

Modelos de funciones y control ejecutivo (I)

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 (I)

Resumen. Introducción. Los seres humanos somos capaces de hacer frente a situaciones novedosas y de adaptarnos a los cambios de forma flexible. Las habilidades cognitivas que permiten al individuo controlar y regular sus comportamientos reciben el nombre de funciones ejecutivas. Anatómicamente, las funciones ejecutivas dependen de un sistema neuronal distribuido, en el cual el córtex prefrontal desempeña un papel destacado. Datos recientes apuntan a que diferentes regiones del córtex 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 primera parte, se revisan los modelos y teorías de la información contextual, del acontecimiento complejo estructurado, de memoria de trabajo, de codificación adaptativa, la teoría integradora de Miller y Cohen, y los modelos factoriales de control ejecutivo. Conclusiones. No disponemos de un modelo único que nos permita explicar cómo procesos cognitivos específicos se controlan y coordinan durante la ejecución de actividades cognitivas complejas. No obstante, existe cierto consenso en aceptar que el constructo funciones ejecutivas no constituye un concepto unitario, sino la combinación de diversos procesos cognitivos que se combinan de múltiples maneras para operar en diferentes situaciones. [REV NEUROL 2008; 46: 684-92]

Palabras clave. Acontecimiento complejo estructurado. Codificación adaptativa. Información contextual. Memoria de trabajo. Modelos factoriales. Teoría integradora.

INTRODUCCIÓN

Los lóbulos frontales se hallan implicados en una amplia miríada de funciones, tales como el lenguaje, el control motor o ciertas funciones perceptuales de alto nivel. En las dos últimas décadas, se ha profundizado en el papel que estas regiones cerebrales desempeñan en la conducta humana y en el control de los procesos cognitivos. Así, un sólido cuerpo de conocimiento científico demuestra que los lóbulos frontales se hallan implicados en la ejecución de operaciones cognitivas específicas, tales como memorización, metacognición, aprendizaje, razonamiento y resolución de problemas [1]. Los lóbulos frontales, y más concretamente las regiones prefrontales, permiten el control, la organización y la coordinación de diversas funciones cognitivas, respuestas emocionales y comportamientos, mediante un amplio conjunto de funciones de autorregulación denominadas funciones ejecutivas. Lezak [2,3] define las funciones ejecutivas como las capacidades mentales esenciales para llevar a cabo una conducta eficaz, creativa y aceptada socialmente. A su vez, Sholberg y Mateer [4] consideran que las funciones ejecutivas abarcan una serie de procesos cognitivos, entre los que destacan la anticipación, elección de objetivos, planificación, selección de la conducta, autorregulación, autocontrol y uso de retroalimentación (*feedback*). Tirapu et al [5] proponen que tal constructo hace referencia a la capacidad de hallar soluciones para un problema novedoso, llevando a cabo predicciones de las secuencias a las que nos puede llevar cada una de las soluciones

imaginadas. Funahashi [6] postula que las funciones ejecutivas son fruto de la operación coordinada de los procesos necesarios para afrontar un objetivo particular de una forma flexible. Esta flexibilidad en la coordinación de subprocesos orientada hacia un objetivo específico sería responsabilidad de lo que denominamos sistemas de control ejecutivo. Goldberg [7] utiliza la metáfora del 'director de orquesta' para describir el papel que desempeñan los lóbulos frontales en el control ejecutivo. Según esta metáfora, los lóbulos frontales, como principal sustrato anatómico de las funciones ejecutivas, serían los encargados de coordinar la información procedente del resto de estructuras cerebrales con el objetivo de realizar conductas proposicionales o dirigidas a un fin.

Los estudios sobre el funcionamiento ejecutivo toman como punto de partida las alteraciones cognitivas y conductuales observadas en pacientes con lesiones frontales, así como los trabajos que tratan de identificar las regiones cerebrales implicadas en la realización de tareas 'ejecutivas' en pacientes sanos. La lesión del córtex prefrontal (CPF) puede ocasionar los siguientes déficit cognitivos: dificultades en la planificación, el razonamiento abstracto, la resolución de problemas, la formación de conceptos y el ordenamiento temporal de los estímulos; la atención, el aprendizaje asociativo, en el proceso de búsqueda en la memoria y en el mantenimiento de la información en la memoria de trabajo; la alteración de algunas formas de habilidades motoras, de la generación de imágenes, en la manipulación de las propiedades espaciales de un estímulo, en la metacognición y en la cognición social [8-10].

Durante un año, distintos estudios han alentado la idea de que la ejecución de los test que evalúan las funciones ejecutivas dependía exclusivamente del funcionamiento del CPF, por lo que términos como funciones ejecutivas, funciones del lóbulo frontal o funciones del CPF se han utilizado de forma indistinta, suponiendo que todos ellos aludían a lo mismo. Actualmente, se asume que las funciones ejecutivas dependen de un sistema

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. Unidad de Rehabilitación Neurológica. Clínica Ubarmin. E-31486 Elcano (Navarra). E-mail: jtirapuu@cfnavarra.es

© 2008, REVISTA DE NEUROLOGÍA

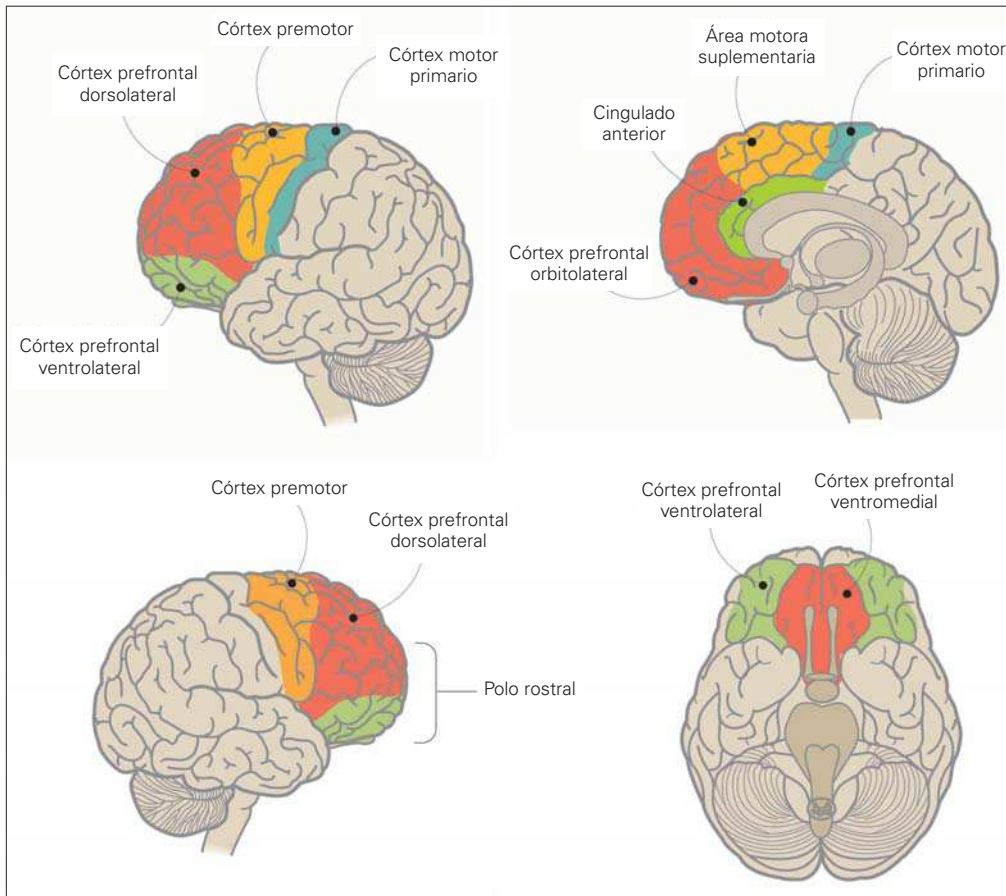


Figura 1. Subregiones del córtex prefrontal.

neuronal distribuido en el cual el CPF desempeña un destacado papel. El CPF tiene conexiones corticocorticales con prácticamente todo tipo de córtex asociativo sensorial y paralímbico. Asimismo, posee una rica red de conexiones neuronales con regiones subcorticales (principalmente ganglios basales, tálamo e hipocampo). Esta extensa red de conexiones permite que el CPF monitorice la información a diferentes niveles de complejidad, a fin de controlar y regular nuestros comportamientos.

