

Neuropsicología de las funciones ejecutivas

J. Tirapu-Ustárroz

P. Luna-Lario

Neuropsicología de las funciones ejecutivas

J. Tirapu-Ustárroz

P. Luna-Lario

Introducción

La reciente eclosión de las neurociencias cognitivas ha generado un creciente interés por comprender las funciones y los sustratos neurales de las denominadas funciones cognitivas de alto nivel [1]. En las dos últimas décadas, la neurología conductual y la neuropsicología han evolucionado a pasos agigantados bajo el influjo de los modelos teóricos provenientes de la psicología cognitiva, pero también por el avance de nuevos y sofisticados métodos que permiten estudiar la actividad cerebral durante los procesos cognitivos [2]. Así, las técnicas de neuroimagen y los modelos computacionales de las funciones cognitivas de alto nivel han arrojado nuevos datos y modelos sobre el intrincado mundo del funcionamiento cerebral.

Durante muchos años se ha postulado que los lóbulos frontales se hallan implicados en la secuenciación de los actos motores requeridos para ejecutar eficazmente una acción. Sin embargo, en las dos últimas décadas se ha ido profundizando en el papel que juegan los lóbulos frontales y cómo su función se extiende hacia el control de los procesos cognitivos. Así, un sólido cuerpo de evidencia científica demuestra que esta región cerebral, como estructura, se halla implicada en la ejecución de operaciones cognitivas específicas, tales como memorización, metacognición, aprendizaje y razonamiento [3]. De esta relación se infiere que los lóbulos frontales se encargan de una función

ejecutiva o supervisora de la conducta. Sin embargo, esta definición resulta vaga e imprecisa, ya que no logra anclar los procesos mentales en el funcionamiento cerebral, al no precisar cómo las funciones ejecutivas operan sobre contenidos cognitivos.

Por otro lado, el córtex prefrontal es la región cerebral con un desarrollo filogenético y ontogénico más reciente y, por ello, la parte del ser humano que más nos diferencia de otros seres vivos y mejor refleja nuestra especificidad, y constituye aproximadamente el 30% de la corteza cerebral [4]. Desde un punto de vista funcional, se puede afirmar que en esta región cerebral se encuentran las funciones cognitivas más complejas y evolucionadas del ser humano, y se le atribuye un papel esencial en actividades tan importantes como la creatividad, la ejecución de actividades complejas, el desarrollo de las operaciones formales del pensamiento, la conducta social, la toma de decisiones y el juicio ético y moral [5,6]. En esta línea, los tipos de déficit que tanto en la clínica como en la investigación se atribuyen a lesiones del córtex prefrontal incluyen una interacción de alteraciones emocionales, conductuales y cognitivas. Dentro de estas alteraciones en el funcionamiento cognitivo destacan los denominados déficit ejecutivos.

Así, términos como 'funcionamiento ejecutivo' o 'control ejecutivo' hacen referencia a una serie de mecanismos implicados en la optimización de los procesos cognitivos para orientarlos hacia la resolución de situaciones complejas o novedosas [7].

En este sentido, el constructo de funciones ejecutivas no se puede considerar bien definido, pero se refiere a los procesos cognitivos implicados en el control consciente de las conductas y los pensamientos. Algunos componentes integrados en estos procesos son la memoria de trabajo como capacidad para mantener la información en línea, 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, estas funciones 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.

Las funciones ejecutivas se han definido como los procesos que asocian ideas, movimientos y acciones simples y los orientan a la resolución de conductas complejas [8]. Luria [9,10] fue el primer autor que, sin nombrar el término, conceptualizó las funciones ejecutivas como una serie de trastornos en la iniciativa, en la motivación, en la formulación de metas y planes de acción y en la automonitorización de la conducta asociada a lesiones frontales. El término ‘funciones ejecutivas’ es debido a Muriel Lezak [11,12], quien las define como las capacidades mentales esenciales para llevar a cabo una conducta eficaz, creativa y aceptada socialmente. A su vez, Sholberg considera 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, automonitorización y uso de *feedback*. Mateer (citada por Junqué), continuando con esta línea cognitivista, refiere los siguientes componentes de la función ejecutiva: dirección de la atención, reconocimiento de los patrones de prioridad, formulación de la intención, plan de consecución o logro, ejecución del plan y reconocimiento del logro [13,14].

