

Bases neurales del procesamiento numérico y del cálculo

Josep M. Serra-Grabulosa, Ana Adan, Montserrat Pérez-Pàmies, Judit Lachica, Sonia Membrives

Objetivo. Revisar los hallazgos existentes sobre el sustrato neural del procesamiento numérico y del cálculo, así como las alteraciones neuroestructurales y neurofuncionales detectadas en los pacientes con trastornos en dichas habilidades.

Desarrollo. La participación del lóbulo parietal resulta crucial. En concreto, el segmento horizontal del surco intraparietal se halla especializado en la representación interna de las cantidades, el procesamiento abstracto de las magnitudes y su relación. Por su parte, el giro angular participa en el procesamiento verbal de determinadas tareas aritméticas y permite la resolución de los 'hechos matemáticos' (tablas de multiplicación y adición de pequeñas cantidades). La corteza prefrontal, la parte posterior del lóbulo temporal, la corteza cingulada y distintas regiones subcorticales están también implicadas. Estos resultados han permitido elaborar modelos teóricos explicativos del procesamiento numérico y del cálculo, siendo el modelo del 'triple código' el que tiene más soporte. Por su parte, el estudio mediante técnicas de neuroimagen ha puesto de manifiesto que los pacientes con dificultades en el procesamiento numérico presentan alteraciones estructurales y funcionales en el surco intraparietal.

Conclusiones. Las técnicas de neuroimagen han permitido delimitar las bases neurales del procesamiento numérico y del cálculo. Estos hallazgos son la base sobre la que estudiar las alteraciones cerebrales asociadas a la discalculia, de manera que, en el futuro, la complementación con los datos neuropsicológicos podría ayudar a mejorar su diagnóstico y a diseñar programas individualizados de reeducación orientados a la mejora en las habilidades numéricas de estos pacientes.

Palabras clave. Acalculia. Cálculo. Discalculia. Giro angular. Lóbulo frontal. Procesamiento numérico. RM funcional. Surco intraparietal.

Introducción

La cuantificación de los elementos que forman parte de nuestro entorno es una capacidad básica no sólo del ser humano, sino también de otras especies animales, que contribuye a la adaptación del organismo a su medio. Esta capacidad, denominada 'sentido numérico', permite percibir el número de objetos que componen un grupo de forma aproximada y distinguir entre 'mucho' y 'poco'. Los estudios realizados hasta la actualidad parecen indicar que este 'sentido numérico' es innato, tanto en el ser humano como en otras especies animales [1]. En el ser humano, el 'sentido numérico' es la base sobre la que se construye una capacidad numérica más compleja, dependiente de la escolarización.

La objetivización del 'sentido numérico' ha despertado nuevos interrogantes para la neurociencia, centrados en la búsqueda de su sustrato neural y del procesamiento aritmético. En general, inicialmente, los trabajos realizados en pacientes con alteraciones neurológicas aportaron información relevante sobre el papel de los lóbulos parietal y frontal en la función numérica. Más tarde, el desarrollo de nuevas

técnicas de registro, en especial de neuroimagen, ha permitido profundizar en este campo desde una perspectiva básica, mediante estudios con participantes sanos, y clínica, con pacientes que muestran dificultades en la realización de dichas funciones. El presente trabajo expone los resultados obtenidos hasta la actualidad en el estudio del sustrato neural del procesamiento numérico y el cálculo.

Modelos explicativos del procesamiento numérico y el cálculo

Distintos grupos especializados en neuropsicología cognitiva y, especialmente, desde la década de los noventa, el grupo de Willmes [2], han dedicado sus investigaciones a poner a prueba los postulados de los modelos propuestos acerca del procesamiento numérico. De entre dichos modelos, cabe destacar el modelo cognitivo (McCloskey et al) y el modelo del triple código (Dehaene y Cohen), los cuales han sido parcialmente cuestionados por el grupo de Willmes, tal y como se describe en la reciente revisión de Rohlf's-Domínguez [3].

Departamento de Psiquiatría y Psicobiología Clínica. Facultad de Psicología. Universitat de Barcelona (J.M. Serra-Grabulosa, A. Adan, M. Pérez-Pàmies, J. Lachica, S. Membrives). Institut d'Investigacions Biomèdiques August Pi i Sunyer (IDIBAPS). Barcelona, España (J.M. Serra-Grabulosa).

Correspondencia:

Dr. Josep M. Serra Grabulosa. Facultad de Psicología. Universitat de Barcelona. Pg. Vall d'Hebron, 171. E-08035 Barcelona.

E-mail:

jmserra@ub.edu

Financiación:

Este trabajo ha contado con una subvención por parte del Ministerio de Educación y Ciencia español (proyecto SEJ2005-08704) y con el apoyo del Comisionado para Universidades e Investigación del Departamento de Innovación, Universidades y Empresa de la Generalitat de Catalunya y del Fondo Social Europeo.

Aceptado tras revisión externa: 05.05.09.

Cómo citar este artículo:

Serra-Grabulosa JM, Adan A, Pérez-Pàmies M, Lachica J, Membrives S. Bases neurales del procesamiento numérico y del cálculo. Rev Neurol 2010; 50: 39-46.