Existe cierto consenso en aceptar que el término ‘funciones ejecutivas’ no constituye en realidad un concepto unitario, y se asume, asimismo, que el CPF no es una región neuroanatómica homogénea. A principios de la década de los noventa, Alexander et al [11] describieron la existencia de cinco circuitos frontosubcorticales organizados de forma paralela y segregados, tanto desde el punto de vista funcional como estructural. Tres de estos circuitos resultan particularmente relevantes para el control ejecutivo: el prefrontal dorsolateral, el orbitofrontal y el cíngulo anterior (Fig. 1). El circuito dorsolateral interviene en la conducta ejecutiva, el orbitofrontal en la conducta social, y el cíngulo anterior en los aspectos más motivacionales [12].

Desde este marco conceptual, diferentes regiones del CPF median en distintos aspectos implicados en el funcionamiento ejecutivo; asimismo, una misma región puede asumir distintas funciones en distintos momentos, dada la capacidad de ‘flexibilidad neuronal’ de esta región cerebral. Datos recientes apuntan a la existencia de una jerarquía cognitiva a modo de red neuronal que modela sistemas dinámicos no lineales, por lo que es útil di-

vidir el funcionamiento ejecutivo en subcomponentes que se combinan de múltiples maneras para operar en diferentes situaciones.

Respecto a la unidad o diversidad de las funciones ejecutivas [13,14], tema que ha generado una importante controversia tanto en la neuropsicología clínica como cognitiva, diversos autores proponen modelos con una base común o un mecanismo unificado que explicarían todas las alteraciones disejecutivas, mientras que otros proponen una naturaleza no unitaria de las funciones ejecutivas, entendiendo que este constructo aglutina múltiples funciones [15-18]. Las disociaciones observadas en la práctica clínica diaria tras la administración de test considerados ‘ejecutivos’ apuntan a que el constructo funciones ejecutivas engloba un amplio conjunto de habilidades cognitivas. De tal forma, algunos pacientes con lesiones cerebrales fracasan en la ejecución del test de clasificación de cartas de Wisconsin (WCST), pero realizan sin ningún tipo de problema otros test ejecutivos, como la torre de Hanoi o el *Trail Making Test B* (TMT B).

El propósito de este artículo es revisar distintos modelos sobre funciones ejecutivas con el fin de intentar arrojar algo de luz sobre este controvertido constructo.

El propósito de este artículo es revisar distintos modelos sobre funciones ejecutivas con el fin de intentar arrojar algo de luz sobre este controvertido constructo.

MODELOS DE SISTEMA SIMPLE

Teoría de la información contextual

En la década de los noventa, Cohen et al [19,20] proponen la teoría de la información contextual, entendiendo que el contexto constituye un elemento clave para comprender las alteraciones ejecutivas observadas en pacientes esquizofrénicos. Según estos autores, el deterioro ejecutivo que presentan los pacientes con esquizofrenia sería consecuencia directa de la dificultad para representar, mantener o actualizar la información del contexto.

Numerosos estudios aportan evidencias directas que vinculan áreas del córtex frontal con el mantenimiento de representaciones internas de contexto, es decir, toda aquella información mantenida en la mente relevante para mediar en una respuesta conductual apropiada. Autores como Fuster [21,22] o Goldman-Rakic [23], entre otros, han observado la existencia en el CPF de neuronas que permanecen activas durante el período de tiempo que transcurre entre la presentación de un estímulo y la respuesta asociada a él. Según Fuster [24], la activación sostenida de las neuronas prefrontales sirve como puente temporal entre

la señal y la respuesta. Diamond y Goldman-Rakic [25] indican que las representaciones mediadas por el CPF son necesarias para contrarrestar respuestas previamente asociadas a un estímulo, a fin de ejecutar una respuesta contextualmente relevante. Así pues, el CPF sería el responsable de mantener y actualizar las representaciones internas necesarias para frenar respuestas dominantes, pero no adecuadas, en un momento o contexto concreto.

La teoría propuesta por Cohen et al postula que diferentes procesos cognitivos (por ejemplo, atención, memoria de trabajo e inhibición) implicados en el control cognitivo son en realidad el reflejo de un único mecanismo que opera bajo condiciones diferentes. Así, en situaciones de competencia entre estímulos (por ejemplo, test de Stroop), cuando una tendencia de respuesta debe ser vencida para emitir el comportamiento apropiado, las representaciones internas del contexto inhiben la información no relevante (procesos reflejos o automáticos) a favor de otros estímulos menos habituales. Por otro lado, cuando hay una demora entre la información relevante a una respuesta y su ejecución, la memoria de trabajo mantiene dicha información durante el tiempo que sea necesario. Al igual que sucede en las situaciones descritas, el patrón de ejecución de los pacientes con lesiones prefrontales en el WCST sería, según Cohen et al, consecuencia de su dificultad o incapacidad para utilizar la información contextual e inhibir respuestas que previamente eran adecuadas. Esta dificultad para dejar de responder a una dimensión previamente relevante ocasionaría un signo clínico 'típico' de la lesión frontal: la perseverancia.

Respecto a los trastornos en la conducta social descritos en la esquizofrenia, tendrían su origen en la incapacidad de mantener la representación interna del contexto social, lo que llevaría al paciente con esquizofrenia al uso de conductas sociales no adecuadas. El contexto social es algo que se modifica rápidamente, y una conducta que era apropiada en un momento deja de serlo poco después. Poder interpretar el contexto social donde estamos, mantener dicha representación mientras dura esa situación y tener la capacidad de cambiarla rápidamente para guiar nuestras conductas son aspectos indispensables para una adecuada integración social.

En 1996, Cohen et al postulan que el sistema dopaminérgico regula el acceso de representaciones internas al CPF y realiza, al mismo tiempo, funciones de protección frente a posibles interferencias. Según estos autores, en la esquizofrenia se produciría una disminución de la actividad dopaminérgica, lo que comporta una entrada de información al CPF deficiente (la información irrelevante no sería suprimida), así como una dificultad para mantener representaciones internas del contexto.

Teoría del acontecimiento complejo estructurado

Numerosos modelos sobre control ejecutivo sugieren que la principal función del CPF es manipular información, que se encuentra almacenada en otras regiones del córtex cerebral, así como en estructuras subcorticales. Este tipo de aproximación parte del supuesto de que las funciones del CPF pueden entenderse sin necesidad de especificar el tipo de representaciones que subyacen a tales funciones. Existe otra alternativa para abordar el estudio del control ejecutivo: la aproximación representacional. A diferencia de las teorías de carácter procedimental, desde la aproximación representacional no se busca entender cómo trabaja el sistema ejecutivo, sino comprender la naturaleza de las representaciones almacenadas en el CPF. La teoría propuesta por Grafman [26,27] se enmarcaría en esta segunda aproximación.