Desde el punto de vista neuroanatómico, se han descrito diferentes circuitos funcionales dentro del córtex prefrontal [15,16]. Por un lado, el circuito dorsolateral se relaciona más con actividades puramente cognitivas, como la memoria de trabajo, la atención selectiva, la formación de conceptos o la flexibilidad cognitiva. Por otro lado, el circuito ventromedial se asocia con el procesamiento de señales emocionales que guían nuestra toma de decisiones hacia objetivos basados en el juicio social y ético. El córtex prefrontal, pues, debe considerarse como un área de asociación heteromodal interconectada con una red distribuida de regiones corticales y subcorticales (Fig. 1).

Si el sistema es supramodular, debe plantearse qué sistemas participan en el funcionamiento ejecutivo, y dentro de estos sistemas, qué papel juega la memoria de trabajo. En los años 1980 y 1989, Joaquín Fuster [17] publicó su teoría general sobre el córtex prefrontal, y consideró que éste era fundamental en la estructuración temporal de la conducta. Según este autor, dicha estructuración se llevaría a cabo mediante la coordinación de tres funciones subordinadas:

- Una función retrospectiva de memoria a corto plazo (MCP) provisional.
- Una función prospectiva de planificación de la conducta (no olvidemos que la memoria es retrospectiva y prospectiva).
- Una función consistente en el control y supresión de las influencias internas y externas capaces de interferir en la formación de patrones de conducta.

Por otra parte, cuando afirmamos que las funciones ejecutivas son el resultado de un sistema supramodal de procesamiento múltiple, reconocemos implícitamente su relación recíproca con otras funciones cerebrales en una doble dirección. Así, por un lado, las funciones ejecutivas afectarán a otros procesos cognitivos (procesamiento *top-down*), pero también otros procesos cognitivos influirán en un adecuado funcionamiento ejecutivo (procesamiento *bottom-up*).

Parece evidente que tanto el propio concepto (ejecutivo) como sus descripciones se apoyan en modelos predominantemente cognitivistas que basan sus definiciones en aproximaciones más o menos afortunadas a los modelos de procesamiento de la información. Estos nuevos modelos de la neurociencia cognitiva tratan de explicar el sustrato de las funciones cognitivas de alto nivel, y aunque el término pueda resultar novedoso, ya en 1939 Rylander señalaba que ‘el síndrome frontal produce alteraciones en la atención, incremento de la distractibilidad, dificultad para captar la totalidad de una realidad compleja... los sujetos son capaces de resolver adecuadamente tareas rutinarias, pero incapaces de resolver tareas novedosas’ [18]. Todas estas descripciones señaladas ya sugieren que la psicología cognitiva tiene dificultades para proveer de una adecuada ‘caracterización’ de los procesos ejecutivos, que conforman una de las principales funciones de los lóbulos frontales. Ante esta falta de un modelo único que establezca una relación más sólida entre cerebro, mente y conducta compleja, estos modelos ‘inestables’ plantean dificultades importantes para el estudio del funcionamiento cerebral.

No podemos negar que el concepto de funciones ejecutivas es un concepto excesivamente utilizado, dando por hecho que la simple ejecución deficitaria en uno o varios ‘test frontales’