© 2010 Revista de Neurología

Modelo cognitivo

Los autores proponen una organización modular del procesamiento numérico dividida en tres compartimentos [4]:

- *Sistema de procesamiento numérico.* Se divide, a su vez, en dos subsistemas distintos, de entrada (*input*) y de salida (*output*). Ambos proponen módulos separados para el procesamiento del código arábigo y del código verbal, en sus modalidades fonológica (oral) y escrita (ortográfica).
- *Sistema de representaciones semánticas.* Ejerce de intermediario en la traducción de códigos de un *input* a un *output*, mediante la codificación de magnitudes. También actúa de intermediario durante la resolución del cálculo aritmético.
- *Sistema de cálculo.* Divide cálculo mental y cálculo escrito en dos subsistemas independientes. Ambos incluyen las capacidades básicas para el acceso a los hechos aritméticos, la comprensión de los signos y los algoritmos matemáticos adecuados, todos ellos básicos para la resolución de las operaciones aritméticas.

Modelo cognitivo del triple código

Es un modelo cognitivo neurofuncional del procesamiento numérico, mediante el que se rigen la mayoría de estudios que abarcan dicha cuestión en la actualidad. Se constituye por tres módulos de información numérica mentalmente manipulables [5]. Los autores proponen tres hipótesis funcionales:

- *La información numérica se puede manipular en tres códigos.* El primero de ellos, la representación analógica de las cantidades, explica los números como una distribución de activación sobre una línea mental numérica (analógica). Se localiza en la región parietal inferior a nivel bilateral. El segundo código (verbal-auditivo) representa los números mediante conjuntos de palabras. Se crea a partir de la propuesta general de los módulos de lenguaje, mediante la activación de las áreas perisilvianas del hemisferio izquierdo. Por último, los autores definen el tercer código, o visual arábigo, como la representación de la forma visual arábigo, que implica procesos de identificación visual. Este tercer código dependería del correcto funcionamiento de la circunvolución fusiforme de ambos hemisferios.
- *La información se puede traducir de un código a otro mediante rutas asemánticas.*
- *La elección de un código u otro depende del tipo de operación mental que hay que realizar.* Por ejemplo, la comparación de magnitudes requiere

la representación analógica de cantidades, mientras que las tablas de multiplicar y el cálculo aritmético complejo se valen de los códigos verbal-auditivo y visual arábigo, respectivamente.

Con relación a estos dos modelos, el grupo de Willmes observa que algunos supuestos se confirman, mientras que otros se descartan, y propone un modelo híbrido al que se añaden algunos hallazgos hechos por el propio grupo, de especial interés aquéllos observados en la población adulta sorda. A título de ejemplo de los cuestionamientos realizados, hay que destacar, por ejemplo, que, contrariamente a la propuesta del modelo de McCloskey, el grupo de Willmes propone que el acceso a hechos numéricos (por ejemplo, las tablas de multiplicar) depende más de rutas específicas de formato que del acceso a la representación numérica semántica. Asimismo, también cuestiona la propuesta de una única representación analógica de magnitud, tal como propone el modelo de Dehaene y Cohen. En resumen, el grupo de Willmes revisa de manera crítica los trabajos realizados por otros grupos en el ámbito del procesamiento y del cálculo, y aporta, además, nuevos e interesantes hallazgos al conocimiento que sobre estas capacidades se tiene [3].

Sustrato neural del procesamiento numérico y del cálculo

Investigaciones recientes realizadas en sujetos sanos mediante técnicas de neuroimagen señalan que los circuitos neurales del procesamiento numérico se localizan principalmente en el lóbulo parietal, aunque otras regiones cerebrales, como la corteza prefrontal, la parte posterior del lóbulo temporal, la corteza cingulada y distintas regiones subcorticales también contribuyen al correcto funcionamiento de estas capacidades.

Especial interés merece el estudio de pacientes con déficit en el procesamiento numérico y, en concreto, de aquéllos diagnosticados de acalculia o de discalculia del desarrollo. La acalculia es la pérdida de la habilidad para realizar las tareas numéricas y de cálculo como consecuencia de algún tipo de patología cerebral. En cambio, la discalculia del desarrollo es un trastorno que afecta a la correcta adquisición de las habilidades numéricas y de cálculo [6]. Aunque el número de estudios publicados en pacientes es todavía escaso, los resultados obtenidos, junto con los hallados en población sana, confirman la importancia del lóbulo parietal en la delimitación de las bases neurales del procesamiento numérico y el cálculo.

Lóbulo parietal

Las evidencias halladas hasta la actualidad señalan al lóbulo parietal como la región de mayor relevancia en el procesamiento numérico. En él se han identificado dos regiones fundamentales durante la realización de tareas numéricas: el segmento horizontal del surco intraparietal (SHSIP) y el giro angular [7].

