

Modelos de funciones y control ejecutivo (II)

J. Tirapu-Ustárroz^a, A. García-Molina^b, P. Luna-Lario^a,
T. Roig-Rovira^b, C. Pelegrín-Valero^c

MODELOS DE FUNCIONES Y CONTROL EJECUTIVO (II)

Resumen. Introducción. Los modelos actuales de funciones ejecutivas nos permiten afirmar que este constructo aglutina una gran cantidad de procesos y subprocesos ligados a su vez a distintas regiones cerebrales en general y a la corteza prefrontal en particular. Datos recientes apuntan a que diferentes regiones de la corteza prefrontal pueden mediar en distintos aspectos implicados en el funcionamiento ejecutivo. Desarrollo. El propósito de este artículo es realizar una revisión de los principales modelos de funcionamiento ejecutivo con el fin de arrojar luz sobre este controvertido constructo. Los modelos planteados realizan aproximaciones a una misma realidad desde perspectivas diferentes, obviando, en algunos casos, partes de esta realidad. En esta segunda parte se revisan la teoría del filtro dinámico, el modelo de los ejes diferenciales en el control ejecutivo, la teoría de la complejidad cognitiva y control, la hipótesis de la representación jerárquica, el modelo de control atencional, el sistema atencional supervisor y la hipótesis de la entrada. Conclusiones. Los resultados obtenidos en los estudios revisados nos permiten afirmar que el constructo 'funciones ejecutivas' puede dividirse en subprocesos para su mejor comprensión, evaluación e intervención. Cada uno de estos subprocesos parece estar relacionado con regiones específicas de la corteza prefrontal, si bien una misma región puede estar implicada en distintos aspectos del funcionamiento ejecutivo en diferentes momentos temporales. [REV NEUROL 2008; 46: 742-50]

Palabras clave. Complejidad cognitiva y control. Control atencional. Ejes diferenciales. Filtro dinámico. Hipótesis de la entrada. Representación jerárquica. Sistema atencional supervisor. Teoría integradora.

INTRODUCCIÓN

Términos como 'funcionamiento ejecutivo' o 'control ejecutivo' hacen referencia a una serie de mecanismos implicados en la optimización de los procesos cognitivos orientados hacia la resolución de situaciones complejas. Estos procesos comprenden diversos componentes, entre los que cabe destacar la memoria de trabajo, como capacidad para mantener la información *on line*, la orientación y adecuación de los recursos atencionales, la inhibición de respuestas inapropiadas en determinadas circunstancias y la monitorización de la conducta en referencia a estados motivacionales y emocionales del organismo. De manera más concreta, las funciones ejecutivas pueden agruparse en torno a una serie de componentes como son las capacidades implicadas en la formulación de metas, las facultades empleadas en la planificación de los procesos y las estrategias para lograr los objetivos y las aptitudes para llevar a cabo esas actividades de una forma eficaz. Sin embargo, los actuales modelos de funcionamiento ejecutivo nos permiten ir más allá y afirmar que este constructo aglutina una gran cantidad de procesos y subprocesos ligados, a su vez, a distintas regiones cerebrales en general y a la corteza prefrontal en particular.

En la primera parte de este artículo revisamos algunos modelos que tratan de precisar y explicar este poliédrico constructo; en concreto, los modelos de acontecimiento complejo estructurado (Grafman), codificación adaptativa (Duncan), información contextual (Cohen), memoria de trabajo (Baddeley, Petrides, Goldman-Rakic), modelos factoriales (Miyake) y teoría in-

tegradora (Miller y Cohen). Es propósito de esta segunda parte revisar los modelos de la teoría del filtro dinámico (Shimamura), la teoría de la complejidad cognitiva y control (Zelazo), el modelo de los ejes diferenciales en el control ejecutivo (Koechlin), la hipótesis de la representación jerárquica (Fuster), el modelo de control atencional (Stuss), el sistema atencional supervisor (Shallice) y la hipótesis de la entrada (Christoff, Burgess).

TEORÍA DEL FILTRO DINÁMICO

Para Shimamura [1,2], la corteza prefrontal sería la responsable de controlar y monitorizar la información, procesándola a través de un mecanismo de filtro. Según este autor, cuatro aspectos del control ejecutivo caracterizan al proceso de filtrado de la información: selección, mantenimiento, actualización y redirección. La selección hace referencia a la habilidad para focalizar la atención en las características perceptuales o representaciones de la memoria que se activan. El mantenimiento se refiere a la capacidad de mantener activa la información seleccionada (ejemplo de ello serían las tareas de *span* de dígitos). La actualización implicaría procesos de modulación y reordenación de la información en la memoria de trabajo (prueba de dígitos inversos). Por último, la redirección se refiere a la capacidad para alternar procesos cognitivos —el test de clasificación de tarjetas de Wisconsin (*Wisconsin Card Sorting Test*, WCST) sería, para el autor, un buen ejemplo de este proceso—. La teoría del filtro dinámico sugiere que estos cuatro procesos de control ejecutivo pueden describirse en términos de interrelación entre la corteza prefrontal y regiones de la corteza posterior. En términos cognitivos, las regiones prefrontales monitorizan la actividad de regiones posteriores y controlan esta activación a través de circuitos recurrentes. Dicha retroalimentación permite seleccionar y mantener cierta activación y establecer filtros (inhibiendo, por ejemplo, cierta información). La activación de las áreas corticales posteriores produciría una 'cacofonía' de señales neuronales en respuesta a la información sensorial y a la activación de la

Aceptado tras revisión externa: 30.04.08.

^a Unidad de Rehabilitación Neurológica. Clínica Ubarmin. Fundación Argibide. Elcano, Navarra. ^b Institut Universitari de Neurorehabilitació Guttmann-UAB. Badalona, Barcelona. ^c Servicio de Psiquiatría. Hospital San Jorge. Huesca, España.

Correspondencia: Dr. Javier Tirapu Ustárroz. Unidad de Rehabilitación Neurológica. Clínica Ubarmin. E-31486 Elcano (Navarra). E-mail: jtirapu@cfnavarra.es

© 2008, REVISTA DE NEUROLOGÍA

memoria, mientras que la corteza prefrontal sería responsable de organizar estas señales manteniendo activadas unas e inhibiendo otras. Shimamura propone que los cuatro aspectos del control ejecutivo (selección, mantenimiento, actualización y redirección) pueden entenderse desde las diversas propiedades del filtro: aplicar un filtro sería seleccionar información; sostener un filtro activo se relacionaría con el mantenimiento, y alternar entre filtros haría referencia a la actualización y redirección de la información.