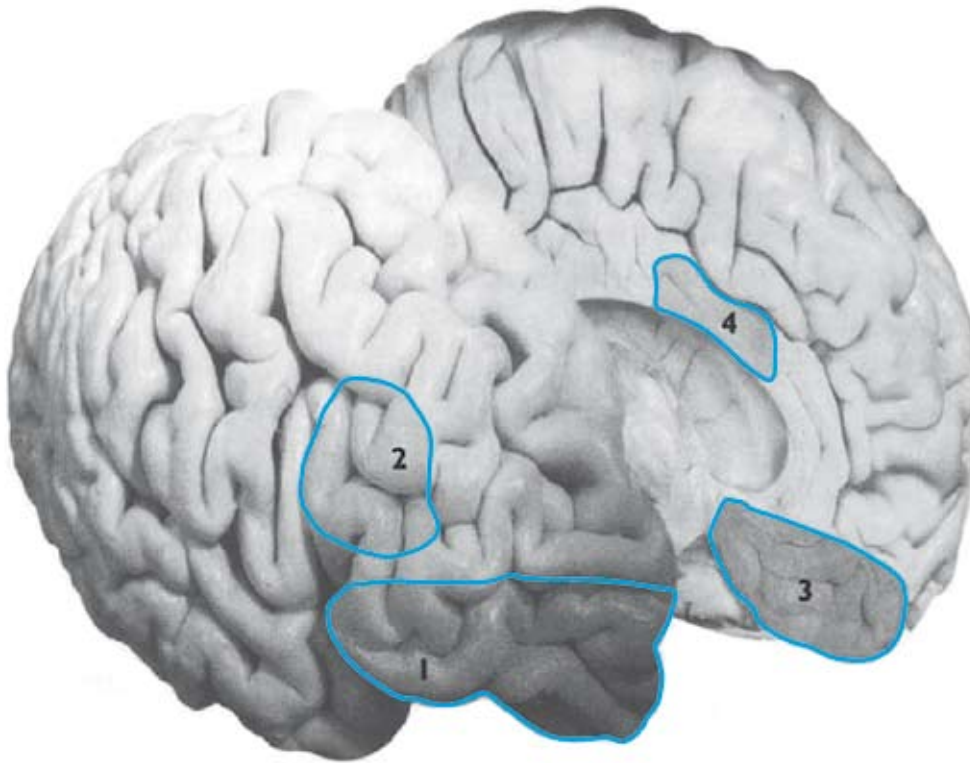


Figura 1

Córtex prefrontal: 1) Orbitofrontal; 2) Dorsolateral; 3) Ventromedial; 4) Cingulado anterior.

refleja trastornos en determinadas áreas de la conducta y que esa conducta depende de una localización concreta en el cerebro. En este sentido, el término 'funciones ejecutivas' resulta excesivamente genérico en su intención de describir funciones metacognitivas y de autorregulación de la conducta, y las definiciones sobre lo que contiene no parecen reflejar que se trate de un sistema unitario, sino, más bien, de un sistema supramodal de procesamiento múltiple.

Desde una perspectiva evolutiva, podemos afirmar que:

- Las funciones ejecutivas comienzan a emerger el primer año de vida.
 - Las funciones ejecutivas se desarrollan en un amplio rango de edades, con un importante pico entre los 2 y los 5 años y a partir de los 12 años.
 - Las alteraciones en el funcionamiento ejecutivo pueden ocurrir en distintas situaciones y etapas, y estas alteraciones parecen hallarse en consonancia con las exigencias de las tareas.
- Como veremos a lo largo de este capítulo, las funciones ejecutivas pueden ser abordadas desde una perspectiva meramente cognitiva o fría relacionada con la corteza frontal dorsolateral, y desde otra perspectiva emocional o cálida dependiente de la corteza orbitofrontal.
 - Las dificultades en las funciones ejecutivas puede ser una alteración común a diferentes perturbaciones.
 - Diferentes alteraciones del desarrollo cognitivo pueden explicarse por la afectación de estas funciones.

Como se ha señalado anteriormente, las alteraciones en las funciones ejecutivas se han considerado prototípicas de la patología del lóbulo frontal, fundamentalmente de las lesiones o disfunciones que afectan a la región prefrontal dorsolateral [19,20]. Así, se ha acuñado el término 'síndrome disejecutivo' para definir las dificultades que exhiben algunos pacientes con una marcada dificultad para centrarse en la tarea y finalizarla

sin un control ambiental externo [21,22]. En segundo lugar, presentan dificultades en el establecimiento de nuevos repertorios conductuales, y una falta de habilidad para utilizar estrategias operativas. En tercer lugar, muestran limitaciones en la productividad y creatividad, con falta de flexibilidad cognitiva. En cuarto lugar, la conducta de los sujetos afectados por alteraciones en el funcionamiento ejecutivo pone de manifiesto una incapacidad para la abstracción de ideas que muestra dificultades para anticipar las consecuencias de su comportamiento, lo que provoca una mayor impulsividad o incapacidad para posponer una respuesta. Dada la multiplicidad de manifestaciones de este síndrome disejecutivo, parece necesario distinguir las funciones ejecutivas de aquéllas que no lo son, con el fin de establecer una taxonomía funcional que nos permita distinguir las ejecuciones, habilidades y conductas que son características de un adecuado funcionamiento ejecutivo [23].