La teoría representacional de Grafman se estructura en torno al constructo 'acontecimiento complejo estructurado' –*structured event complex* (SEC)–. Un SEC es un conjunto de acontecimientos, estructurados en una secuencia particular de actividad que, por lo general, se orienta hacia un objetivo. Así, por ejemplo, una conducta compleja y estructurada, como es ir a un restaurante con un amigo, podría incluir la siguiente secuencia de acontecimientos: salir de casa, desplazarse en coche hasta el domicilio de nuestro amigo, conducir hasta el restaurante, pedir la carta, comer, pagar la cuenta y salir del restaurante.

Los SEC almacenados en el CPF contienen la información necesaria para solucionar un problema concreto o lograr un determinado objetivo. Grafman postula que estos SEC se caracterizan por los siguientes atributos:

- *Independencia representacional*: cada uno de los aspectos que integran un SEC está representado de forma independiente en el CPF, y son recuperados conjuntamente cuando la situación lo requiere.
- *Frecuencia*: los SEC que se activan con mayor frecuencia tienen umbrales de activación menores. Los pacientes con lesiones prefrontales serán capaces de realizar o reconocer con mayor facilidad aquellos SEC desarrollados rutinariamente, pero no aquellos novedosos o escasamente ejecutados.
- *Similitud*: las relaciones de asociación entre SEC determinan la magnitud de la activación. La activación de un SEC asociado a otro facilitará la activación de este último.
- *Especificidad categorial*: los SEC almacenados en el CPF están categorizados según las áreas corticales y estructuras subcorticales con las que esta región cerebral se halla conectada [28-30].
- *Jerarquización*: los SEC vinculados a un dominio específico siguen un orden jerárquico. En la cúspide de esta jerarquía hallamos los SEC abstractos (secuencias de eventos con un inicio, objetivos, acciones y final que no representan ninguna actividad específica); posteriormente, los SEC independientes del contexto y los SEC dependientes del contexto; y, finalmente, los SEC episódicos (representan conductas localizadas en un tiempo y espacio concreto). Esta jerarquía se construye de abajo-arriba. Los SEC abstractos e independientes de contexto únicamente emergen tras la consolidación de múltiples SEC episódicos o dependientes de contexto.

Los SEC no son fragmentos de conductas colocados al azar, sino secuencias de acontecimientos estructurados con un comienzo y un final. Algunos tienen una estructura altamente organizada, y es necesaria la ejecución de una serie de acciones concretas para la consecución del objetivo. El procesamiento de un SEC altamente estructurado permite al individuo predecir la secuencia formada por los eventos que lo componen. Lesiones en el CPF limitarían la capacidad para recuperar un SEC, o fragmentos de él, y provocarían la alteración de una conducta concreta. Otros SEC se caracterizan por una escasa estructuración; en tales circunstancias, el sujeto necesita adaptarse a los eventos imprevistos, recurriendo a SEC episódicos con características similares o bien a SEC abstractos o independientes de contexto que, gracias a su estructura, pueden aplicarse a situaciones novedosas para las cuales no existe un SEC específico. Así, los SEC abstractos e independientes de contexto permiten al individuo adaptarse de forma satisfactoria a entornos competitivos, puesto que facilitan el desarrollo de estrategias para la resolu-

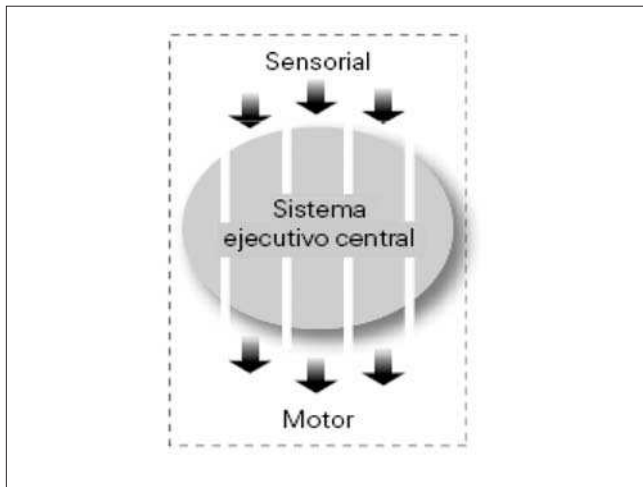


Figura 2. Modelo de Goldman-Rakic.

ción de situaciones novedosas para las que no disponemos de SEC episódicos o dependientes de contexto.

Fuster [21,31] sostiene que la principal función del CPF es la estructuración temporal de la conducta; lesiones en esta región cerebral comportan problemas para recordar el orden temporal de los acontecimientos. Un aspecto clave para la representación de los SEC es el orden de los eventos que lo conforman. Debe analizarse el flujo de acción para poder determinar cuándo empieza un evento y cuándo termina, a fin de reconocer explícitamente la naturaleza, duración y número de eventos que componen la secuencia. Los sujetos con lesiones prefrontales cometerían errores de orden en la ejecución de un SEC, si bien podrían llevar a cabo fragmentos de la secuencia a partir de la recuperación de eventos almacenados independientemente. Grafman hipotetiza que, en la infancia, los eventos no se estructuran secuencialmente, sino como unidades independientes de memoria. Paralelamente a la maduración del CPF y la experiencia adquirida en el desarrollo, estos eventos se articulan para formar SEC.

MODELOS DE CONSTRUCTO ÚNICO

Las teorías de constructo único son aquéllas que proponen un constructo cognitivo, como ‘memoria de trabajo’ o ‘inteligencia fluida’, para explicar la función clave de los lóbulos frontales. Estos modelos se basan en los patrones de ejecución en tareas experimentales y la caracterización de las demandas en dichas tareas.

Modelos de memoria de trabajo

Existen diversos modelos de memoria de trabajo, de los cuales el más conocido y aceptado es el propuesto por Baddeley y Hitch [32-34]. No nos detendremos en describir el modelo de memoria de trabajo de estos autores (por ser ya bien conocido), sino que nos centraremos en los planteados por Petrides y Goldman-Rakic, respectivamente.

Petrides [35-37] argumenta que la región frontal medial-dorsolateral (áreas 9 y 46 de Brodmann) conforma un sistema cerebral en el que la información puede mantenerse *en línea* para monitorizar y manipular el estímulo, entendiendo por monitorizar el proceso considerar diferentes alternativas de elección. Este sistema permite la evaluación y la supervisión de opciones

autogeneradas y la respuesta ante la presencia de acontecimientos. Por otro lado, la región ventrolateral medial desempeña un papel destacado en el mantenimiento de la información en la memoria de trabajo, así como en la codificación explícita y en la recuperación de la información de la memoria a largo plazo. Esta disociación entre supervisión y manipulación, por un lado, y mantenimiento, por otro, se apoya en datos obtenidos en pruebas administradas a pacientes con lesiones frontales [35,38].

Por su parte, Goldman-Rakic [23,39-42] propone una comprensión de la memoria de trabajo basada en la arquitectura funcional del CPF. Para esta autora, el CPF desempeñaría un papel preponderante en las funciones de la memoria de trabajo y debería entenderse como una red de integración de áreas, cada una de las cuales se especializaría en un dominio específico. Así, cada subsistema de la memoria de trabajo se encontraría asociado e interconectado con diferentes áreas corticales de dominio específico: las áreas prefrontales relacionadas con la memoria de trabajo espacial se conectarían con porciones del lóbulo parietal posterior, mientras que la memoria de trabajo responsable de las formas de los objetos conectaría el CPF inferior con el lóbulo temporal. Otra red se compondría de áreas de asociación sensorial (temporal y parietal), premotora (cingulado) y límbica. Goldman-Rakic considera que el sistema ejecutivo central (subcomponente de la memoria de trabajo) es una propiedad emergente que coactiva múltiples procesadores de dominio específico; éstos estarían localizados en el CPF, pero interconectados con regiones posteriores que contienen información relevante para dicho dominio específico (Fig. 2).