La teoría del filtro dinámico se postula con el objetivo de entender el funcionamiento de la corteza prefrontal, sirviendo como modelo de control ejecutivo que permite explicar algunas alteraciones cognitivas propias de pacientes con lesiones prefrontales, a la vez que se relaciona con otros modelos y datos de neuroimagen funcional [3-6]. Esta teoría explicaría los procesos cognitivos relacionados con la corteza prefrontal dorsolateral, mientras que la corteza orbitofrontal (COF) se hallaría relacionada en mayor medida con la selección e inhibición activa de circuitos neuronales asociados con las respuestas emocionales, es decir, con la capacidad de asociar eventos sensoriales con su valor hedónico (muy relacionado con el concepto de marcador somático) [7]. En este sentido, Rolls [8-11] plantea un modelo basado en las funciones de la COF y sus conexiones. El mecanismo general de funcionamiento de este sistema consiste en hacer posible el aprendizaje y reaprendizaje de forma rápida de los cambios en las contingencias ambientales, es decir, la adaptación a los cambios del entorno. En concreto, las situaciones en las que participa son aquellas que implican recompensas y castigos, esto es, contextos emocionales. Este mecanismo tiene dos partes. Por un lado, la COF asocia estímulos con recompensas o castigos; por otro, se encarga de modificar estas asociaciones cuando se produce un cambio en las contingencias (p. ej., un estímulo que antes era reforzante ahora se convierte en aversivo), fenómeno conocido como extinción e inversión. La COF contiene representaciones de los estímulos que provienen de distintas modalidades sensoriales. Estas representaciones son informaciones sobre el valor reforzante o aversivo de dichos estímulos. La COF se activa diferencialmente ante los distintos estímulos, en función de las consecuencias que estén asociadas a cada estímulo.

TEORÍA DE LA COMPLEJIDAD COGNITIVA Y CONTROL

El desarrollo de las funciones ejecutivas durante la infancia implica la aparición de una serie de capacidades cognitivas que han de permitir al niño:

- Mantener información, manipularla y actuar en función de ésta.
- Autorregular su conducta, logrando actuar de forma reflexiva y no impulsiva.
- Adaptar su comportamiento a los cambios que pueden producirse en el entorno.

De acuerdo con la teoría de la complejidad cognitiva y control de Zelazo et al [12-14], la aparición de estas capacidades cognitivas responde al incremento progresivo en la complejidad de las reglas que el niño puede formular y aplicar en la resolución de problemas, lo cual permite que éste adquiera gradualmente mayor control ejecutivo. Según Zelazo et al, estos cambios son posibles gracias al desarrollo biológicamente determinado del

grado en el que los niños pueden reflejarse conscientemente en las reglas que representan (p. ej., de sólo pensar hacer algo, a saber que están pensando hacer algo, a saber que ellos saben, y así sucesivamente).

Con el objetivo de estudiar las reglas empleadas por el niño para gobernar su conducta, Zelazo et al han creado el *Dimensional Change Card Sort* (DCCS) [15,16]. En esta prueba, el niño debe clasificar una serie de tarjetas de acuerdo con la forma o color de los dibujos que contienen (p. ej., estrella roja, camión azul, etc.). Los resultados muestran que los niños de 3 años de edad presentan dificultades para cambiar de regla clasificatoria. Así, por ejemplo, si inicialmente se le solicita que clasifique las tarjetas por la dimensión 'color' ('pon las tarjetas rojas aquí y las azules allí') y posteriormente que lo haga por la dimensión 'forma' (pon las estrellas aquí y los camiones allí'), un niño de 3 años continúa clasificando las tarjetas según la dimensión inicial (en este caso, el color). No es hasta los 4 años cuando el niño cambia de dimensión sin dificultad. Esta capacidad para utilizar un par de reglas arbitrarias constituye el paso previo a la adquisición de la habilidad para integrar dos pares incompatibles de reglas en un solo sistema de reglas (generalmente alrededor de los 5 años). Estos cambios tienen implicaciones significativas en la conducta del niño: le permiten formular y usar juegos de reglas más complejos para regular su conducta, al tiempo que le proporcionan las habilidades básicas que necesitan para poder razonar y considerar las perspectivas de otras personas, así como predecir su comportamiento.

A partir de los hallazgos obtenidos en los estudios sobre el desarrollo de las funciones ejecutivas y la maduración de la corteza prefrontal, Zelazo et al [14] proponen diferenciar los aspectos ejecutivos de carácter emocional y motivacional (*hot executive functions*) de aquellos aspectos ejecutivos puramente cognitivos (*cool executive functions*). Las *hot executive functions* se relacionan con el sistema afectivo ventral, y la COF es la pieza clave de este sistema, mientras que las *cool executive functions* dependen del sistema ejecutivo dorsal formado por la corteza prefrontal dorsolateral y la corteza parietal lateral, entre otras regiones cerebrales. Según estos autores, y basándose en las teorías de Metcalfe y Mischel [17], en los sujetos sanos el sistema ejecutivo dorsal y el sistema afectivo ventral interactúan como parte de una red neuronal crítica para la autorregulación del comportamiento. El equilibrio entre ambos sistemas condicionaría la capacidad del individuo para regular su comportamiento gracias a la integración de sus necesidades y la información procedente del mundo exterior. La alteración de cualquiera de estos sistemas merma la capacidad de control del sujeto, y sus manifestaciones son diferentes en función del sistema afectado. La alteración del sistema ejecutivo dorsal produce el denominado síndrome disejecutivo, mientras que la afectación del sistema afectivo ventral ocasiona esencialmente alteraciones comportamentales.

MODELO DE LOS EJES DIFERENCIALES EN EL CONTROL EJECUTIVO

Koechlin et al plantean un modelo que explica la manera en que la corteza prefrontal sustenta las funciones complejas de manera diferenciada. Este modelo se basa en dos ejes diferenciales: uno anterior-posterior y otro medial-lateral [18-23]. Respecto al primer eje, la corteza prefrontal se diferencia funcionalmente, de manera que las funciones cognitivas menos complejas dependen

de zonas posteriores, y conforme van aumentando en complejidad, dependen de áreas anteriores (arquitectura en cascada del control ejecutivo). Koechlin et al, tras realizar estudios con resonancia magnética funcional (RMf), concluyen que dicho nivel de complejidad se relaciona selectivamente con la activación de la región polar de la corteza prefrontal. Cuando los sujetos tienen en mente un objetivo principal (al tiempo que ejecutan los subobjetivos necesarios para alcanzarlo), las regiones de la corteza prefrontal polar se activan bilateralmente. Ningún sujeto puede activar estas regiones manteniendo en mente un objetivo a lo largo del tiempo (memoria de trabajo) o asignando los recursos atencionales sucesivamente entre objetivos alternantes (tarea dual). La corteza prefrontal polar mediaría la capacidad de mantener en mente objetivos a la vez que se exploran y procesan subobjetivos secundarios. En dicho estudio se corroboraron hallazgos anteriores, según los cuales la ejecución de tareas duales implica selectiva y bilateralmente a la corteza prefrontal dorsolateral posterior, a la circunvolución frontal media y a la corteza parietal lateral. La activación frontopolar no se relacionó con variaciones en cada uno de los esfuerzos mentales aislados.