Asimismo, conviene destacar que son muy numerosas las patologías neurológicas y los trastornos mentales en los que se han descrito alteraciones en alguno de o todos los componentes del funcionamiento ejecutivo. Entre los primeros podemos destacar los tumores cerebrales [24], los traumatismos craneoencefálicos [25,26], los accidentes cerebrovasculares [27,28], la enfermedad de Parkinson [29,30], la esclerosis múltiple [31,32] y el síndrome de Gilles de la Tourette [33]. En lo que respecta a la patología psiquiátrica, las alteraciones disejecutivas han sido estudiadas, entre otras, en la esquizofrenia [34,35], en el trastorno obsesivo-compulsivo [36,37], en el trastorno disocial de la personalidad [38,39], en el autismo [40] o en el trastorno por déficit de atención [41,42]. Esto sugiere que el término 'funcionamiento ejecutivo' describe de forma inadecuada una función y, además, no depende de una estructura anatómica única. En la neuropsicología clásica no resulta demasiado complicado describir los diferentes cuadros afásicos y su relación con lesiones cerebrales específicas; sin embargo, nos encontramos en la clínica cotidiana con demasiados ejemplos que ponen de manifiesto la alteración del funcionamiento ejecutivo en ausencia de afectación frontal. Dicho de otro modo, hemos de reconocer con humildad que cuando nos referimos a las funciones ejecutivas, y pretendemos establecer una relación clara entre estructura, función y conducta, no poseemos una teoría neuropsicológica firme; y que la alteración de las funciones ejecutivas no resulta un buen 'marcador cerebral', algo así como lo que ocurre con la serotonina y la psicopatología (resulta un marcador biológico excesivamente inespecífico).

Es propósito de este capítulo revisar los modelos explicativos sobre el funcionamiento y control ejecutivo, con el fin de intentar aproximarnos a una clarificación conceptual.

Modelo jerárquico

A mediados de la pasada década, Stuss y Benson [43,44], en su libro sobre el lóbulo frontal, propusieron un modelo jerárquico de las funciones mentales. Se encuentra influenciado, en primer lugar, por la organización anatómica del sistema nervioso central y, en segundo lugar, por las clásicas aportaciones de W. James respecto a la consciencia en su libro *Principios de psicología*. Según este modelo, el córtex prefrontal realizaría un control supramodal sobre las funciones mentales básicas localizadas en estructuras basales o retrorrolándicas (Fig. 2). Este control lo llevaría a cabo a través de las funciones ejecutivas, que, a su vez, también se distribuirían de manera jerárquica, aunque con una relación interactiva entre ellas. En el vértice de esta pirámide se encontraría la autoconciencia o autoanálisis, mediante el cual se representan las experiencias subjetivas actuales en relación con las previas, monitorizando la propia actividad mental y utilizando el conocimiento adquirido para resolver nuevos problemas y guiar la toma de decisiones para el futuro. En un segundo nivel se encontrarían las funciones que realizan el control ejecutivo o cognitivo del resto de funciones mentales. Estas funciones son las siguientes: anticipación, selección de objetivos, formulación y planificación previa de posibles soluciones, iniciación de la respuesta con monitorización de la misma y de sus consecuencias. El tercer nivel corresponde a las funciones siguientes: a) el impulso (*drive*), que engloba la capacidad de iniciar y mantener una actividad mental y una conducta motora. Este concepto está relacionado con la noción de motivación, que podemos definir como la energía necesaria puesta a disposición para lograr algo deseable o evitar algo indeseable, y que está relacionada con el estado emocional del sujeto; y b) la organización temporal, que hace referencia a la capacidad de mantener secuencias de información y percibir el orden temporal de los sucesos. Para Stuss y Benson, estas funciones no se encargan de funciones de ejecución, sino del control de la activación de las acciones (*executive cognitive control*) mediante la anticipación, la elección de objetivos que se desea conseguir, la planificación y la selección adecuada, que supone la selección de una respuesta y la inhibición de otras.

En 1991, el propio Stuss [45-47] redefine su modelo de sistema de control ejecutivo, manteniendo la premisa de que las funciones del córtex prefrontal componen un sistema con funciones jerárquicas, independientes, pero interactivas. Cada uno de los tres componentes descritos contendría sus subsistemas y un mecanismo de control que utiliza tres elementos básicos: entrada de información, que tendrá su especificidad en función del nivel de representación de la información; un