El modelo propuesto por Goldman-Rakic plantea que el resultado del procesamiento del sistema ejecutivo central es consecuencia de la interacción de múltiples módulos de procesamiento de información independientes, cada uno de los cuales contendría sus propios sistemas de control motor, sensorial y mnésico. Este procesamiento lineal deja entrever la existencia de una red neuronal cortical independiente para cada subsistema de la memoria de trabajo. Este modelo arroja algo de luz sobre cómo estos subsistemas independientes pueden cooperar para dar lugar a una conducta compleja, al plantear que la coactivación de los diferentes subsistemas de la memoria de trabajo y su capacidad para recibir información de la memoria y de otras áreas corticales le permiten procesar información en paralelo, lo que desembocaría en lo que denominamos procesos cognitivos de alto nivel.

La relación entre memoria de trabajo y funciones ejecutivas queda patente en pruebas de reconocimiento demorado. Los estudios con resonancia magnética funcional muestran que el CPF dorsolateral no se relaciona con una acción cognitiva unitaria y simple. Cuando la información que ha de recordarse excede la capacidad de la memoria de trabajo, interviene el CPF dorsolateral, lo que sugiere que esta región puede facilitar la codificación de la información. Durante el subsiguiente período de demora, cuando la información no es accesible al sujeto, el sector ventrolateral y dorsolateral se activan [43,44] (Fig. 3). Esta hipótesis plantea, por tanto, que, mientras la codificación y la manipulación de la información dependen preferentemente del sector dorsolateral, el mantenimiento de dicha información se relaciona más con la actividad del sector ventrolateral. Podemos afirmar que los lóbulos frontales operan con contenidos de la memoria para orientar estos contenidos hacia la ejecución de conductas adaptativas. Los lóbulos frontales actúan como un sistema central inteligente encargado de la codificación y de la

recuperación. Esto incluye la capacidad para iniciar y dirigir la búsqueda, monitorizar y verificar el resultado de la búsqueda, y comparar el resultado encontrado con el pretendido o esperado.

Las medidas sobre la capacidad de memoria de trabajo se han relacionado con el funcionamiento en otras tareas cognitivas complejas, como la comprensión lectora, la resolución de problemas o medidas del coeficiente de inteligencia [16]. Algunos investigadores han argumentado que la capacidad de memoria de trabajo refleja la eficacia de las funciones ejecutivas y, más concretamente, la capacidad de mantener unas representaciones relevantes para la tarea ante la presencia de información irrelevante [45]. Las tareas parecen reflejar diferencias individuales en la capacidad para enfocar (concentrar) y mantener la atención, en particular cuando otros acontecimientos sirven para capturar la atención. Estos efectos parecen ser una función de áreas frontales cerebrales [46].

El factor 'g' y el factor 'i'

Los seres humanos podemos ser más o menos habilidosos en la aplicación de procesos cognitivos a fin de orientarlos hacia la resolución de situaciones complejas. La representación psicométrica de este fenómeno recibe el nombre de inteligencia general o factor g, término propuesto por Spearman en 1904. Este autor sostenía que esta condición (factor g) permite tener éxito en un amplio rango de tareas cognitivas. Frente a esta concepción de la inteligencia, Thomson plantea en 1916 que la inteligencia es, en realidad, una colección de múltiples y diversas habilidades necesarias para completar la mayoría de las tareas intelectuales.

Para Duncan [47], la inteligencia no es una propiedad emergente del conjunto del cerebro, sino una función localizada en una zona bien delimitada: el CPF lateral. Según este autor, la inteligencia general deriva de un sistema frontal específico determinante para el control de diferentes formas de conducta. Tales hipótesis derivan de investigaciones realizadas por este autor con pacientes frontales. Duncan [48] había observado que lesiones en el CPF producían afectación en la planificación y el control ejecutivo, así como en la inteligencia fluida. Los mismos estudios verificaron que los test de inteligencia que miden la 'inteligencia cristalizada' (por ejemplo, la escala de inteligencia de Wechsler) no tienen una relación directa con las funciones ejecutivas, y las evalúan de manera poco relevante [49]. Tomando como punto de partida los hallazgos obtenidos en estos estudios, Duncan sugiere que los lóbulos frontales están implicados en aspectos de inteligencia fluida, y que ésta (referida al razonamiento y la habilidad para resolver situaciones novedosas) se encuentra más afectada tras lesiones frontales que no cuando la lesión se produce en áreas posteriores.

Para probar esta hipótesis, Duncan midió, por medio de tomografía por emisión de positrones, la actividad cerebral de varios sujetos que realizaban tareas espaciales, verbales y motoras [50]. Los resultados de estas pruebas se compararon, en todos los casos, con un grupo de control que realizó tareas que no involucraban razonamientos complejos. Los resultados mostraron que las tareas que involucraban una importante dosis de inteligencia general se relacionaban con un aumento del flujo sanguí-

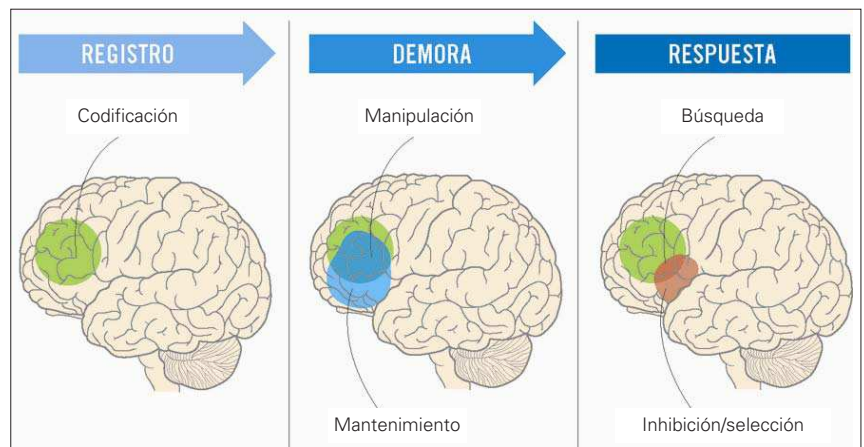


Figura 3. Trabajando con la memoria.

neo de los lóbulos frontales. Estos hallazgos indican que la ejecución en tareas con altas correlaciones en g se asocian con reclutamientos selectivos para un amplio rango de tareas cognitivas que activan el CPF lateral; de modo que esta región cerebral se activaría para tareas con 'alta exigencia para g'. Los datos aportados por Duncan apoyan una concepción de la inteligencia similar a la planteada por Spearman a principios del siglo XX. Asimismo, indican la existencia de un conjunto relativamente restringido de neuronas que entran en acción cuando se realizan funciones consideradas inteligentes.

En 2001, Duncan plantea el modelo de codificación adaptativa (*adaptive coding model*) [51], basado en cuatro proposiciones:

- Las neuronas del córtex frontal son sustancialmente adaptables y programables, basándose en las exigencias de la conducta, lo que permite la representación temporal de la información relevante.
- El CPF actúa como un sistema de atención global y se focaliza selectivamente en la información relevante.
- El CPF posibilita una representación selectiva de la información relevante para la tarea.
- Los lóbulos frontales tienen funciones de supervisión inespecíficas que se adaptan a una gran variedad de tareas

Goldberg [7,52] propone utilizar el concepto de 'inteligencia ejecutiva' para referirse a aquel buen hacer derivado del funcionamiento del lóbulo frontal. Según este autor, a diferencia del factor g, el factor i (talento ejecutivo) sí existe, y es lo que intuitivamente reconocemos como 'ser inteligente'.

