-23.
72. Luria AR. Higher cortical functions in man. Oxford: Basic Books; 1966.
73. León-Carrión J, Damas-López J, Martín-Rodríguez JF, Domínguez-Roldán JM, Murillo-Cabezas F, Barroso Y, et al. The hemodynamics of cognitive control: the level of concentration of oxygenated hemoglobin in the superior prefrontal cortex varies as a function of performance in a modified Stroop task. *Behav Brain Res* 2008; 193: 248-56.
74. León-Domínguez U, Martín-Rodríguez JF, León-Carrión J. Executive n-back tasks for the neuropsychological assessment of working memory. *Behav Brain Res* 2015; 292: 167-73.
75. Taylor P, Hobbs JN, Burrioni J, Siegelmann HT. The global landscape of cognition: hierarchical aggregation as an organizational principle of human cortical networks and functions. *Sci Rep* 2015; 5: 18112.

A neurofunctional model of consciousness: its neurophysiological and cognitive bases

Summary. Interest in the causal relation between consciousness and the underlying neuronal activity has grown in recent decades. Numerous experimental studies have been carried out on the brain structures and networks underlying consciousness in animal models, in patients with brain damage and with very precise functional neuroimaging. In spite of the great multitude of findings, there is no theoretical proposal that integrates this knowledge under a coherent theoretical framework based on the evidence obtained. Existing theories offer a dismembered view of consciousness, since they pose causal explanations that do not include a global functional perspective of the interaction of the different brain networks involved in consciousness. This work offers a theoretical framework that integrates the empirical knowledge, generated in recent decades, into a neurofunctional model of consciousness. This model represents consciousness as an epiphenomenon resulting from the sequential activation of different neural loops that are formed by specific brain structures and networks which receive feedback from their own operations in order to reconfigure their own functional states and the entire system. The ascending reticular activating system, the thalamocortical networks and the cortico-cortical networks sustain cognitive processes that are differentiated, although highly dependent and fundamental for the final experience of consciousness. All these systems form a single physiological space where the individual can deploy different cognitive skills that allow the emergence of complex behaviours such as language, thought and social cognition.

Key words. Consciousness. Cortex. Intralaminar. Midline. Prefrontal. Reticular. Thalamus.