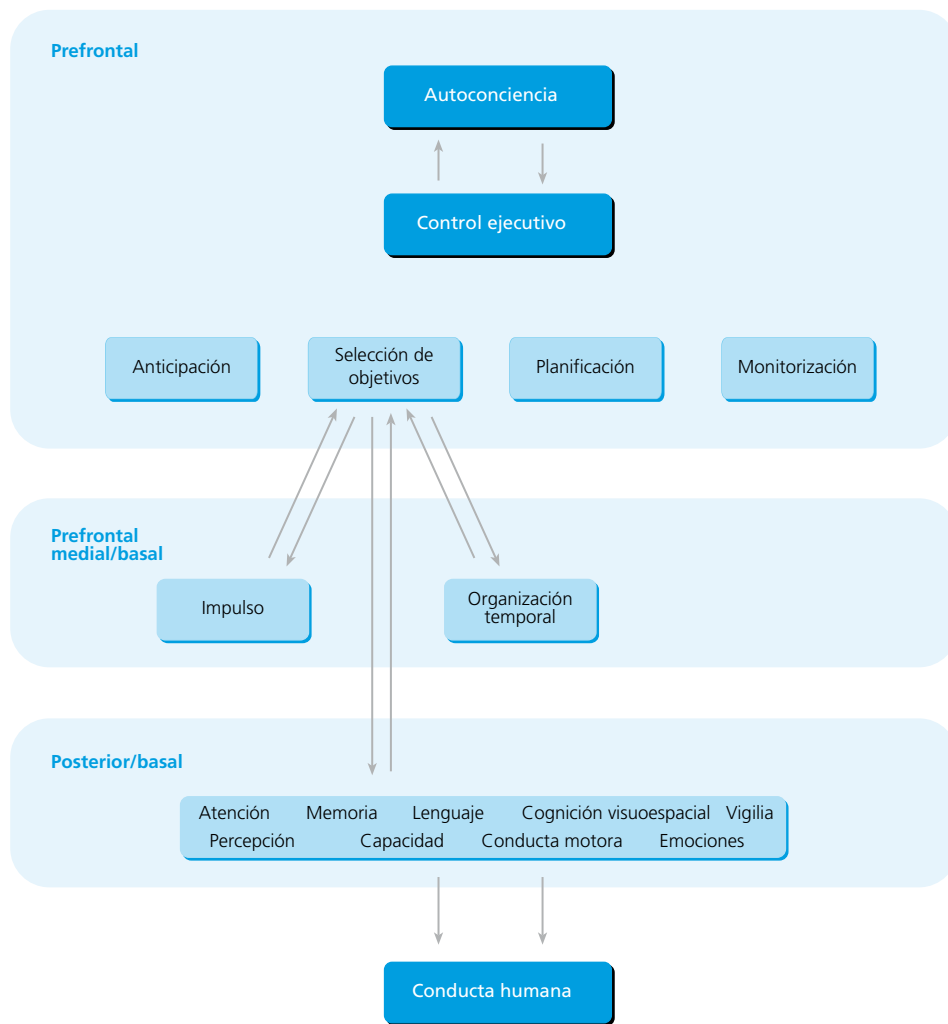


Figura 2
Modelo jerárquico de Stuss y Benson.

sistema comparador, que analiza la información en relación con las experiencias pasadas del sujeto; y un sistema de salida, que traduce los resultados de la evaluación comparativa hacia un tipo determinado de respuesta (Fig. 3).

El *input* del primer componente corresponde al sistema sensorial y perceptual, y contendría un dominio para cada módulo específico. El análisis perceptual y su respuesta pueden ser simples o complejos, pero siempre son conductas sobreaprendidas, automáticas y rápidas. Este tipo de procesos no participa de la

conciencia, por lo que podríamos denominarlo implícito, y es la base de muchos comportamientos que exhibimos en nuestra vida cotidiana. Este sistema no necesitaría de la participación del córtex prefrontal. Durante la adquisición de una conducta compleja (como conducir), el córtex prefrontal debe mantenerse activo; cuando la conducta se interioriza o pasa a formar parte del repertorio conductual del individuo, la participación del córtex prefrontal disminuye. Esta descripción presenta muchas similitudes con el concepto de 'dirimidor de conflictos' de Shallice.