Para Goldberg, el CPF sustenta la capacidad del organismo para reconocer en un objeto o problema nuevos, un elemento de una clase familiar de objetos o problemas. Esta capacidad, denominada 'reconocimiento de patrones', es fundamental para el mundo mental y, al permitir recurrir a la experiencia previa para enfrentarnos a estos objetos o problemas, la convierte en uno de los principales mecanismos de resolución de problemas (concepto que equipara a 'sabiduría').

Los procesos de reconocimiento de patrones se presentan muy pronto en la vida y pueden ser innatos, aprendidos o, como ocurre en la mayoría de los casos, mezcla de factores hereditarios y ambientales. De esta forma, defiende que mientras las estructuras subcorticales y las regiones sensoriales primarias lle-

van 'preimpresa' la 'sabiduría del filo', responsable de las respuestas emocionales básicas y de la percepción sensorial, las regiones corticales más complejas, especialmente el CPF, tienen relativamente poco conocimiento preimpreso a cambio de una gran capacidad para procesar información de cualquier tipo, desarrollar sus propios 'programas' o afrontar de forma abierta y flexible cualquier imprevisto que pueda surgir al organismo.

De forma paralela, establece que mientras que las estructuras temporales, parietales y occipitales son la sede del conocimiento descriptivo, es decir, aquel saber sobre cómo son las cosas; el lóbulo frontal custodia el conocimiento preceptivo, es decir, aquél que versa sobre cómo deberían ser las cosas y, en particular, qué hay que hacer para adaptarlas a nuestros deseos y necesidades. El lóbulo frontal contiene, así, el conocimiento sobre qué dio resultado en el pasado y qué me conviene hacer en el futuro ('soluciones ejecutivas').

El misterio de la dualidad de los hemisferios no se resuelve, según Goldberg, recurriendo a su papel diferencial en el lenguaje, o a la naturaleza verbal o espacial de la información con la que se trabaja, sino que logra entenderse desde un nuevo paradigma: lo nuevo y lo familiar. La hipótesis novedad-rutina plantea que el hemisferio derecho se encarga de las tareas novedosas, mientras que el izquierdo es el repositorio de los patrones conocidos, de forma que a lo largo de la vida se produce una 'transferencia del centro de gravedad cognitivo' del lado derecho al izquierdo. Ello implica que, independientemente de la naturaleza fonológica o espacial de la tarea cognitiva, la activación del hemisferio derecho iría disminuyendo con la práctica a favor del funcionamiento izquierdo. Apela a esta distinción para explicar por qué las lesiones derechas tienen un efecto más devastador en los niños que en los adultos.

Goldberg acuñó los términos dependencia e independencia de contexto para referirse a los diferentes estilos cognitivos asociados al CPF izquierdo y derecho, respectivamente. Así, la dependencia de campo es aquel estilo de toma de decisiones en el que la elección está muy influenciada por el contexto y refleja un intento por capturar las propiedades únicas o específicas de la situación, mientras que las estrategias de resolución independientes de campo se sostienen en criterios internos del organismo, son una 'estrategia universal por defecto' que refleja el intento de formular la mejor respuesta promedio a todos los efectos y en todas las posibles situaciones vitales.

La hipótesis novedad-rutina como base de la especialización hemisférica enlaza los aspectos cognitivos y emocionales del organismo. Así, el hemisferio derecho, ocupado de la novedad, entra en acción cuando el repertorio de rutinas cognitivas no es suficiente para resolver la tarea o cuando se requiere un trabajo de exploración, por lo que su activación se desencadena por emociones que giran en torno a la falta de satisfacción. Goldberg describe la evidencia neuropsicológica, que sugiere que en el curso del desarrollo cognitivo a lo largo de la vida, y de forma paralela a la transferencia del control cognitivo desde el hemisferio derecho al izquierdo, se produce un cambio en el centro de gravedad emocional del hemisferio derecho, más implicado en emociones negativas, al hemisferio izquierdo, más ligado a emociones positivas. Para este autor, las 'afiliaciones' emocionales de la corteza cerebral derecha e izquierda son secundarias con respecto a las funciones cognitivas de los dos lóbulos frontales. Así, mientras que las dos amígdalas se encargan de la respuesta emocional preimpresa, el CPF lo hace de las reacciones emocionales basadas en un análisis racional y cognitivo,

y ambos ingredientes se combinan en los circuitos frontoamigdalinos, en lo que considera la integración vertical de las emociones; mientras, la interacción simultánea entre la parte izquierda o 'positiva' y derecha o 'negativa' de estos circuitos a través del cuerpo caloso y de las comisuras anteriores produce la integración horizontal de las emociones.

MODELOS DE PROCESOS MÚLTIPLES

Teoría integradora del córtex prefrontal

Miller y Cohen [53] plantean una teoría integradora, según la cual la función primaria del CPF es el control cognitivo. Para estos autores, el CPF desempeña un papel específico en el mantenimiento robusto de pautas de actividad que representan objetivos y los medios para conseguirlos. A través de las conexiones recíprocas que mantiene con áreas sensoriales, regiones motoras y estructuras subcorticales, proporciona señales preferentes que guían el flujo de actividad y armonizan los *inputs*, los estados internos y los *outputs* necesarios para responder a la tarea. Así, el término 'control cognitivo' se aplica a aquellas situaciones en las que una señal preferente se usa para promover una respuesta adecuada a la exigencia.

Ante la creciente complejidad de las demandas ambientales, los elaborados sistemas sensoriales y motores que resultan suficientes para explicar los comportamientos simples de animales menos evolucionados, supondrían, para cerebros más complejos, la disposición de tal cúmulo de información que induciría gran interferencia y confusión. Para evitarlo, la evolución ha desarrollado un mecanismo que coordina estos procesos de bajo nivel.

El CPF es poco relevante para comportamientos simples o automáticos, generalmente innatos o desarrollados gradualmente por la experiencia, en gran parte rígidos, inflexibles y que, al ser elicitados por un estímulo, responden a un procesamiento 'abajo-arriba'. Sin embargo, el CPF es crucial cuando la conducta se guía por estados internos o intenciones (procesamiento 'arriba-abajo'): en aquellas situaciones en las que los mapas entre estímulo-respuesta son débiles, variados o cambian con rapidez, es necesario recurrir a representaciones de metas y medios para conseguirlos, y ésta es la función principal del CPF. En primer lugar, su situación anatómica le permite tener acceso a diversa información sobre el mundo interno y externo. Las áreas del CPF conectan con estructuras corticales y subcorticales, e influyen así en los sistemas encargados de la percepción, los actos motores, los afectos, la memoria y la recompensa, así como sus conexiones intrínsecas, de forma que en el CPF converge la información del resto del cerebro a través de circuitos relativamente locales. En segundo lugar, posee plasticidad para establecer nuevas asociaciones que posibilitan el aprendizaje y la flexibilidad del comportamiento. Además, se ha demostrado que el *feedback* del CPF proyecta los objetivos generales por todo el cerebro. Finalmente, existe evidencia sobre cómo mantiene en el tiempo el patrón de actividad neuronal que sustenta el objetivo inhibiendo la interferencia, lo que favorece la asociación de sucesos que ocurren separados en el tiempo con recompensas futuras, lo que constituye la base de la anticipación y la planificación de la conducta.

Desde la aproximación propuesta por Miller y Cohen, el procesamiento de la información en el cerebro es competitivo, y cuando, para dar respuesta a una tarea, entran en conflicto los mapas estímulo-respuesta más habituales y fuertes con las señales arriba-abajo más débiles, pero adecuadas para la tarea, el CPF se encarga de favorecer estas últimas a través de la representa-

ción neuronal de metas y reglas que configuran el procesamiento en otras partes del cerebro. Ante una situación no familiar, cada opción de respuesta genera un modelo de actividad en el CPF. Cuando se elige una opción en función de la representación interna del objetivo y resulta exitosa, se refuerzan las conexiones entre la representación de la situación y el modelo de actividad del CPF que sustenta la acción correcta, de forma que ésta estará más marcada en el futuro para situaciones similares.