La propuesta de Koechlin et al describe la organización anterior-posterior de la corteza prefrontal lateral (CPFL) en el control cognitivo, permitiendo un avance importante en la comprensión del sustrato neuroanatómico del funcionamiento ejecutivo. El modelo postula que la CPFL está organizada como una cascada de representaciones que se extienden desde la corteza premotora hasta las regiones más anteriores de la CPFL. Estas representaciones realizan el tratamiento de diferentes señales necesarias para el control de las acciones. En esta arquitectura en cascada, el reclutamiento de procesos de control desde zonas más posteriores hacia zonas más anteriores dependería de la estructura temporal de las representaciones que relacionan la acción con las señales que la determinan. El modelo en cascada presenta la gran ventaja de proponer una descripción del funcionamiento de la corteza prefrontal basada en procesos cognitivos elementales, y postula cómo esos diferentes procesos se coordinan en la corteza prefrontal (Fig. 1).

El modelo distingue cuatro niveles de control de la acción:

- *Sensorial*: en la base de esta cascada se encuentra el control sensorial, asociado a la corteza premotora e implicado en la selección de acciones motoras en respuesta a estímulos.
- *Contextual*: las regiones caudales de la CPFL están implicadas en el control contextual, es decir, en la activación de representaciones premotoras, las asociaciones estímulo-respuestas, en función de las señales contextuales perceptivas que acompañan la aparición del estímulo.
- *Episódico*: las regiones rostrales de la CPFL están implicadas en el control episódico, es decir, en la activación de las representaciones antes mencionadas (las tareas o conjunto coherente de asociaciones estímulo-respuestas evocadas en

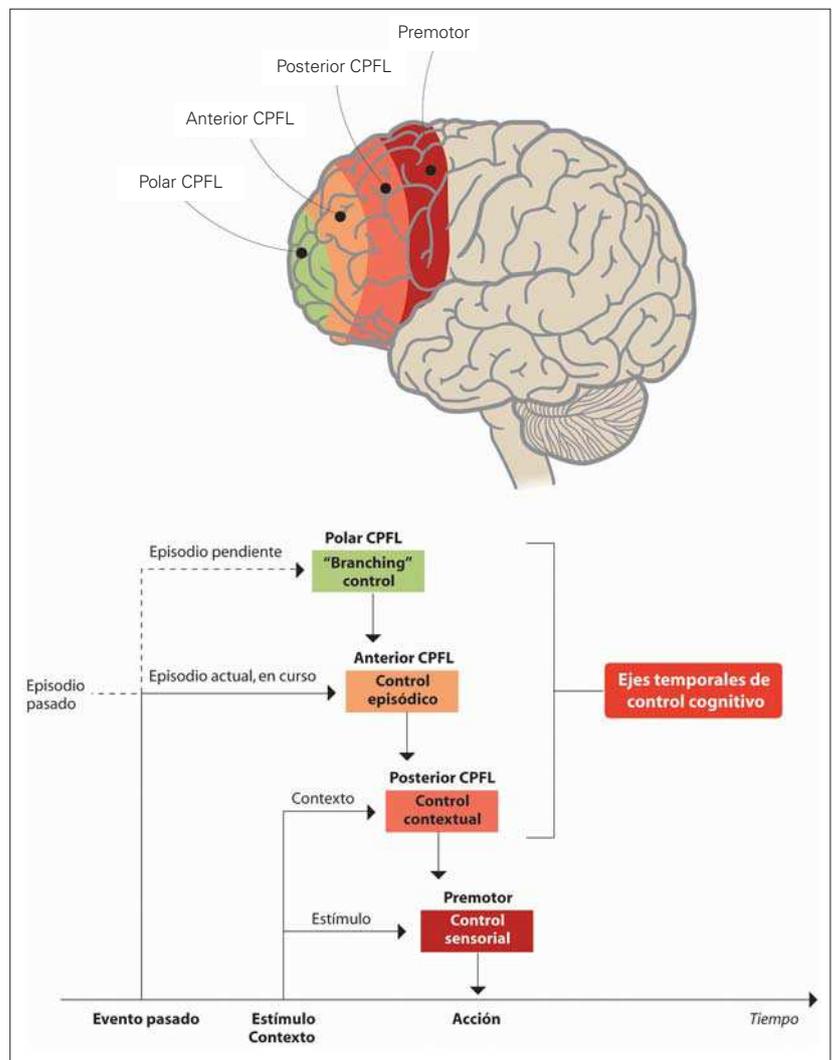


Figura 1. Arquitectura en cascada del control ejecutivo postulada por Koechlin et al.

un mismo contexto), en función del transcurso temporal en el cual los estímulos aparecen, es decir, de los eventos que se produjeron previamente.

- *Branching*: las regiones más anteriores de la CPFL, llamadas también polares (área 10 de Brodmann), estarían implicadas en el *branching*, es decir, en la activación de las representaciones prefrontales rostrales (episodios de comportamientos o planes de acción) en función de los planes de acciones que se están desarrollando concomitantemente. El *branching* se concibe como un proceso que integra memoria operativa con recursos atencionales para la consecución de actividades de mayor complejidad que las tareas duales o la función de respuesta demorada.

Este proceso es, de alguna manera, la suma de ambas capacidades cuando se ejecutan paralelamente. Estos niveles de tratamiento diferentes reciben información sobre los estímulos desde las regiones asociativas posteriores. Así, las regiones prefrontales reciben información sobre el estímulo y su contexto externo, y sobre los episodios temporales en los que se presenta el estímulo. Teniendo en cuenta las conexiones anatómicas de la corteza prefrontal, el modelo postula una cascada de control

que se extiende desde las regiones anteriores hasta las regiones posteriores de al CPFL, y estas últimas regiones están bajo el control de las primeras. Cada vez que suena el teléfono y estamos en nuestra casa, lo normal es que lo cojamos y contestemos, ya que así estamos respondiendo al control sensorial y, en consecuencia, ejecutando la acción correspondiente. Ahora bien, si nos encontramos en la casa de un amigo ya no responderemos al teléfono cuando suene porque entrará en funcionamiento la siguiente etapa de la cascada, determinada por el contexto, que nos indicará lo inadecuado de hacerlo. Si, por el contrario, nuestro amigo nos hubiese solicitado que, en caso de sonar el teléfono, contestáramos, entonces funcionaría el control episódico, relacionado con los eventos previos al estímulo. Por último, si estuviéramos leyendo y sonara el teléfono, seríamos capaces de cogerlo y contestar, y continuar después con la lectura allí donde la habíamos dejado, porque, gracias al nivel del *branching*, podemos interrumpir momentáneamente una acción para realizar otra y volver posteriormente a la primera.

El segundo eje diferencial propuesto por Koechlin et al, el medial-lateral, hace referencia a la corteza prefrontal anterior y a su implicación en la diferenciación entre el procesamiento de actividades conforme a expectativas internas del sujeto y el procesamiento de actividades que dependen de contingencias ambientales y que no están vinculadas a expectativas internas. Mediante RMf, Koechlin et al han hallado que la corteza prefrontal anterior medial, junto al estriado ventral, se activa ante tareas que se desarrollan en secuencias que son esperadas, mientras que tanto la corteza prefrontal anterior lateral como el estriado dorsolateral se activan ante tareas que se desarrollan mediante sucesos y secuencias inesperadas para el sujeto. Cuando el sujeto va descubriendo progresivamente la lógica de lo que está sucediendo en el transcurso de la tarea, se activa la región prefrontal mediopolar. Dicha disociación se observa fundamentalmente en la región prefrontal polar, que es la encargada del procesamiento ejecutivo de mayor complejidad.