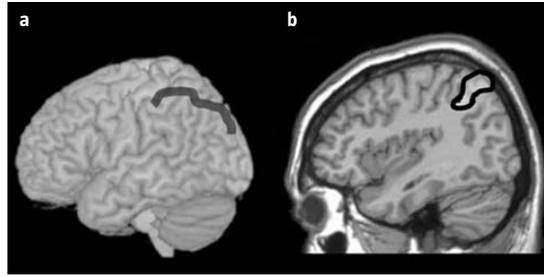
Surco intraparietal

El surco intraparietal y, en concreto, el SHSIP, sustentaría la representación interna de las cantidades y la relación existente entre éstas. Mediante el uso de la técnica de imagen por resonancia magnética funcional, se han observado activaciones del SHSIP en tareas que implican el procesamiento numérico frente a otro tipo de estímulos, como colores y letras [8], u objetos en escalas no numéricas, como la orientación de dos estímulos visuales [9]. Asimismo, el SHSIP presenta mayor actividad cuando se compara la magnitud de dos números que cuando se leen, y cuando los participantes estiman un resultado aproximado respecto a cuando realizan un cálculo exacto [10] (Fig. 1).

El SHSIP es una región clave en la percepción de la numerosidad. Así lo confirman estudios recientes, donde demuestran que el SHSIP no sólo procesa la información numérica, sino que también participa en la representación y el procesamiento de series ordinales no numéricas, como la comparación entre letras según la posición que ocupan en el alfabeto [11]. Estos datos apoyan los obtenidos previamente, en los que se observaba la activación del SHSIP durante la comparación de grupos de estímulos simbólicos y no simbólicos [12]. Dichos hallazgos contribuyen a respaldar la hipótesis de que el surco intraparietal y el segmento horizontal en particular se encargan de la representación interna de las cantidades y del procesamiento abstracto de las magnitudes, sin diferenciar el formato (simbólico o no simbólico) de los estímulos.

El SHSIP, además, se considera un área especializada en el cálculo, como demuestran Menon et al [13], mediante la manipulación de la complejidad aritmética y de la velocidad de presentación de sumas y restas. Los resultados muestran una activación bilateral del surco intraparietal y del giro angular adyacente relacionada con la complejidad aritmética. También se observa una activación específica de la región frontoinsular izquierda, relacionada con la velocidad de presentación de los estímulos, sin interacción entre la complejidad aritmética y la velocidad de presentación de las tareas,

Figura 1. Localización del surco intraparietal izquierdo visto desde una perspectiva lateral del encéfalo (a) y en un corte sagital (b).



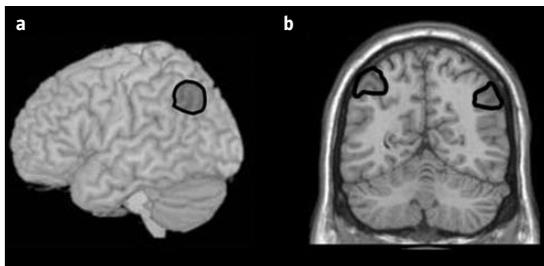
lo que sugiere la independencia de los dos factores. Así pues, la actividad en el surco intraparietal y en el giro angular se relaciona directamente con el grado de complejidad aritmética. La ejecución de tareas de cálculo complejo también activa la región inferior frontal izquierda [14], área vinculada a la memoria de trabajo y al procesamiento lingüístico.

En relación con los aspectos ontogenéticos del procesamiento numérico, se ha evidenciado que existe un patrón madurativo de inicio frontal y que progresivamente se especializa a un procesamiento parietal, una vez automatizada la relación entre los símbolos numéricos y las magnitudes que representan [15]. Aun así, el SHSIP ya interviene en la realización de tareas de procesamiento numérico en estadios muy tempranos del desarrollo. En este sentido, se han hallado activaciones en dicha región en niños de 4 años [16] en tareas de detección automática de los cambios de magnitud [17].

Por otro lado, en niños con discalculia del desarrollo se ha corroborado la importancia del surco intraparietal en el procesamiento numérico, y se ha observado una menor activación en el grupo con discalculia respecto al control en el surco intraparietal izquierdo y en otras regiones (giro medio izquierdo y giro frontal derecho) en las tareas relacionadas con el cálculo aproximado, diferencias que no se observan durante la ejecución de problemas de cálculo exacto [18]. Ello puede ser un reflejo de las dificultades que produce la discalculia del desarrollo en la comprensión de las relaciones de proximidad entre números.

Mediante la morfometría basada en vóxeles se ha hallado que en adolescentes con discalculia del desarrollo nacidos prematuramente hay una menor densidad de sustancia gris en un área del lóbulo parietal izquierdo [19]. Estos hallazgos coinciden con los resultados observados por Levy et al [20] y con la región identificada por Dehaene et al [10] como la

Figura 2. Localización del giro angular izquierdo visto desde una perspectiva lateral del encéfalo (a) y en un corte coronal (b).



de mayor actividad en tareas de cálculo aproximado. Dichos resultados ponen de manifiesto que la integridad del surco intraparietal izquierdo resulta crítica para el desarrollo de las habilidades de cálculo.

También se han observado déficit en el procesamiento numérico en pacientes diagnosticadas de síndrome de Turner, una alteración cromosómica ligada al cromosoma X, caracterizado por diversas disfunciones hormonales, físicas y cognitivas, entre las que se halla el trastorno del cálculo [21]. Se ha descrito en este síndrome un perfil específico de discalculia, caracterizado por dificultades en la estimación, el *subitizing* (capacidad de determinar mediante inspección visual cantidades pequeñas de forma instantánea y sin necesidad de contar), y en la realización del cálculo aritmético. En cambio, el procesamiento numérico básico (lectura y escritura de números) y las tablas de multiplicar permanecen preservados [22].