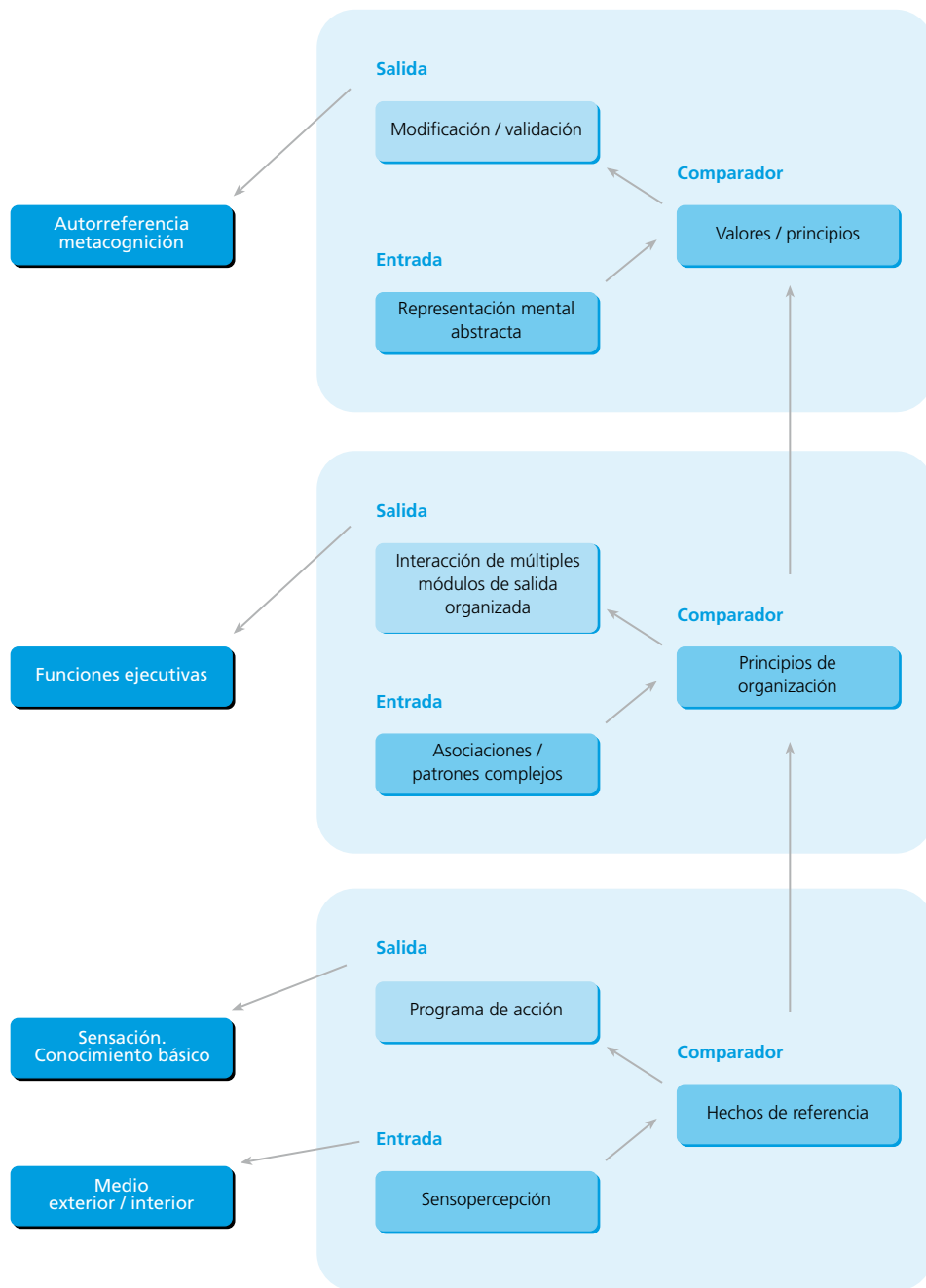


Figura 3
Marco conceptual de Stuss.

El segundo componente de este sistema jerárquico está asociado con el control ejecutivo o función de supervisión de los lóbulos frontales. Las conexiones recíprocas entre las áreas de asociación multimodal retrorrolándicas, el sistema límbico y el cerebro anterior proveen las bases neurales necesarias para este control ejecutivo. Estas funciones ejecutivas de control se han dividido conceptual y experimentalmente en subfunciones específicas, tales como anticipación, selección de objetivos y elaboración de planes. Este sistema se activaría ante situaciones novedosas, por lo que carece de acceso a respuestas rutinarias. Estas conductas, que en un principio precisan de monitorización y deliberación, pasan posteriormente a subsistemas, donde pueden controlarse automáticamente. El tercer componente de la jerarquía incorpora el concepto de autoconciencia y autorreflexión. Este componente estaría relacionado con la capacidad de ser consciente de uno mismo y con la capacidad de reflejar en pensamientos y conductas patrones individuales y propios del yo. La autoconciencia, en este sentido, depende de los *inputs* que recibe de los sistemas sensorial-perceptual y de control ejecutivo, y su *output* influye en la naturaleza y el grado del control ejecutivo.