HIPÓTESIS DE LA REPRESENTACIÓN JERÁRQUICA DE LOS LÓBULOS FRONTALES

Fuster publicó a principios de los años ochenta su teoría general sobre la corteza prefrontal, afirmando que el papel fundamental de esta región cerebral es la estructuración temporal de la conducta. Según este autor, dicha estructuración se llevaría a término mediante la coordinación de tres funciones subordinadas:

- Una función retrospectiva de memoria a corto plazo provisional.
- Una función prospectiva de planificación de la conducta.
- Una función consistente en el control y la supresión de las influencias internas y externas capaces de interferir en la formación de patrones.

Posteriormente, Fuster [24-26] ha postulado la existencia de una representación jerárquica en la mediación del lóbulo frontal en la ejecución de las acciones: desde las neuronas motoras, los núcleos motores, el cerebelo, el tálamo, los ganglios basales y la corteza frontal. Al mismo tiempo, esta última también se organizaría jerárquicamente: la corteza motora primaria mediaría en la representación y ejecución de movimientos esqueléticos; la corteza premotora actuaría en la programación de los movimientos más complejos, que implican meta y trayectoria, y la corteza prefrontal actuaría a través de la distribución de redes de

neuronas cuya actividad puede verse 'limitada' por la coincidencia temporal de la actividad y el *input* a través de tres funciones cognitivas básicas:

- La memoria a corto plazo o memoria de trabajo para la retención provisional de información para una acción prospectiva (función ligada a la corteza prefrontal dorsolateral).
- La selección y preparación de una conducta o acto motor particular (también relacionado con la actividad de la corteza dorsolateral).
- El control inhibitorio para suprimir las interferencias y para eliminar aquello que es irrelevante (función relacionada con la COF).

Para este autor, las funciones cognitivas emergen de la actividad de procesamiento de información en redes distribuidas a lo largo de la corteza. Su concepto de redes neuronales representa esquemas de acción pasados y planificados para el futuro, lo cual sugiere que la organización temporal afecta a los procesos perceptivos, a la acción y a la cognición, dentro de una secuencia elaborada para alcanzar una meta. En la base de este proceso encontramos cuatro mecanismos fundamentales:

- *Control inhibitorio*: componente de control y supresión de interferencias externas e internas que puedan actuar como distractores (función localizada en la corteza orbitomedial y en regiones corticosubcorticales).
- *Memoria operativa (basada en el modelo de memoria de trabajo de Baddeley)*: activación de redes neuronales corticales de memoria a largo plazo y reverberación de la actividad entre los componentes corticales frontales y posteriores de estas redes.
- *Set preparatorio*: cumple una función similar a la memoria operativa pero de forma prospectiva, preparando al organismo para la acción.
- *Mecanismo de supervisión*: se trata de un mecanismo de re-orientación que se basa en que todos los planes de acción son ejecutados en un ciclo de acción-percepción; este proceso constante va registrando los cambios en el entorno introduciendo modificaciones en los planes de acción.

Estos mecanismos se organizan de la siguiente forma: la corteza prefrontal facilita la activación de las redes implicadas en la recepción de señales sensoriales y la ejecución de acciones motoras; la memoria operativa asegura el mantenimiento de la atención hacia la representación de estímulos recientes; por su parte, el *set* preparatorio activa los patrones de acción que van a ser ejecutados. Cuando todos estos procesos trabajan de forma simultánea, especialmente la memoria operativa y el *set* preparatorio, el mecanismo de supervisión asegura una correcta integración de los planes de acción a lo largo del tiempo.

SISTEMA ATENCIONAL SUPERVISOR

Norman y Shallice [27-29] presentan en 1986 un modelo teórico de la atención en el contexto de la acción, donde el comportamiento humano se mediatiza por ciertos esquemas mentales que especifican la interpretación de las entradas o *inputs* externos y la subsiguiente acción o respuesta. Para ello proponen un sistema estructurado en torno a un conjunto de esquemas organizados en función de secuencias de acción que se hallan preparadas a la espera de que se den las circunstancias necesarias para actuar. Distinguen, además, entre procesamiento automático y con-

trolado. Frente a las conductas automáticas e involuntarias encontramos aquellas que requieren de un control deliberado y consciente, como son: planear y tomar decisiones, buscar soluciones a un problema cuando no hay una solución conocida, secuencias de acción mal aprendidas o que contienen nuevos elementos, situaciones de alta complejidad y situaciones que precisan superar un hábito sobreaprendido o.

Así, este modelo, denominado de atención en el contexto de la acción, se compone de cuatro elementos:

- *Unidades cognitivas*: se localizan en la corteza posterior y son funciones asociadas a sistemas anatómicos específicos (p. ej., leer una palabra o reconocer un objeto).
- *Esquemas*: son conductas rutinarias y automáticas producto del aprendizaje y de la práctica dirigidas a un fin. Estos esquemas pueden encontrarse en tres estados posibles: desactivados, activados o seleccionados. El esquema seleccionado determina el tipo de acción que se lleva a cabo y se encuentra determinado por el grado de activación presente en un momento dado.
- *Dirimidor de conflictos*: el dirimidor de conflictos (*contention scheduling*) evalúa la importancia relativa de distintas acciones y ajusta el comportamiento rutinario con arreglo a ella, ya que este sistema de bajo nivel puede realizar acciones de rutina complejas. Así, cada conducta puede desencadenarse por un estímulo ambiental y, mediante un sistema de inhibición recíproca, la acción más activada ‘gana’: se lleva a cabo, mientras que el resto se suprime temporalmente. Por sí mismo, un sistema de este tipo sólo es capaz de realizar conductas elicitadas por un estímulo; en ausencia de señales ambientales, el sistema se mantendrá inactivo o perseverará. Sin embargo, este sistema resulta muy útil para llevar a cabo acciones rutinarias, aunque sean complejas, en la medida que estén lo bastante especificadas por el ambiente.
- *Sistema atencional supervisor (SAS)*: mecanismo que modula, desde un nivel superior, al dirimidor de conflictos. El SAS se activa ante tareas novedosas para las que no existe una solución conocida, hay que planificar y tomar decisiones o es preciso inhibir una respuesta habitual, es decir, tareas en las que la selección rutinaria de operaciones no resulta eficaz. Este sistema puede impedir una conducta perseverante, suprimir las respuestas a los estímulos y generar acciones nuevas en situaciones en las que no se desencadena ninguna acción rutinaria. El SAS se encargaría, pues, de responder ante situaciones nuevas o altamente complejas, en las cuales la selección de esquemas no es suficiente para satisfacer las demandas de la tarea. Este segundo proceso de selección requeriría, además, la presencia de un mecanismo de retroalimentación encargado de proporcionar información al sistema sobre la adecuación de los esquemas a las demandas de la tarea, y que garantizara la realización de ajustes en caso necesario –procesos de monitorización y compensación de errores-. De este modo, y pese a que las versiones iniciales del modelo planteaban el SAS como una entidad única, los autores han indicado recientemente que dicho sistema supervisor participaría en al menos ocho procesos diferentes, entre los que se incluirían la memoria operativa, la monitorización, el rechazo de esquemas inapro-