El uso de la imagen por resonancia magnética ha evidenciado en este síndrome una menor densidad de sustancia gris y una hipoactivación del surco intraparietal izquierdo durante la resolución de tareas de cálculo complejo [23]. Resultados similares se observan en el síndrome X frágil [24], lo que sugiere que el cromosoma X podría estar implicado en el desarrollo de las áreas cerebrales –en concreto, el surco intraparietal– relacionadas con el cálculo aritmético. Este surco aparece alrededor de la semana 29 de gestación y, aunque no se ha establecido el gen que interviene en su desarrollo, se han observado alteraciones en la migración neural y en la organización cortical asociadas a mutaciones del gen de la doblecortina (*DCX*) (Xq22.3, q23) [25]. Esta evidencia, unida a las alteraciones observadas en las cromosopatías del cromosoma X, sugiere la posibilidad de que algún gen del cromosoma X pueda estar implicado en la discalculia del desarrollo.

El surco intraparietal también se ha relacionado con el procesamiento espacial. Se ha sugerido la exis-

tencia de una red neural común para el procesamiento numérico y espacial situada en este surco, en concreto en las regiones lateral y ventral [26], clave en el procesamiento numérico y en el cálculo aritmético.

Giro angular

El giro angular, especialmente el izquierdo, muestra una elevada activación en procesos mediados por el lenguaje, como la lectura o las tareas verbales de memoria a corto plazo [27]. Además, desempeña funciones relacionadas con el procesamiento numérico y el cálculo, en concreto con aquellas tareas que requieren un procesamiento verbal. Distintos estudios muestran que esta área forma parte del sistema lingüístico y contribuye al cálculo, ya que algunas tareas, como la multiplicación, requieren para su resolución un importante componente verbal [28,29] (Fig. 2).

La activación del giro angular es mayor en tareas de cálculo exacto que aproximado [10,30]. Este último, que produce una activación bilateral del surco intraparietal, se vincula a la estimación de magnitudes [31], mientras que el cálculo exacto ('hechos numéricos') consiste en operaciones aritméticas sencillas y automatizadas almacenadas en la memoria verbal. Estos resultados se han confirmado en estudios con tareas de multiplicación [14] y de adición simple [32]. En cambio, las sumas de cantidades mayores requieren otras estrategias para su resolución, e implican una representación abstracta de las cantidades [5], por lo que necesitan otras regiones de los lóbulos parietal y frontal.

Delazer et al [33] observaron que la realización de multiplicaciones no entrenadas respecto a entrenadas implicaba una mayor activación del surco intraparietal izquierdo (relacionada con un procedimiento más cuantitativo y menos automatizado), y del giro frontal inferior (atribuible a las necesidades de memoria de trabajo y de planificación de la tarea). En cambio, la realización de multiplicaciones entrenadas, respecto a las no entrenadas, producía una mayor activación del giro angular izquierdo, relacionada con la automatización resultante del entrenamiento.

Sin embargo, aún quedan numerosas incógnitas en lo que se refiere a la función del giro angular en el procesamiento aritmético. Estudios recientes apuntan a que la disociación neural entre el cálculo aproximado y el exacto podría deberse a factores metodológicos relacionados con el diseño de la tarea y que hasta el momento no se habrían tenido en cuenta [34]. En concreto, se ha hallado que las diferencias neurofuncionales entre ambos tipos de

cálculo desaparecen al controlarse el efecto de la distancia numérica entre los estímulos que constituyen la tarea. Además, algunos estudios defienden que el giro angular no sólo se encarga del procesamiento verbal de las cantidades, sino que también contribuye a la representación numérica espacial [35]. Esto cuestionaría la hipótesis propuesta por el equipo de Dehaene, que sostiene que el giro angular asume principalmente el procesamiento de las operaciones matemáticas simples o ‘hechos numéricos’.

En resumen, el giro angular parece relacionarse con el procesamiento verbal que requieren determinadas tareas aritméticas, en especial los ‘hechos matemáticos’ (multiplicación y adición de pequeñas cantidades). No obstante, cabe destacar que, a pesar de la importancia del giro angular en la realización de operaciones de cálculo simple, existen evidencias que vinculan esta región a la representación numérica espacial y a la resolución de tareas aritméticas complejas previamente entrenadas.

Otras regiones del lóbulo parietal

Se han propuesto otras regiones del lóbulo parietal que pueden contribuir al procesamiento numérico y el cálculo. El sistema parietal posterior superior está implicado en los procesos atencionales necesarios para la resolución del cálculo. Esta región se encuentra especialmente activa durante tareas de comparación numérica [36], de cálculo aproximado [10], durante la realización de restas [37] y en tareas de contabilización [38]. Sin embargo, el sistema parietal posterior superior es claramente multimodal y, además del cálculo, desempeña un papel de gran importancia en una amplia variedad de tareas visuoespaciales [39] y de memoria de trabajo espacial [40].