En un artículo más reciente, Stuss [48] reconoce que nos encontramos con múltiples problemas para comprender las funciones ejecutivas, ya que la mayoría de estudios presenta problemas metodológicos y conceptuales:

- Las muestras de pacientes estudiados no siempre presentan lesiones frontales focales.
- No existe una definición unitaria de funciones ejecutivas.
- La distinción entre procesos de control automático y procesos de control consciente es insuficiente, porque no logra explicar la complejidad de dichos mecanismos de control.
- La diferencia entre tareas complejas (lóbulo frontal) y tareas simples (otras áreas cerebrales) no puede explicar la diferencia de funciones entre los lóbulos frontales y otras regiones cerebrales.
- El principal papel de los lóbulos frontales puede tener relación con el componente afectivo y emocional, desarrollo personal, juicio social y autoconciencia.

Memoria de trabajo y funciones ejecutivas

El término 'memoria de trabajo' se ha descrito en varios sentidos, y se ha utilizado con frecuencia de forma vaga y arbitraria, dando lugar a cierta confusión terminológica y conceptual, y a no poco desasosiego entre los neurocientíficos. Por ello, es

necesario definir claramente a qué nos referimos con este término y diferenciarlo de otros que han sido utilizados en muchas ocasiones de forma sinónima, como MCP, memoria primaria, memoria activa o memoria reciente.

Originalmente, de forma equivalente a la MCP, y por oposición a una representación más estable o a largo plazo, la memoria de trabajo definía un cierto tipo de capacidades de retención temporal de la información. Ambos conceptos hacían referencia a un repositorio donde los datos permanecían sin manipular durante un corto período de tiempo y bajo un formato especial mientras se transferían a un almacén permanente.

Siguiendo la propuesta de Craik [49], la MCP es un concepto supraordinal que abarcaría la memoria operativa, en la que los datos son manipulados, y la memoria primaria, término referido al mantenimiento breve de la información sin operar con ella. Por otro lado, neurocientíficos como Goldberg [50] consideran más adecuado hablar de memoria activa para enfatizar que lo fundamental de este tipo de memoria es la selección continua y rápida de la información útil en el instante del conjunto del conocimiento del que se dispone. De manera diferente, la memoria reciente surge de la clasificación de la memoria en función del tiempo que lleva almacenada la información, y queda reservada para representar lo que se ha aprendido en los días, semanas o meses anteriores, situándose entre la memoria inmediata y la reciente.

Así, en los últimos 30 años nuestra concepción de la MCP se ha ampliado. Este concepto ya no sólo hace referencia al mantenimiento 'en la mente' de información que no se halla en el ambiente, sino que también hace alusión a la manipulación y transformación de esta información para planificar y guiar nuestra conducta. El concepto de memoria de trabajo o memoria operativa (*working memory*) trata de aglutinar esta rica concepción. La memoria de trabajo se define como un sistema que mantiene y manipula la información de manera temporal, por lo que interviene en importantes procesos cognitivos, como la comprensión del lenguaje, la lectura, el razonamiento, etc. Este modelo fue desarrollado inicialmente por Baddeley y Hitch [51,52], pero ha sufrido una reformulación en el año 2000 [53], fragmentando en la actualidad la memoria de trabajo en subcomponentes diferenciados: el bucle fonológico, la agenda visuoespacial, el ejecutivo central y el *buffer* episódico.

En 1974, Baddeley y Hitch [51] presentaron un modelo de memoria operativa que pretendía una reconceptualización de la MCP, y que se basaba en la descripción y análisis de sus procesos y funciones. La memoria de trabajo se define, así, como un sistema que mantiene y manipula temporalmente la infor-

mación, por lo que interviene en la realización de importantes tareas cognitivas, tales como comprensión del lenguaje, lectura, pensamiento, etc. Este modelo lo ha desarrollado posteriormente el propio Baddeley [51,54-56], fragmentando la MCP en tres componentes diferenciados: el sistema ejecutivo central, el bucle fonológico y la agenda visuoespacial (Fig. 4).