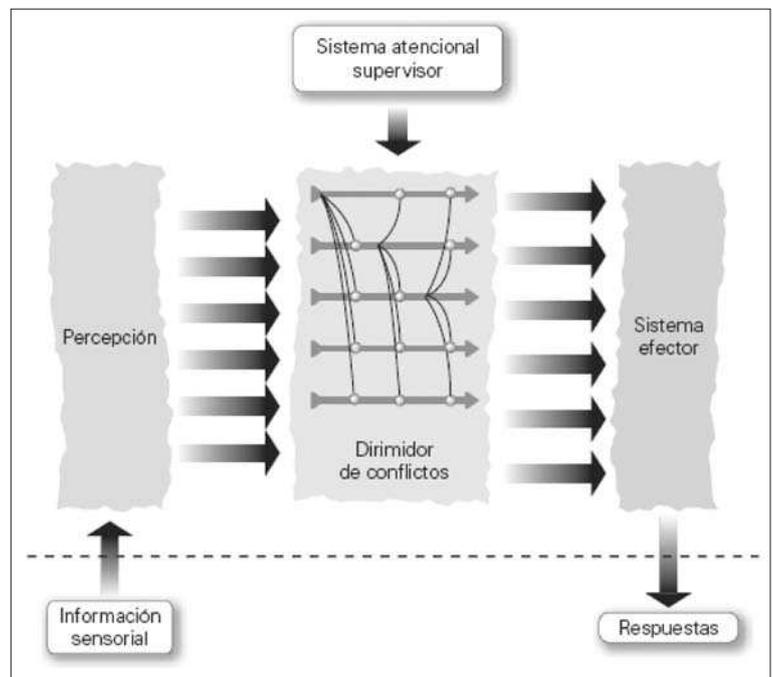


Figura 2. Sistema atencional supervisor.

piados, la generación espontánea de esquemas, la adopción de modos de procesamiento alternativos, el establecimiento de metas, la recuperación de información de la memoria episódica y el marcador para la realización de intenciones demoradas (Fig. 2).

MODELO DE CONTROL ATENCIONAL

La hipótesis de Fuster (los lóbulos frontales sirven para el control de funciones de esquemas más básicos) es una idea que subyace a varios modelos actuales sobre las funciones de la corteza prefrontal. Así, en el año 1995, Stuss et al [30] plantearon un modelo sobre cómo operan las relaciones entre estos esquemas y el sistema ejecutivo.

Estos autores definen un esquema como aquella red de neuronas interconectadas que pueden activarse por inputs sensoriales, por otros esquemas o por el sistema de control ejecutivo. Asimismo, sugieren que los esquemas proveen de una retroalimentación al sistema ejecutivo referente al nivel de actividad. Diferentes esquemas compiten por el control del pensamiento y la conducta en un proceso denominado ‘dirimidor de conflictos’ y que se halla mediado por procesos de inhibición lateral. Cada esquema contiene múltiples conexiones internas, algunas de las cuales proveen de esa retroalimentación interna. Una vez seleccionado el esquema, se mantiene activo durante un período cuya duración depende de los objetivos y de las características del procesamiento: puede ir desde unos segundos en tareas de tiempo de reacción, hasta largos períodos que requieren actividad sin estímulos externos y que precisan de una activación mantenida del sistema de control ejecutivo. El epicentro del modelo de control ejecutivo planteado por Stuss et al es la atención. Estos autores proponen siete funciones atencionales con sus correspondientes correlatos neuronales: mantenimiento (frontal derecho), concentración (cingulado), supresión (prefrontal dorsolateral), alternancia (prefrontal dorsolateral y frontal medial), preparación (pre-

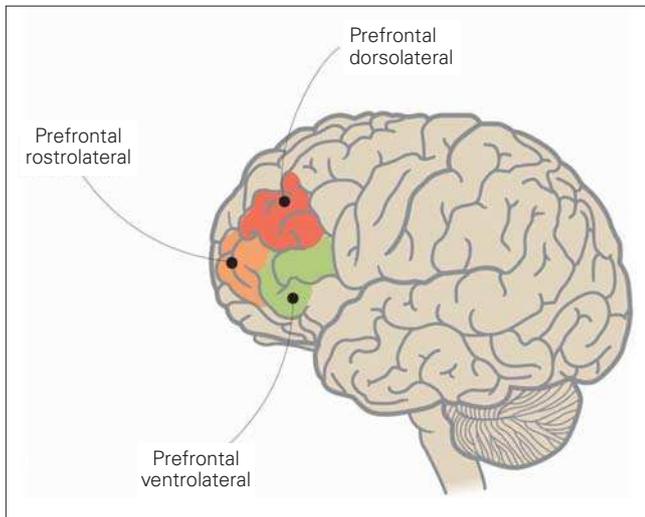


Figura 3. Subregiones de la corteza prefrontal lateral.

frontal dorsolateral), atención dividida (cingulado y orbitofrontal) y programación (prefrontal dorsolateral).

Los lóbulos frontales no pueden considerarse como una estructura anatómica homogénea o una unidad funcional monolítica, pues se componen de áreas morfológicamente distintivas e interconectadas entre ellas mismas y con otras regiones corticales posteriores y zonas subcorticales, constituyendo circuitos anatómicos de gran complejidad. Desde este planteamiento, en 2002, Stuss et al propusieron diferenciar distintos procesos ligados al lóbulo frontal y tratar de localizarlos en áreas o regiones específicas de éste. Según estos autores, la región prefrontal dorsolateral izquierda está implicada en tareas de procesamiento verbal, activación, iniciación y alternancia, mientras que la dorsolateral derecha lo está en procesos de alternancia, mantenimiento, monitorización e inhibición. Por su parte, la región inferior medial se relaciona con procesos de mantenimiento, inhibición y memoria explícita, mientras que la región superior medial lo está con procesos de activación, iniciación, alternancia y mantenimiento.

Recientemente, el propio Stuss [31] ha tratado de determinar cómo lesiones similares producen una afectación en el control cognitivo supervisor (control ejecutivo) o cómo lesiones en diferentes regiones producen una afectación específica que puede aparecer en función de la demanda de la tarea. Stuss y su grupo han hallado evidencias de tres procesos frontales diferenciados relacionados con la atención: energización, programación de tareas y monitorización. Si bien estos procesos pueden diferenciarse, no son independientes: es preciso entenderlos como procesos flexibles que se ensamblan para responder al contexto:

- **Energización:** se define como el proceso de iniciación y mantenimiento de una respuesta, y se basa en la existencia de una tendencia interna a iniciar y mantener una actividad neuronal en ausencia de *input*. Este proceso es una extensión del modelo de sistema supervisor ya que, en ausencia de ‘disparadores’ externos o condiciones motivacionales que eliciten una respuesta, el sistema se mantiene en un bajo nivel de activación a la espera de ser energizado al detectar un estímulo o poner en marcha una conducta motora. Sin energización no es posible seleccionar y mantener una respuesta durante períodos prolongados. Esta función se relaciona con pruebas de fluidez verbal y paradigma tipo Stroop

(lo relacionarían con mantener una activación consistente en una condición de incongruencia). Anatómicamente, esta función se relaciona con la región prefrontal superior medial (principalmente la derecha).