Lóbulo frontal

El lóbulo frontal participa también en el procesamiento aritmético. La activación de la corteza prefrontal –regiones lateral y ventral– parece estar vinculada a funciones relacionadas con la memoria de trabajo, como el mantenimiento provisional de los resultados intermedios, la planificación y la ordenación temporal de los componentes de las tareas, o la comprobación de resultados y la corrección de errores [41].

No obstante, algunos estudios también han observado la participación de la región prefrontal en los circuitos neurales del cálculo. En concreto, durante la ejecución de tareas de operaciones aritméticas incorrectas existe una mayor activación de la corteza prefrontal lateral izquierda y de los giros frontales

medio e inferior [42], lo que se interpreta como el reflejo de la resolución de la interferencia creada entre el resultado calculado –en este caso el correcto– y el que aparecía en la ecuación, el incorrecto.

Por otra parte, en un caso de altas capacidades para el cálculo, se hallaron activaciones en el área temporal medial y en la región prefrontal derecha [43]. La activación de estas zonas se relacionaría con el almacenamiento y la recuperación de la información necesaria para la resolución de las tareas de cálculo. Parece ser que el empleo de estas estrategias es lo que permitiría a las personas dotadas para el cálculo la resolución de tareas aritméticas de forma rápida y eficiente.

La corteza cingulada también desempeña un papel relevante en las tareas de procesamiento numérico, y se activa al realizar tareas aritméticas simples [44] o de elevada complejidad aritmética [45]. Sin embargo, se considera que no participa con una función específica, sino que actúa como ‘soporte’, al estar implicada en funciones necesarias para llevar a término adecuadamente el cálculo, como la atención, la memoria de trabajo, la toma de decisiones, la monitorización o la selección de respuestas [46].

En cuanto a los cambios producidos en la corteza prefrontal durante el desarrollo relacionados con el procesamiento numérico, diversos estudios indican que el patrón de activación es muy similar entre niños y adultos [47], a pesar de que existen algunas diferencias atribuibles al grado de desarrollo de las distintas regiones corticales y al empleo de diferentes estrategias en la resolución de las tareas. Kawashima et al [48] compararon niños y adultos en la resolución de tareas aritméticas simples, y observaron que en los adultos hay una mayor bilateralización frontal, mientras que en los niños la actividad prefrontal es menor.

En la resolución de tareas aritméticas complejas, los niños presentarían respecto a los adolescentes una mayor activación de la corteza prefrontal y una menor activación de la corteza parietal izquierda. Esto sugiere que los niños requieren un mayor uso de la memoria de trabajo y recursos atencionales para llevar a cabo las tareas aritméticas complejas [49]. Los resultados indican que, durante el neurodesarrollo, el cálculo presenta una progresiva especialización parietal, acompañada de una menor dependencia de los recursos mnésicos y atencionales.

Finalmente, se ha observado la intervención de la corteza prefrontal en tareas numéricas en experimentos llevados a cabo con animales. En macacos se ha constatado la existencia de neuronas que responden selectivamente a los cambios en la numerosidad de los estímulos en la corteza prefrontal

y en el surco intraparietal [50]. Además, se sugiere que estas neuronas constituirían una red funcional única, donde se formaría el grado más abstracto de representación de las cantidades [51].

Otras regiones cerebrales implicadas

Los estudios realizados hasta la fecha han puesto de manifiesto la participación de otras regiones cerebrales en el procesamiento numérico y el cálculo; en concreto, la ínsula anterior izquierda y la corteza cerebelosa se han relacionado con la recuperación de los hechos numéricos [52]. Ambas regiones se habían relacionado previamente con la denominación mediante confrontación visual [53], lo que sugiere que la respuesta a operaciones simples implica un mecanismo similar, ya que en ambos casos existe una sola respuesta válida que se asigna a un problema y que corresponde a una única palabra.

Por otro lado, la activación de la corteza cerebelosa durante la ejecución de multiplicaciones simples se ha relacionado con la activación de una red de representación motora digital. De hecho, la corteza cerebelosa precentral se vincula con el aprendizaje de secuencias de movimientos realizadas con los dedos [54] y con la manipulación de objetos en tres dimensiones [55].

Por último, se ha propuesto que el núcleo caudado participaría también en el procesamiento numérico y el cálculo, aunque se desconoce cuál sería exactamente su papel. Se ha observado su implicación en tareas de cálculo aritmético complejo [13], hallazgo replicado en otras investigaciones, donde se estudia el efecto del entrenamiento en la resolución de problemas aritméticos [56]. En concreto, se observa una mayor activación del núcleo caudado cuando los problemas son novedosos (no entrenados) respecto a los entrenados. En relación con los estudios con pacientes con lesiones en el estriado, se observa un peor rendimiento en los problemas aritméticos complejos que requieren más de un paso para su resolución [57]. Todavía no queda claro si la participación del núcleo caudado en este tipo de tareas se relacionaría específicamente con el cálculo, o si, por el contrario, se debería a su implicación en los circuitos frontosubcorticales, que intervienen en las funciones ejecutivas y de memoria de trabajo [58], necesarias para resolver problemas aritméticos complejos. En este sentido, se ha hallado la activación del núcleo caudado durante la manipulación (respecto al mantenimiento) de información verbal no numérica [59]. Sería necesario seguir investigando para dilucidar el papel de dicha estructura en el cálculo aritmético.