Frente a los modelos tradicionales de memoria de trabajo, Miller y Cohen defienden el papel del CPF no sólo en la manipulación de la información, sino en el mantenimiento de los objetivos y reglas de la tarea. Desde esta teoría, el CPF es relevante para otros procesos cognitivos, especialmente para el control de la atención (efecto en las tendencias competitivas a favor de la información relevante para la tarea) y la inhibición de la interferencia. También destacan su función en la actualización de objetivos, en la monitorización y ajustes del control cognitivo que requiere la demanda, en tareas de ejecución dual y en la planificación de la conducta a través de la activación prospectiva de las pautas de actividad neuronal en el CPF. Para estos autores, la organización de esta región en diferentes áreas funcionales viene marcada por las diferencias en las tendencias relevantes para la tarea con las que trabajan. Así, la región orbitofrontal desempeña un rol inhibitorio en situaciones sociales y emocionales en las que la tendencia apropiada compite con otras de fuerza similar, mientras que el área dorsolateral entra en juego cuando se requiere un papel más cognitivo o reflexivo.

Modelos factoriales y control ejecutivo

Diversos autores han empleado el análisis factorial para identificar los componentes subyacentes al constructo funciones ejecutivas [54-56]. Probablemente, uno de los modelos factoriales que goza de mayor reconocimiento es el propuesto por Miyake et al [57,58].

Miyake et al describieron tres componentes ejecutivos claramente diferenciados, aunque no totalmente independientes, y que contribuían de manera diferencial al rendimiento en tareas de tipo ejecutivo. Los tres componentes se definieron como:

- *Actualización*: implica la monitorización, la manipulación y la actualización de información en línea en la memoria de trabajo.
- *Inhibición*: consiste en la capacidad para inhibir de forma deliberada o controlada la producción de respuestas predominantes automáticas cuando la situación lo requiere.
- *Alternancia*: capacidad de cambiar de manera flexible entre distintas operaciones mentales o esquemas.

Para la evaluación de la capacidad de actualización emplearon tareas específicas, como la *Keep Track Task*, la *Letter Memory Task* y la *Tone Monitoring Task*; para valorar los procesos de inhibición, el test de Stroop, tareas antisacádicas y la *Stop-Signal Task*. Por último, las tareas utilizadas para valorar la alternancia entre *set* mentales son la *Plus-Minus Task*, la *Number-Letter Task* y la *Local-Global Task*. Además de las pruebas señaladas, resulta de particular interés que el grupo de Miyake administró otras pruebas consideradas 'clásicas' en la evaluación de las funciones ejecutivas, como son el WCST, la torre de Hanoi, una prueba de generación de números al azar, tarea de *span* atencional y una tarea de ejecución dual. Estos autores hallaron relaciones entre estas pruebas 'clásicas' y los tres componentes ejecutivos propuestos. Así, la alternancia cognitiva se relacionaría con el

WCST, los procesos de inhibición y actualización parecen desempeñar un importante papel en la ejecución de la torre de Hanoi, mientras que la prueba de *span* atencional correlacionaría con procesos de actualización en la memoria de trabajo. Sin embargo, la tarea de ejecución dual no se relacionó con ninguno de estos tres procesos descritos, lo que induce a pensar que la coordinación de dos tareas realizadas simultáneamente es una habilidad diferenciada de los tres procesos de funciones ejecutivas descritos y estudiados. Estos hallazgos se interpretan por Miyake et al como la evidencia de la unidad y diversidad de las funciones ejecutivas. Fisk y Sharp [59] han ratificado la existencia de los tres factores ejecutivos propuestos por Miyake et al, y han añadido un cuarto factor asociado al rendimiento en pruebas de fluidez verbal y definido como un componente de acceso a contenidos almacenados en la memoria a largo plazo.

Además de los componentes ejecutivos descritos por Miyake, en los últimos años se viene investigando con profusión en torno a los procesos implicados en la toma de decisiones. La toma de decisiones puede definirse como la habilidad para seleccionar la conducta más adaptativa para el organismo de un conjunto de posibles alternativas conductuales. Se trata, pues, de un complejo proceso en el que se hallan implicados distintos aspectos, incluyendo la consideración de los aspectos cognitivos de la situación de decisión, las contingencias de recompensa y castigo asociadas a cada una de las opciones, y las señales emocionales relacionadas con cada una de las posibles respuestas [60]. Diversos estudios neuropsicológicos han demostrado que el rendimiento en tareas de toma de decisiones [61-65] (básicamente en la *Iowa Gambling Task*) no correlaciona con la ejecución en pruebas en las que se hallan implicados los procesos ejecutivos descritos por Miyake (actualización, inhibición y alternancia), por lo que nos hallaríamos ante un cuarto componente independiente dentro del funcionamiento ejecutivo.

El estudio de los subcomponentes de las funciones ejecutivas mediante métodos de análisis factorial plantea que diferentes tareas neuropsicológicas reflejan distintas habilidades ejecutivas. Boone et al [54], tras estudiar una muestra heterogénea de pacientes neurológicos, hallaron tres factores ejecutivos:

- *Flexibilidad cognitiva*: comprendería las variables del WCST.
- *Velocidad de procesamiento*: incluiría el test de Stroop, fluencia verbal y clave de números.
- *Atención básica y dividida junto a memoria a corto plazo*: *span* de dígitos, clave de números y figura compleja de Rey.

Busch et al [56] han estudiado una muestra de 104 pacientes con traumatismo craneoencefálico, y han encontrado en el análisis factorial tres componentes que explicarían el 52,7% de la varianza. El primer factor incluye funciones ejecutivas de alto nivel con dos componentes diferenciados: la conducta autogenerada y la flexibilidad cognitiva; el segundo factor parece representar el control cognitivo, particularmente la memoria de trabajo; el tercer factor consiste en los fallos de memoria representados por los errores cometidos al intentar inhibir la información inadecuada. A su vez, Taylor et al [66] sugieren tres componentes genéricos relacionados con la función prefrontal:

- El establecimiento de uniones entre representaciones en la memoria de trabajo, que podrían representar estímulos sensoriales, acciones potenciales motoras, etc.
- La creación, el estudio y la decisión entre esquemas de alto nivel que incorporan secuencias de acción repetibles, pero a menudo flexibles.

- Las evaluaciones afectivas que se incorporan utilizando estas evaluaciones para dirigir acciones.

En otro estudio, Pineda et al [67] seleccionaron una muestra de jóvenes universitarios con cociente intelectual normal a quienes se les aplicó una batería de exploración neuropsicológica compuesta por test ejecutivos (WCST, TMT A y B, un test de fluencia verbal fonológico y semántico, y el test de Stroop). Estos autores hallaron una estructura factorial compuesta por cuatro factores independientes: organización y flexibilidad, velocidad de procesamiento, control inhibitorio y fluidez verbal. Pineda et al postulan que las funciones ejecutivas son una actividad cognitiva formada por numerosas dimensiones independientes que trabajan de manera concertada para llevar a cabo tareas complejas no automatizadas. Asimismo, reconocen que la estructura factorial propuesta puede variar, dependiendo del tipo de pruebas utilizadas, el modelo matemático utilizado en el análisis y la población estudiada.