- **Programación de tareas:** cada test que administramos a un sujeto requiere de procesos atencionales que permitan seleccionar un estímulo y su respuesta relacionada. La conexión entre el estímulo y la respuesta requeriría la formación de un criterio para responder a un objetivo definido con características específicas, organización del esquema necesario para completar una tarea particular y el ajuste del dirimidor de conflictos. El programador de tareas se ve afectado consistentemente después del daño en la región lateral izquierda del lóbulo frontal, sobre todo ventrolateral. Esta afectación se relacionaría con la ejecución en tareas como el WCST y el aprendizaje de listas de palabras.
- **Monitorización:** se refiere al proceso de chequeo de las tareas a lo largo del tiempo a modo de ‘control de calidad’ y de ajuste de la conducta. La monitorización puede ocurrir a diferentes niveles: control de la actividad en curso con respecto al esquema establecido, temporalización de la actividad, anticipación de estímulos, detección de errores y discrepancias entre la respuesta conductual y la realidad externa. Este proceso se relacionaría con la actividad de la CPFL derecha.

Finalmente, hay que señalar que el modelo de Stuss et al parece conceder poca importancia a los procesos de inhibición, puesto que para estos autores tales procesos pueden explicarse por la tríada ‘energización, programación de tareas y monitorización’.

CORTEZA PREFRONTAL ROSTROLATERAL Y MODELOS DE CHRISTOFF Y BURGESS

El grupo de Christoff [32-36] ha mostrado en diferentes trabajos su interés por los componentes del razonamiento humano, tratando de establecer relaciones entre dichos componentes y su base neuroanatómica. El marco teórico elegido para unir estos aspectos cognitivos y neurológicos toma como base la premisa de que los procesos de razonamiento se basan en la manipulación de información en diferentes niveles de complejidad. Para estos autores es posible diferenciar procesos y componentes del razonamiento y relacionarlo con subregiones diferenciadas de la corteza prefrontal. En un estudio con RMf, en el cual utilizan pruebas basadas en las matrices progresivas de Raven, concluyen que el incremento de dificultad en las pruebas se relaciona con una mayor activación en la corteza prefrontal rostralateral. Este resultado sugiere que los procesos de integración de múltiples relaciones complejas se asocian con la manipulación ‘abstracta’, lo que precisa de la generación interna de información. En un metaanálisis basado en la bibliografía existente sobre neuroimagen y razonamiento, Christoff et al hallan diferencias entre dos subregiones frontales (frontal dorsolateral y rostralateral) en cuanto a su contribución a los procesos cognitivos complejos. La corteza prefrontal dorsolateral se activa cuando la información externa se está evaluando, mientras que la corteza prefrontal rostralateral se activa cuando la información generada internamente es evaluada. Trabajos posteriores confirman que la corteza prefrontal rostralateral está implicada en la evaluación de la información generada internamente –información que no se percibe en el entorno y que generamos para resolver una situación– (Figs. 3 y 4).

El modelo de Christoff guarda una estrecha relación con la ‘hipótesis de la entrada’ de Burgess et al [37-40] y el papel de la corteza prefrontal rostral (CPFR) –área 10 de Brodmann– en el control ejecutivo. La hipótesis de la entrada parte de cuatro asunciones básicas e interconectadas:

- Algunas formas de cognición son provocadas por experiencias perceptivas (p. ej., el *input* a través de sistemas sensoriales básicos), mientras que otras formas de cognición ocurren en la ausencia de *input* sensorial.
- Algunas representaciones centrales son activadas por ambas (cuando percibe un estímulo externo o cuando simplemente lo imagina).
- Es probable que exista un sistema cerebral que puede determinar cuál es la fuente de activación (externa o interna) de cada representación central que denominan la entrada atencional supervisora –*supervisory attentional gateway* (SAG)–.
- La CPFR desempeña un importante papel en este mecanismo. Asimismo, este modelo asume las premisas del modelo de Norman y Shallice referido anteriormente.

Conocemos que las lesiones en la CPFR no afectan a la ejecución en pruebas de teoría de la mente [41], no influyen en la ejecución de test ejecutivos clásicos como el WCST, test de Stroop, fluidez verbal o torre de Londres [42,43] y, sin embargo, lesiones en esta subregión provocan gran afectación en tareas que requieren conducta autoorganizada con una solución abierta a distintas posibilidades –como situaciones multitarea como el test de los seis elementos de la BADS (*Behavioural Approach Depression Scale*) u otras situaciones poco estructuradas–, existen varios cursos de acción posibles y se ha de elegir cuál conduce a la respuesta correcta. La segunda clase de situaciones que se ven afectadas con las lesiones prefrontales rostrales son aquellas en las que la atención debe sostenerse y automantenerse.

Burgess et al utilizan el término ‘orientado por el estímulo’ para referirse a cualquier cognición que es provocada o se orienta hacia estímulos externos al cuerpo. Esta forma contrasta con el pensamiento independiente de estímulo, que es cualquier cognición que no ha sido provocada, o no está dirigida hacia un estímulo externo. Un ejemplo obvio sería cuando ‘soñamos despiertos’, pero existen otros, como la introspección o el pensamiento creativo. Estos autores sostienen que las regiones laterales y mediales de la CPFR son diferencialmente sensibles a los cambios en las demandas a estos dos tipos de respuestas. En concreto, al CPFR medial se relacionaría con la atención orientada a estímulos y la CPFR lateral apoyaría los procesos relacionados con la atención independiente de estímulos. Como es lógico, situaciones familiares o bien definidas requerirán una mínima intervención del SAG. Sin embargo, el SAG realiza la coordinación entre los pensamientos orientados al estímulo e independientes del estímulo, específicamente en situaciones en las cuales la selección por esta competición produce conductas desadaptativas. De esta forma, el SAG opera como una entrada entre la vida mental interna (que ocurre independientemente de los estímulos ambientales y la vida mental que se halla asociada con la interacción con el mundo exterior).