Conclusiones

La aplicación de las técnicas de neuroimagen, en especial la resonancia magnética funcional, en el estudio del procesamiento numérico y el cálculo ha supuesto un avance notable en la investigación, ya que ha permitido establecer las bases neurales sugeridas en los modelos cognitivos existentes de procesamiento numérico, y en especial del modelo del triple código. Asimismo, se ha evidenciado su utilidad en el estudio del sustrato neural de los déficit en dichas capacidades.

Los estudios realizados hasta la actualidad confirman la relevancia del lóbulo parietal en el procesamiento aritmético. Distintas zonas de esta región parecen desempeñar diferentes funciones. Concretamente, se ha hallado un aumento de la activación del surco intraparietal en tareas de cálculo aproximado respecto a cálculo exacto, lo que parece indicar la importancia de esta región en tareas que requieren una representación interna de las magnitudes. En cambio, el giro angular sería más importante en el procesamiento de las tareas aritméticas dependientes del lenguaje, tras observarse su activación en tareas de cálculo simple y propiamente lingüísticas. El sistema parietal posterior superior se vincularía a aspectos atencionales de tipo espacial.

Numerosos estudios han demostrado la intervención de otras regiones cerebrales en la realización de tareas aritméticas, donde se destaca la implicación de regiones prefrontales y subcorticales (cerebelo y ganglios basales).

Pocos estudios han abordado sistemáticamente las bases neurales del procesamiento numérico en pacientes con discalculia del desarrollo, un trastorno del aprendizaje que afecta a la correcta adquisición y ejecución de las habilidades aritméticas. En dichos pacientes se evidencia una menor activación del surco intraparietal izquierdo, así como la presencia de hipodensidad en la sustancia gris del surco intraparietal derecho. Estos hallazgos parecen intervenir en los déficit en el cálculo de estos pacientes, si bien se apunta la posibilidad de que exista algún gen del cromosoma X implicado.

Aunque las técnicas de neuroimagen han aportado una valiosa información sobre las bases neurales del procesamiento numérico y del cálculo, se requieren más estudios para establecer conclusiones válidas y con aplicabilidad clínica. Asimismo, la relación del sustrato neural del procesamiento numérico con los déficit neuropsicológicos observados en pacientes con acalculia y discalculia del desarrollo debe contribuir en un futuro cercano a sensibilizar hacia su existencia y la necesaria detec-

ción temprana. Esto puede facilitar el diseño de un abordaje psicopedagógico más adecuado y eficaz, que permita compensar los déficit en el procesamiento aritmético, con la consecuente mejora en el rendimiento académico de estos pacientes y en su integración en la vida diaria.