En nuestro país, Ríos et al [68,69] realizan un análisis factorial que les permite clarificar los procesos de atención y control ejecutivo implicados en una serie de tareas aplicadas a un grupo de pacientes con daño cerebral. El primer factor, denominado velocidad de procesamiento, incluyó las puntuaciones en las que la velocidad o la presión del tiempo estaban implicadas: TMT A, TMT B, búsqueda de símbolos, clave de números, con-

dición palabra del test de Stroop, condición palabra-color del test de Stroop, letras y números y test breve de atención total. El segundo factor, flexibilidad cognitiva, incluyó los errores perseverativos y aciertos en el WCST, junto con la puntuación TMT B/A. El tercer factor encontrado, memoria operativa, estuvo formado por aquellas puntuaciones relacionadas con el mantenimiento y manipulación de información en la memoria de trabajo, esto es, letras y números, test breve de atención total, pérdida del set en el WCST y errores no perseverativos en la misma prueba. Por último, el cuarto factor, denominado control de la interferencia, incluyó dos puntuaciones del test de Stroop (condición palabra-color e interferencia), el TMT B/A y la única puntuación del PASAT incluida en el análisis.

Los modelos factoriales son una interesante herramienta para el estudio del constructo funciones ejecutivas. Sin embargo, no hay que perder de vista que el número de factores hallados en los diferentes análisis factoriales publicados viene determinado principalmente por cómo es definido este constructo. Cada autor, dependiendo del modelo teórico que emplee para describir qué son las funciones ejecutivas, conferirá, para resultados similares, su personal significado cualitativo a cada uno de los factores. De todas maneras, resulta posible afirmar que algunos de los factores hallados son particularmente sólidos y constantes, ya que se repiten en los diferentes análisis factoriales realizados.

BIBLIOGRAFÍA

1. Tirapu-Ustárroz J, Muñoz-Céspedes JM. Memoria y funciones ejecutivas. *Rev Neurol* 2005; 41: 475-84.
2. Lezak MD. Relationship between personality disorders, social disturbances and physical disability following traumatic brain injury. *J Head Trauma Rehabil* 1987; 2: 57-69.
3. Lezak MD. The problem of assessing executive functions. *Int J Psychol* 1982; 17: 281-97.
4. Sholberg MM, Mateer CA. Remediation of executive functions impairments. In Sholberg MM, Mateer CA, eds. *Introduction to cognitive rehabilitation*. New York: Guilford Press; 1989. p. 232-63.
5. Tirapu-Ustárroz J, Pérez-Sayes G, Erekatxo-Bilbao M, Pelegrín-Valero C. ¿Qué es la teoría de la mente? *Rev Neurol* 2007; 44: 479-89.
6. Funahashi S. Neuronal mechanisms of executive control by the prefrontal cortex. *Neurosci Res* 2001; 39: 147-65.
7. Goldberg E. *El cerebro ejecutivo*. Barcelona: Crítica Drakontos; 2002.
8. Grafman J. Alternative frameworks for the conceptualization of prefrontal lobe functions. In Boller F, Grafman J, eds. *Handbook of neuropsychology*. Amsterdam: Elsevier Science; 1994. p. 187-202.
9. Grafman J, Holyoak K, Boller F. *Structure and functions of the human prefrontal cortex*. New York: New York Academy of Sciences; 1995. Vol. 769.
10. Allegri RF, Harris P. La corteza prefrontal en los mecanismos atencionales y la memoria. *Rev Neurol* 2001; 32: 449-53.
11. Alexander GE, Crutcher MD, DeLong MR. Basal ganglia-thalamocortical circuits: parallel substrates for motor, oculomotor, 'prefrontal' and 'limbic' functions. *Prog Brain Res* 1990; 85: 119-46.
12. Cummings JL. *Clinical neuropsychiatry*. Boston: Allyn & Bacon; 1985.
13. Teuber HL. Unity and diversity of frontal lobe functions. *Acta Neurobiol Exp* 1972; 32: 615-56.
14. Duncan J, Johnson R, Swales M, Freer C. Frontal lobe deficits after head injury: unity and diversity of function. *Cogn Neuropsychol* 1997; 14: 713-41.
15. Duncan J, Emslie, H, Williams P, Johnson R, Freer C. Intelligence and the frontal lobe: the organization of goal-directed behavior. *Cognit Psychol* 1996; 30: 257-67.
16. Engle RW, Tuholski SW, Laughlin JE, Conway AR. Working memory, short-term memory, and general fluid intelligence: a latent variable approach. *J Exp Psychol Gen* 1999; 125: 309-31.
17. Kimberg DY, Farah MJ. A unified account of cognitive impairments following frontal lobe damage: the role of working memory in complex, organized behavior. *J Exp Psychol Gen* 1993; 122: 411-28.
18. Miyake A, Shah P. Toward unified theories of working memory: emerging general consensus, unresolved theoretical issues, and future research directions. In Miyake A, Shah P, eds. *Models of working memory: mechanisms of active maintenance and executive control*. New York: Cambridge University Press; 1999. p. 442-81.
19. Cohen JD, Servan-Schreiber D. Context, cortex, and dopamine: a connectionist approach to behavior and biology in schizophrenia. *Psychol Rev* 1992; 99: 45-77.
20. Cohen JD, Braver TS, O'Reilly RC. A computational approach to prefrontal cortex, cognitive control and schizophrenia: recent developments and current challenges. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 1996; 351: 1515-27.
21. Fuster JM. *The prefrontal cortex*. New York: Raven Press; 1980.
22. Fuster JM. The prefrontal cortex, mediator of cross-temporal contingencies. *Hum Neurobiol* 1985; 4: 169-79.
23. Goldman-Rakic PS. Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behavior by representational memory. In Mountcastle VB, Plum F, eds. *Handbook of physiology, section 1, the nervous system*. Vol. 5. Higher functions of the brain. Bethesda: American Physiological Society; 1987. p. 373-417.
24. Fuster JM. Unit activity in prefrontal cortex during delayed-response performance: neuronal correlates of transient memory. *J Neurophysiol* 1973; 36: 61-78.
25. Diamond A, Goldman-Rakic PS. Comparison of human infants and rhesus monkeys on Piaget's AB task: evidence for dependence on dorsolateral prefrontal cortex. *Exp Brain Res* 1989; 74: 24-40.
26. Grafman J. Similarities and distinctions among current models of prefrontal cortical functions. *Ann NY Acad Sci* 1995 15; 769: 337-68.
27. Grafman J. The structured event complex and the human prefrontal cortex. In Stuss DT, Knight RT, eds. *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; 2002. p. 292-310.
28. Mah LW, Arnold MC, Grafman J. Deficits in social knowledge following damage to ventromedial prefrontal cortex. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci* 2005; 17: 66-74.
29. Knutson KM, Wood JN, Grafman J. Brain activation in processing temporal sequence: an fMRI study. *Neuroimage* 2004; 23: 1299-1307.
30. Wood JN, Knutson KM, Grafman J. Psychological structure and neural correlates of event knowledge. *Cereb Cortex* 2005; 15: 1155-61.
31. Fuster JM. *The prefrontal cortex: anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobe*. 2 ed. New York: Raven Press; 1989.
32. Baddeley AD, Hitch GJ. Working memory. In Brower GA, ed. *The psychology of learning and cognition*. New York: Academic Press; 1974. p. 647-67.