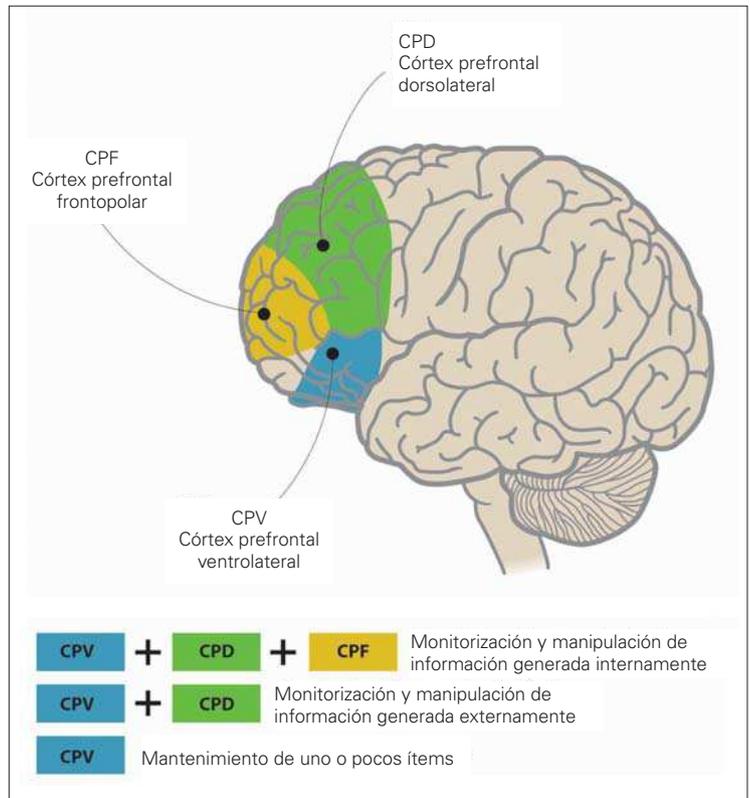


Figura 4. Organización jerárquica rostrocaudal de la corteza prefrontal propuesta por Christoff et al.

La hipótesis de la entrada supone que ésta se dispara por grados inusuales de activación en el dirimidor de conflictos (véase el modelo de Norman y Shallice) y que esto sucede en cuatro situaciones:

- Cuando ningún esquema es activado suficientemente por estímulos externos entrantes.
- Cuando las relaciones entre el disparador o precipitante y el plan se han especializado por medio de la práctica, por lo que tan sólo un reducido conjunto de esquemas se hallan activados (la tarea ha llegado a ser ‘fácil’).
- Cuando demasiados esquemas se activan simultáneamente (p. ej., en una situación exploratoria compleja o en la que existen muchas alternativas de conducta sin diferencias claras a favor de una de ellas).
- Cuando el disparador del dirimidor de conflictos está excesivamente activado, como ocurre ante las señales de peligro.

Así, el SAG, considerado en su totalidad, funciona bajo condiciones particulares para asegurar el uso óptimo de los recursos cognitivos y lograr que el sistema supere un potencial impasse (callejón sin salida).

CONCLUSIONES

Los hallazgos descritos en la bibliografía muestran que las funciones ejecutivas no son una entidad simple, sino la combinación de múltiples capacidades cognitivas que permiten la anticipación y el establecimiento de metas, la formación de planes, el inicio de las actividades, su autorregulación y la habilidad para llevarlas a cabo eficientemente. Tal complejidad hace necesario par-

celar este constructo en unidades manejables. Esta parcelación (que no simplificación) hace posible el estudio y el análisis de la compleja relación existente entre el funcionamiento ejecutivo y la conducta. Así, los modelos y teorías descritos en este trabajo plantean diferentes formas de abordar el estudio de las funciones ejecutivas, realizando aproximaciones a este constructo desde diferentes perspectivas basadas en la adaptabilidad (como el modelo de codificación adaptativa de Duncan) en el que los lóbulos frontales desempeñan funciones de supervisión inespecíficas que se adaptan a una gran variedad de tareas, o en la modularidad, que asocia diferentes procesos ejecutivos con distintas regiones frontales (como en el modelo formulado por Stuss et al). Las propuestas realizadas por los diferentes autores no se contraponen, sino que, por el contrario, se complementan unas a otras. Salvando las diferencias, todos ellos coinciden en la idea de que las funciones ejecutivas posibilitan al individuo controlar y regular su conducta a través de diversos procesos cognitivos.

Los resultados obtenidos en los estudios revisados permiten realizar cuatro afirmaciones básicas para la comprensión del constructo 'funciones ejecutivas' y su relación con la corteza prefrontal:

- Distintas regiones de la corteza prefrontal se relacionan con diferentes aspectos del funcionamiento ejecutivo.
- Una misma región puede estar implicada en distintas funciones en momentos diferentes.

- La corteza prefrontal se relaciona tanto con áreas corticales posteriores como con regiones subcorticales.
- La corteza prefrontal se caracteriza por una gran 'flexibilidad neuronal'.

Si bien los modelos descritos en este artículo nos ayudan a comprender mejor la naturaleza de las funciones ejecutivas, aún quedan cuestiones por responder: ¿cómo los distintos procesos implicados en las funciones ejecutivas pueden explicar las diferentes alteraciones conductuales observadas en la clínica?, ¿cómo pueden establecerse disociaciones entre diferentes tipos de alteraciones ejecutivas y los síntomas cognitivos y conductuales observados?, ¿cómo las diferencias individuales en los distintos componentes de las funciones ejecutivas pueden relacionarse con otros procesos cognitivos como la conciencia del déficit o la teoría de la mente? Probablemente, las respuestas a estas y otras cuestiones dependen no sólo del grado de conocimiento que tengamos de los procesos cognitivos involucrados en el control ejecutivo, sino también de los procesos que controla y supervisa. Para disponer de una teoría que describa adecuadamente en qué consiste y cómo tiene lugar el control ejecutivo, es primordial conocer los procesos básicos subyacentes. Una vez conozcamos la naturaleza de estos procesos básicos, seremos capaces de comenzar a entender cómo las funciones ejecutivas ejercen el control sobre ellos.