Bibliografía

- Butterworth B. The development of arithmetical abilities. *J Child Psychol Psychiatry* 2005; 46: 3-18.
- Deloche G, Willmes K. Cognitive neuropsychological models of adult calculation and number processing: the role of the surface format of numbers. *Eur Child Adolesc Psychiatry* 2000; 9: 27-40.
- Rohlf-Domínguez P. Estado actual de la actividad científica del grupo de Aquisgrán sobre el procesamiento numérico. *Rev Neurol* 2008; 46: 299-304.
- McCloskey M, Caramazza A, Basili A. Cognitive mechanisms in number processing and calculation: evidence from dyscalculia. *Brain Cogn* 1985; 4: 171-96.
- Dehaene S, Cohen L. Towards an anatomical and functional model for number processing. *Math Cogn* 1995; 1: 83-120.
- Kosc L. Psychology and psychopathology of mathematical abilities. *Stud Psychol* 1970; 12: 159-62.
- Ardila A, Roselli M. Acalculia and dyscalculia. *Neuropsychol Rev* 2002; 12: 179-231.
- Egel E, Sterzer P, Russ MO, Giraud AL, Kleinschmidt A. A supramodal number representation in human intraparietal cortex. *Neuron* 2003; 37: 719-25.
- Thioux M, Pesenti M, De Volder A, Seron X. Category-specific representation and processing of number and animal names across semantic tasks: a PET study. *Neuroimage* 2002; 13 (Suppl 1): S617.
- Dehaene S, Spelke E, Stanescu R, Pinel P, Tsivkin S. Sources of mathematical thinking: behavioural and brain-imaging evidence. *Science* 1999; 284: 970-4.
- Fias W, Lammertyn J, Caessens B, Orban GA. Processing of abstract ordinal knowledge in the horizontal segment of the intraparietal sulcus. *J Neurosci* 2007; 27: 8952-6.
- Fias W, Lammertyn J, Reynvoet B, Dupont P, Orban GA. Parietal representation of symbolic and nonsymbolic magnitude. *J Cogn Neurosci* 2003; 15: 47-56.
- Menon, V, Rivera SM, White CD, Glover GH, Reiss AL. Dissociating prefrontal and parietal cortex activation during arithmetic processing. *Neuroimage* 2000; 12: 357-65.
- Gruber O, Indefrey P, Steinmetz H, Kleinschmidt A. Dissociating neural correlates of cognitive components in mental calculation. *Cerebral Cortex* 2001; 11: 350-9.
- Ansari D, Gracia N, Lucas E, Halmon K, Dhital B. Neural correlates of symbolic number processing in children and adults. *Brain Imaging* 2005; 16: 1769-73.
- Cantlon JF, Brannon, EM, Carter EJ, Pelphrey KA. Functional imaging of numerical processing in adults and 4-y-old children. *PLoS Biol* 2006; 5: 844-54.
- Piazza M, Izard V, Pinel P, Le Bihan D, Dehaene S. Tuning curves for approximate numerosity in the human intraparietal sulcus. *Neuron* 2004; 44: 547-55.
- Kucian K, Loenneker T, Dietrich T, Mengia D, Martin E, Von Aster M. Impaired neural networks for approximate calculation in dyscalculic children: a functional MRI study. *Beh Brain Functions* 2006; 2: 31-47.
- Isaacs EB, Edmonds CJ, Lucas A, Gadian DG. Calculation difficulties in children of very low birthweight: a neural correlate. *Brain* 2001; 124: 1701-7.
- Levy LM, Reis IL, Grafman J. Metabolic abnormalities detected by 1H-MRS in dyscalculia and dysgraphia. *Neurology* 1999; 53: 639-41.
- Ross JL, Zinn A, McCauley E. Neurodevelopmental and psychosocial aspects of Turner syndrome. *Ment Retard Dev Disabil Res Rev* 2000; 6: 135-41.
- Bruandet M, Molko N, Cohen L, Dehaene S. A cognitive characterization of dyscalculia in Turner syndrome. *Neuropsychologia* 2004; 42: 288-98.
- Molko N, Cachia A, Rivière D, Mangin JF, Bruandet M, Le Bihan D, et al. Functional and structural alterations of the intraparietal sulcus in a developmental dyscalculia of genetic origin. *Neuron* 2003; 40: 847-58.
- Rivera SM, Menon V, White CD, Glaser B, Reiss AL. Functional brain activation during arithmetic processing in females with fragile X syndrome is related to FMR1 protein expression. *Hum Brain Mapping* 2002; 16: 206-8.
- Olson EC, Walsh CA. Smooth, rough and upside-down neocortical development. *Curr Opin Genet Dev* 2002; 12: 320-7.
- Hubbard EM, Piazza M, Pinel P, Dehaene S. Interactions between number and space in parietal cortex. *Nat Rev Neurosci* 2005; 6: 435-48.
- Price C. The functional anatomy of word comprehension and production. *Trend Cogn Sci* 1998; 2: 281-8.
- Dehaene S, Piazza M, Pinel P, Cohen L. Three parietal circuits for number processing. *Cogn Neuropsychol* 2003; 20: 487-506.
- Grabner RH, Ansari D, Reishofer G, Stern E, Ebner F, Neuper C. Individual differences in mathematical competence predict parietal brain activation during mental calculation. *Neuroimage* 2007; 38: 346-56.
- Kalaman D, Lefevre JA. Working memory demands of exact and approximate addition. *Eur J Cogn Psychol* 2007; 19: 187-212.
- Stanescu-Cosson R, Pinel P, Van de Moortele PF, Le Bihan D, Cohen L, Dehaene S. Cerebral bases of calculation processes: impact of number size on the cerebral circuits for exact and approximate calculation. *Brain* 2000; 123: 2240-55.
- Göbel SM, Rushworth MF, Walsh V. Inferior parietal rTMS affects performance in addition task. *Brain* 2006; 129: 774-81.
- Delazer M, Domahs F, Bartha L, Brenneis C, Lochy A, Trieb T, et al. Learning complex arithmetic. A fMRI study. *Cogn Brain Res* 2003; 18: 76-88.
- Klein E, Nuerk HC, Wood G, Knops A, Willmes K. The exact vs. approximate distinction in numerical cognition may not be exact, but only approximate: how different processes work together in multi-digit addition. *Brain Cogn* 2009; 69: 369-81.
- Göbel SM, Walsh V, Rushworth MF. The mental number line and the human angular gyrus. *Neuroimage* 2001; 14: 1278-89.
- Pinel P, Dehaene S, Riviere D, LeBihan D. Modulation of parietal activation by semantic distance in a number comparison task. *Neuroimage* 2001; 14: 1013-26.
- Lee KM. Cortical areas differentially involved in multiplication and subtraction: a functional magnetic resonance imaging study and correlation with a case of selective acalculia. *Cognition* 2000; 83: 63-8.
- Piazza M, Mechelli A, Butterworth B, Price CJ. A subitizing and counting implemented as separate or functionally overlapping processes? *Neuroimage* 2002; 15: 435-46.
- Kaufmann L, Vogel SE, Wood G, Kremser C, Schocke M, Zimmerhackl LB, et al. A developmental fMRI study of nonsymbolic numerical and spatial processing. *Cortex* 2008; 44: 376-85.
- Yeh YY, Kuo BC, Liu HL. The neural correlates of attention orienting in visuospatial working memory for detecting feature and conjunction changes. *Brain Res* 2007; 1130: 146-57.
- Müller NG, Knight RT. The functional neuroanatomy of working memory: contributions of human brain lesion studies. *Neuroscience* 2006; 139: 51-8.
- Menon V, Mackenzie K, Rivera SM, Reiss AL. Prefrontal cortex involvement in processing incorrect arithmetic equations: evidence from event-related fMRI. *Hum Brain Mapping* 2002; 16: 119-30.