33. Baddeley AD, Hitch GA. Developments in the concepts of working memory. *Neuropsychology* 1994; 8: 484-93.
34. Baddeley AD. The episodic buffer: a new component of working memory. *Trends Cogn Sci* 2000; 4: 417-23.
35. Petrides M. Frontal lobes and working memory: evidence from investigations of the effects of cortical excisions in nonhuman primates. In Boller F, Grafman J, eds. *Handbook of Neuropsychology*, vol. 9. Amsterdam: Elsevier; 1994. p. 59-82.
36. Petrides M. Specialized systems for the processing of mnemonic information within the primate frontal cortex. In Roberts AC, Robbins TW, Weiskrantz L, eds. *The prefrontal cortex: executive and cognitive functions*. Oxford: Oxford University Press; 1998. p. 103-16.
37. Petrides M, Milner B. Deficits on subject-ordered tasks after frontal- and temporal-lobe lesions in man. *Neuropsychologia* 1982; 20: 249-62.
38. Owen AM, Downes JJ, Sahakian BJ, Polkey CE, Robbins TW. Planning and spatial working memory following frontal lobe lesions in man. *Neuropsychologia* 1990; 28: 757-66.
39. Goldman-Rakic PS. Architecture of the prefrontal cortex and the central executive. *Ann N Y Acad Sci* 1995; 769: 212-20.
40. Goldman-Rakic PS. The prefrontal landscape: implications of functional architecture for understanding human mentation and the central executive. In Roberts AC, Robbins TW, Weiskrantz L, eds. *The prefrontal cortex: executive and cognitive functions*. Oxford: Oxford University Press; 1998. p. 87-102.
41. Goldman-Rakic PS. Topography of cognition: parallel distributed networks in primate association cortex. *Annu Rev Neurosci* 1988; 11: 137-56.
42. Goldman-Rakic PS. The frontal lobes: uncharted provinces of the brain. *Trends Neurosci* 1984; 7: 425-9.
43. D'Esposito M, Postle BR. Working memory function in lateral prefrontal cortex. In Stuss DT, Knight RT, eds. *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; 2002.
44. Postle BR, Berger JS, Goldstein JH, Curtis CE, D'Esposito M. Behavioral and neuropsychological correlates of episodic coding, proactive interference and list length effects in a running span verbal working memory task. *Cogn Affect Behav Neurosci* 2001; 1: 10-21.
45. Conway AR, Kane MJ, Engle RW. Working memory capacity and its relation to general intelligence. *Trends Cogn Sci* 2003; 7: 547-52.
46. Kane MJ, Engle RW. The role of prefrontal cortex in working-memory capacity, executive attention, and general fluid intelligence: an individual differences perspective. *Psychon Bull Rev* 2002; 9: 637-71.
47. Duncan J, Miller EK. Cognitive focus through adaptive neural coding in the primate prefrontal cortex. In Stuss DT, Knight RT. *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; 2002. p. 278-91.
48. Duncan J, Emslie H, Williams P, Johnson R, Freer C. Intelligence and the frontal lobe: the organization of goal-directed behavior. *Cognit Psychol* 1996; 30: 257-303.
49. Duncan J. Attention, intelligence and the frontal lobes. In Gazzaniga MS, ed. *The cognitive neurosciences*. Cambridge: MIT Press; 1995. p. 721-33.
50. Duncan J, Seitz RJ, Kolodny J, Bor D, Herzog H, Ahmed A, et al. A neural basis for general intelligence. *Science* 2000; 289: 457-60.
51. Duncan J. An adaptive coding model of neural function in prefrontal cortex. *Nat Neurosci* 2001; 2: 820-9.
52. Goldberg E. *La paradoja de la sabiduría*. Barcelona: Crítica Drakontos; 2006.
53. Miller EK, Cohen JD. An integrative theory of frontal lobe function. *Annu Rev Neurosci* 2001; 24: 167-202.
54. Boone KB, Ponton MO, Gorsuch RL, Gonzalez JJ, Miller BL. Factor analysis of four measures of prefrontal lobe functioning. *Arch Clin Neuropsychol* 1998; 13: 585-95.
55. Della Sala S, Gray C, Spinnler H, Trivelli C. Frontal lobe functioning in man: the riddle revisited. *Arch Clin Neuropsychol* 1998; 13: 663-82.
56. Busch RM, McBride A, Curtiss G, Vanderploeg RD. The components of executive functioning in traumatic brain injury. *J Clin Exp Neuropsychol* 2005; 27: 1022-32.
57. Miyake A, Friedman NP, Emerson MJ, Witzki AH, Howerter A, Wager TD. The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex frontal lobe tasks: a latent variable analysis. *Cognit Psychol* 2000; 41: 49-100.
58. Miyake A, Friedman NP, Rettinger DA, Shah P, Hegarty M. How are visuospatial working memory, executive functioning, and spatial abilities related? A latent-variable analysis. *J Exp Psychol Gen* 2001; 130: 621-40.
59. Fisk JE, Sharp CA. Age-related impairment in executive functioning: updating, inhibition, shifting, and access. *J Clin Exp Neuropsychol* 2004; 26: 874-90.
60. Verdejo A, Aguilar de Arcos F, Pérez-García M. Alteraciones de los procesos de toma de decisiones vinculados al córtex prefrontal ventromedial en pacientes drogodependientes. *Rev Neurol* 2004; 38: 601-6.
61. Damasio AR. *Descartes' error. Emotion, reason and the human brain*. New York: Putnam's Sons; 1994.
62. Damasio AR, Tranel D, Damasio H. Individuals with sociopathic behavior caused by frontal damage fail to respond autonomically to social stimuli. *Behav Brain Res* 1990; 41: 81-94.
63. Damasio AR, Tranel D, Damasio H. Somatic markers and the guidance of behavior: theory and preliminary testing. In Levin HS, Eisenberg HM, Benton AL, eds. *Frontal lobe function and dysfunction*. New York: Oxford University Press; 1991. p. 217-29.
64. Damasio AR, Damasio H. Cortical systems for retrieval of concrete knowledge: the convergence zone framework. In Koch C, David JL, eds. *Large-scale neuronal theories of the brain*. Cambridge: MIT Press; 1995. p. 61-74.
65. Damasio AR. The somatic marker hypothesis and the possible functions of the prefrontal cortex. In Roberts AC, Robbins TW, Weiskrantz L, eds. *The frontal cortex: executive and cognitive functions*. New York: Oxford University Press; 1998. p. 36-50.
66. Taylor JG, Taylor NR, Bapi G, Bugmann G, Levine D. The frontal lobes and executive function: IEEE-INNS-ENNS International Joint Conference on Neural Networks (IJCNN'00). Vol. 1. p. 1041.
67. Pineda DA, Merchan V, Rosselli M, Ardila A. Estructura factorial de la función ejecutiva en estudiantes universitarios jóvenes. *Rev Neurol* 2000; 31: 1112-8.
68. Ríos M, Periañez JA, Muñoz-Céspedes JM. Attentional control and slowness of information processing after severe traumatic brain injury. *Brain Inj* 2004; 18: 257-72.
69. Ríos-Lago M, Muñoz-Céspedes JM. La atención y el control ejecutivo después de un TCE. Madrid: Fundación Mapfre Medicina; 2004.

MODELS OF EXECUTIVE CONTROL AND FUNCTIONS (I)

Summary. Introduction. *As human beings we are capable of coping with novel situations and adapting to changes in a flexible manner. The cognitive skills that allow individuals to control and regulate their behaviour are called executive functions. Anatomically, the executive functions depend on a distributed neural system, in which the prefrontal cortex plays an essential role. Recent data suggest that different regions of the prefrontal cortex may be involved in a number of aspects of executive functioning.* Development. *The purpose of this article is to carry out a review of the main 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, in some case avoiding certain parts of that reality. In this first part, we review the models and theories of contextual information, structured complex events, working memory, adaptive encoding, Miller and Cohen's integrating theory, and the factorial models of executive control.* Conclusions. *There is no single model that allows us to explain how specific cognitive processes are controlled and coordinated while complex cognitive activities are being performed. Nevertheless, some agreement has been reached on accepting the idea that the executive functions construct does not consist of a single concept, but instead a combination of several cognitive processes that combine in a number of ways in order to operate in different situations.* [REV NEUROL 2008; 46: 684-92]

Key words. *Adaptive encoding. Complex structured event. Contextual information. Factorial models. Integrating theory. Working memory.*