BIBLIOGRAFÍA

1. Shimamura AP. Memory retrieval and executive control processes. In Stuss D, Knight RT, eds. Principles of frontal lobe function. New York: Oxford University Press; 2002. p. 210-20.
2. Shimamura AP. The role of the prefrontal cortex in dynamic filtering. *Psychobiology* 2000; 28: 207-28.
3. D'Esposito M, Aguirre GK, Zarahn E, Ballard D. Functional MRI studies of spatial and non spatial working memory. *Brain Res Cogn Brain Res* 1998; 7: 1-13.
4. Knight RT, Staines WR, Swick D, Chao LL. Prefrontal cortex regulate inhibition and excitation in distributed neural networks. *Acta Psychol* 1999; 101: 159-78.
5. Shallice T, Burgess P. The domain of supervisory processes and the temporal organisation of behaviour. In Roberts AC, Robbins TW, Weiskrantz L, eds. The frontal cortex: executive and cognitive functions. New York: Oxford University Press; 1998. p. 22-35.
6. Petrides M. Specialized systems for processing of mnemonic information within the primate frontal cortex. In Roberts AC, Robbins TW, Weiskrantz L, eds. The frontal cortex: executive and cognitive functions. New York: Oxford University Press; 1998. p. 103-16.
7. Smith EE, Jonides J. Storage and executive processes in the frontal lobes. *Science* 1999; 283: 1657-61.
8. Rolls ET. A theory of emotion, and its application to understanding the neural basis of emotion. *Cogn Emotion* 1990; 4: 161-90.
9. Rolls ET. The orbitofrontal cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 1996; 351: 1433-43.
10. Rolls ET. The orbitofrontal cortex and reward. *Cereb Cortex* 2000; 10: 284-94.
11. Sánchez-Cubillo I, Muñoz-Céspedes JM, Quemada I. ¿Qué procesos cognitivos están implicados en el trastorno orgánico de personalidad subtipo desinhibido? *An Psicol* 2004; 20: 273-87.
12. Zelazo PD, Frye D. Cognitive complexity and control: a theory of the development of deliberate reasoning and intentional action. In Stamenov M, ed. Language structure, discourse, and the access to consciousness. Amsterdam: John Benjamins; 1997. p. 113-53.
13. Zelazo PD, Frye D. Cognitive complexity and control II: the development of executive function. *Current Directions in Psychological Science* 1998; 7: 121-6.
14. Zelazo PD, Müller U, Frye D, Marcovitch S, Argitis G, Boseovski J, et al. The development of executive function in early childhood. *Monogr Soc Res Child Dev* 2003; 68: vii-137.
15. Frye D, Zelazo PD, Palfai T. Theory of mind and rule-based reasoning. *Cognitive Development* 1995; 10: 483-527.
16. Zelazo PD, Müller U. Executive function in typical and atypical development. In Goswami U, ed. Handbook of childhood cognitive development. Oxford: Blackwell; 2002. p. 445-69.
17. Metcalfe J, Mischel W. A hot/cool-system analysis of delay of gratification: dynamics of willpower. *Psychol Rev* 1999; 106: 3-19.
18. Koechlin E, Hyafil A. Anterior prefrontal function and the limits of human decision-making. *Science* 2007; 318: 594-8.
19. Jubault T, Ody C, Koechlin E. Serial organization of human behavior in the inferior parietal cortex. *J Neurosci* 2007; 27: 11028-36.
20. Koechlin E, Summerfield C. An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends Cogn Sci* 2007; 11: 229-35.
21. Koechlin E, Ody C, Kouneiher F. The architecture of cognitive control in the human prefrontal cortex. *Science* 2003; 302: 1181-5.
22. Koechlin E, Corrado G, Pietrini P, Grafman J. Dissociating the role of the medial and lateral anterior prefrontal cortex in human planning. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2000; 97: 7651-6.
23. Koechlin E, Basso G, Pietrini P, Panzer S, Grafman J. The role of the anterior prefrontal cortex in human cognition. *Nature* 1999; 399: 148-51.
24. Fuster JM. The prefrontal cortex anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobes. Philadelphia: Lippincott Williams & Wilkins; 1997.
25. Fuster JM. Cognitive functions of the frontal lobes. In Miller BL, Cummings JL, eds. The human frontal lobes: functions and disorders. London: Guilford Press; 1999. p. 187-95.
26. Fuster JM. Physiology of executive functions: the perception action cycle. In Stuss DT, Knight RT, eds. Principles of frontal lobe function. New York: Oxford University Press; 2002. p. 96-108.
27. Norman DA, Shallice T. Attention to action: willed and automatic control of behavior. In Davidson RJ, Schwartz GE, Shapiro D, eds. Consciousness and self-regulation. New York: Plenum Press; 1986. p. 1-18.
28. Shallice T. From neuropsychology to mental structure. Cambridge: Cambridge University Press; 1988.
29. Shallice T, Burgess PW. Deficits in strategy application following frontal lobe damage in man. *Brain* 1991; 114: 727-41.
30. Stuss DT, Shallice T, Alexander MP, Picton TW. A multidisciplinary approach to anterior attentional functions. *Ann N Y Acad Sci* 1995; 769: 191-211.
31. Stuss DT, Alexander MP. Is there a dysexecutive syndrome? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2007; 362: 901-15.
32. Smith R, Keramatian K, Christoff K. Localizing the rostrolateral prefrontal cortex at the individual level. *Neuroimage* 2007; 36: 1387-96.
33. Christoff K, Owen AM. Improving reverse neuroimaging inference:

- cognitive domain versus cognitive complexity. *Trends Cogn Sci* 2006; 10: 59-63.
34. Narayanan NS, Prabhakaran V, Bunge SA, Christoff K, Fine EM, Gabrieli JD. The role of the prefrontal cortex in the maintenance of verbal working memory: an event-related fMRI analysis. *Neuropsychology* 2005; 19: 223-32.
 35. Christoff K, Ream JM, Gabrieli JD. Neural basis of spontaneous thought processes. *Cortex* 2004; 40: 623-30.
 36. Christoff K, Ream JM, Geddes LP, Gabrieli JD. Evaluating self-generated information: anterior prefrontal contributions to human cognition. *Behav Neurosci* 2003; 117: 1161-8.
 37. Burgess PW, Gilbert SJ, Dumontheil I. Function and localization within rostral prefrontal cortex (area 10). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 2007; 362: 887-99.
 38. Burgess PW, Gilbert SJ, Dumontheil I. The gateway hypothesis of rostral PFC (area 10) function. *Trends Cogn Sci* 2007; 11: 290-8.
 39. Burgess PW, Gilbert SJ, Okuda J, Simons JS. Rostral prefrontal brain regions (area 10): a gateway between inner thought and the external world? In Prinz W, Sebanz N, eds. *Disorders of volition*. Cambridge: MIT Press; 2006. p. 373-96.
 40. Burgess PW, Simons JS, Dumontheil I, Gilbert SJ. The gateway hypothesis of rostral prefrontal cortex (area 10) function. In Duncan J, Phillips L, McLeod P, eds. *Measuring the mind: speed, control, and age*. Oxford: Oxford University Press; 2005. p. 215-46.
 41. Bird CM, Castelli F, Malik O, Frith U, Husain M. The impact of extensive medial frontal lobe damage on 'theory of mind' and cognition. *Brain* 2004; 127: 914-28.
 42. Goel V, Gold B, Kapur S, Houle S. The seats of reason? An imaging study of deductive and inductive reasoning. *Neuroreport* 1997; 8: 1305-10.
 43. Goel V, Grafman J. The role of the right prefrontal cortex in ill-structured problem solving. *Cogn Neuropsychol* 2000; 17: 415-36.

MODELS OF EXECUTIVE CONTROL AND FUNCTIONS (II)

Summary. Introduction. *Current models of the executive functions enable us to state that this construct embraces a large number of processes and sub processes that are in turn linked to different regions of the brain, and more specifically to the prefrontal cortex. Recent data suggest that different areas of the prefrontal cortex may be involved in a number of aspects related to executive functioning.* Development. *The aim of this article is to review the most important models of executive functioning in order to shed light on this controversial construct. The models put forward to date approach the same reality from a number of different perspectives, although in some cases they neglect certain parts of that reality. In this second part of our paper, we review the dynamic filter theory, the differential axes model, the theory of cognitive complexity and control, the theory of hierarchical representation, the attentional control model, the supervisory attentional system and the input hypothesis.* Conclusions. *From the results obtained in the studies that were reviewed we can state that it is possible to divide the 'executive functions' construct into sub processes in order to make understanding, assessment and intervention easier. Each of these sub processes seems to be related to a specific area in the prefrontal cortex, although a particular region can be involved in different aspects of executive functioning at different moments in time. [REV NEUROL 2008; 46: 742-50]*

Key words. *Attentional control. Cognitive complexity and control. Differential axes. Dynamic filter. Hierarchical representation. Input hypothesis. Integrating theory. Supervisory attentional system.*