43. Pesenti M, Zago L, Crivello F, Mellet E, Samson D, Duroux B, et al. Mental calculation in a prodigy is sustained by right prefrontal and mental temporal areas. *Nat Neurosci* 2001; 1: 103-7.
44. Cowell SE, Egan CF, Code C, Harasty J, Watson JDG. The functional neuroanatomy of simple calculation and number repetition: a parametric PET activation study. *Neuroimage* 2000; 12: 565-73.
45. Kong J, Wang Ch, Kwong K, Vangel M, Chua E, Gollub R. The neural substrate of arithmetic operations and procedure complexity. *Cogn Brain Res* 2005; 22: 397-405.
46. Allman JM, Hakeem A, Erwin JM, Nimchinsky E, Hof P. The anterior cingulate cortex. The evolution of an interface between emotion and cognition. *Ann N Y Acad Sci* 2001; 935: 107-17.
47. O'Hare ED, Lu LH, Houston SM, Bookheimer SY, Sowell ER. Neurodevelopmental changes in verbal working memory load-dependency: an fMRI investigation. *Neuroimage* 2008; 42: 1678-85.
48. Kawashima R, Taira M, Okita K, Inoue K, Tajima N, Yoshida H, et al. A functional MRI study of simple arithmetic: a comparison between children and adults. *Cogn Brain Res* 2004; 18: 225-31.
49. Rivera SM, Reiss AL, Eckert MA, Menon V. Developmental changes in mental arithmetic: evidence for increased functional specialization in the left inferior parietal cortex. *Cereb Cortex* 2005; 15: 1779-90.
50. Nieder A, Freedman DJ, Miller EK. Representation of the quantity of visual items in the primate prefrontal cortex. *Science* 2002; 297: 1708-11.
51. Nieder A, Diester I, Tudusciuc O. Temporal and spatial enumeration processes in the primate parietal cortex. *Science* 2006; 313: 1431-5.
52. Zago L, Pesenti M, Mellet E, Crivello F, Mazoyer B, Tzourio-Mazoyer N. Neural correlates of simple and complex mental calculation. *Neuroimage* 2001; 13: 314-27.
53. Etard O, Mellet E, Papathanassiou D, Benali K, Houdé O, Mazoyer B, et al. Picture naming without Broca's and Wernicke's area. *Neuroreport* 1999; 11: 617-21.
54. Seitz RJ, Roland PE. Learning of sequential finger movements in man: a combined kinematic and positron emission tomography (PET) study. *Eur J Neurosci* 1992; 4: 154-65.
55. Binkofski F, Buccino G, Stephan KM, Rizzolatti G, Seitz RJ, Freund HJ. A parieto-premotor network for object manipulation: evidence from neuroimaging. *Exp Brain Res* 1999; 128: 210-3.
56. Ischebeck A, Zamarian L, Egger K, Schocke M, Delazer M. Imaging early practice effects in arithmetic. *Neuroimage* 2007; 36: 993-1003.
57. Benke T, Delazer M, Bartha L, Auer A. Basal ganglia lesions and the theory of fronto-subcortical loops. Neuropsychological findings in two patients with left caudate lesions. *Neurocase* 2003; 9: 70-85.
58. Alexander GE, DeLong MR, Strick PL. Parallel organization of functionally segregated circuits linking basal ganglia and cortex. *Annu Rev Neurosci* 1986; 9: 357-81.
59. Lewis SJ, Dove A, Robbins TW, Barker RA, Owen AM. Striatal contributions to working memory: a functional magnetic resonance imaging study in humans. *Eur J Neurosci* 2004; 19: 755-60.

Neural bases of numerical processing and calculation

Aim. To review the findings about neural correlates of number processing and arithmetic calculation, as well as the neurostructural and neurofunctional imaging findings in patients with difficulties in this kind of abilities.

Development. The parietal lobe and specifically, the horizontal segment of the intraparietal sulcus, has become specialized in the internal representation of quantities, the abstract processing of magnitudes and the relation between them. On the other hand, the angular gyrus takes part in the verbal processing of certain tasks called arithmetical facts (for instance, multiplication tables and additions of small quantities). Prefrontal cortex, posterior part of temporal lobe, cingulate cortex and several subcortical regions are also involved in number processing. Empirical data have provided theoretical and anatomical models for number processing and calculation of which the Triple Code Model is currently the most accepted one. Moreover, implementation of neuroimaging techniques has demonstrated that patients who reported difficulties in numerical tasks show structural and functional involvement of the intraparietal sulcus.

Conclusions. Neuroimaging techniques have allowed to specifying the neural basis of number processing and calculation. These findings can increase our knowledge of developmental dyscalculia and its neuroanatomical and neurofunctional correlates. In the future, imaging and neuropsychological data could lead us to more accurate diagnosis methods and better educational programs, in order to improve numerical abilities of patients affected by dyscalculia.

Key words. Acalculia. Angular gyrus. Calculation. Dyscalculia. fMRI. Frontal lobe. Intraparietal sulcus. Number processing.