El bucle fonológico incluye un almacén fonológico a corto plazo asistido por un proceso de control basado en el repaso articulatorio, por lo que actúa como un sistema de almacenamiento que permite utilizar el lenguaje subvocal para mantener la información en la conciencia durante el tiempo deseado; se postula la existencia de este subsistema particular para explicar la importancia de la codificación del lenguaje en la MCP. De este modo, el bucle fonológico se utilizaría para el almacenamiento transitorio del material verbal y para mantener el 'habla interna' implicada en las tareas de la MCP. Sin embargo, hemos de tener en cuenta que el bucle y sus procesos de repetición no son meramente un lenguaje subvocal, sino que dichos procesos de repetición se encuentran funcionando a un nivel mucho más profundo, en apariencia dependiendo de códigos centrales de control del habla que pueden mantenerse funcionantes en ausencia de retroalimentación periférica. Los trabajos realizados por Logie et al [57] con pacientes disártricos o afectados por anartria han puesto de manifiesto que los procesos de control articulatorio no dependen para su funcionamiento de la musculatura periférica del habla. Esto indica que el término de bucle fonológico es más adecuado que el de bucle articulatorio, ya que el último parece implicar una participación directa de la articulación.

Sirva como ejemplo lo que usted está haciendo mientras lee estas líneas. Si colocásemos unos sensores en su musculatura orofacial, observaríamos que usted está repitiendo con un lenguaje subvocal lo que está leyendo, y esto le ayuda a procesar la información. Este subcomponente actúa como en un sistema de almacenamiento provisional que le permite utilizar el sistema subvocal hasta que su cerebro procese esta información. De este modo, el bucle fonológico es relevante para el almacenamiento transitorio del material verbal y para mantener el habla interna que está implicada en la MCP. El bucle fonológico se halla involucrado en la adquisición del lenguaje, especialmente en la adquisición del vocabulario y la sintaxis, y el déficit en este sistema no tiene por qué asociarse inevitablemente con problemas en la comprensión.

Este componente se ha fraccionado posteriormente en dos elementos: el almacén fonológico pasivo, en el que la información acústica decae con el tiempo, sustentado en el giro supramarginal izquierdo; y el sistema de repaso subvocal acti-

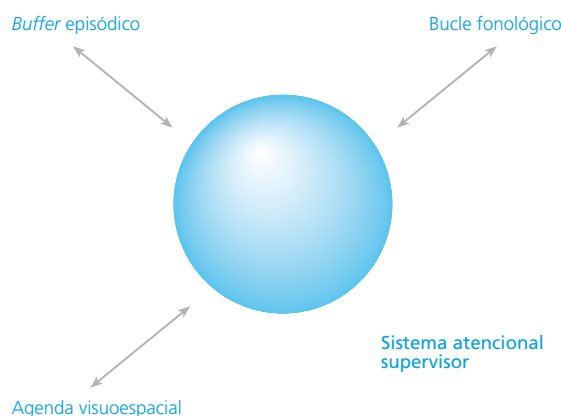


Figura 4
Modelo de memoria de trabajo.

vo, que actualiza los elementos almacenados para impedir que decaigan, vinculado al área de Broca, áreas motoras y premotoras izquierdas. El fascículo arqueado, una larga banda de fibras que generalmente conecta los centros anteriores y posteriores del lenguaje, enlaza ambas regiones.

El segundo gran sistema subordinado postulado por el modelo de memoria de trabajo es la agenda visuoespacial, un sistema cuyo cometido fundamental es crear y manipular imágenes visuoespaciales. La agenda visuoespacial opera de forma similar al bucle fonológico, sólo que su cometido se centra en mantener y manipular imágenes visuales. Este sistema se alimentaría de imágenes visuales y se emplearía en la creación y utilización de estas imágenes. Este sistema sería análogo al bucle fonológico, pudiendo alimentarse directamente de la percepción visual o indirectamente mediante la generación de una imagen visual. Este sistema, a su vez, parece emplearse en la creación y utilización de mnemotécnicas de imágenes visuales sin tener ningún cometido en el efecto de la imaginabilidad en la memoria verbal a largo plazo. Aunque existen múltiples trabajos sobre las imágenes visuales procedentes de la psicología cognitiva, no son muchos los estudios experimentales que han intentado clarificar el papel de la agenda visuoespacial en la cognición cotidiana, aunque los resultados apuntan a la existencia de un sistema encargado de crear y manipular imágenes. Así como hemos planteado si el bucle debería considerarse fonológico o articulatorio, podemos igualmente plantearnos si la agenda es

más visual o espacial. Aunque el sistema parecía ser de carácter espacial en lugar de visual, ahora parece probable que represente un sistema de múltiples facetas, con dimensiones tanto visuales como espaciales, o bien dos sistemas independientes. Los estudios psicofisiológicos, las técnicas de neuroimagen y la bibliografía neuropsicológica sugieren componentes visuales y espaciales independientes de las imágenes, con localizaciones anatómicas diferenciadas en el cerebro. La agenda visuoespacial participa en funciones como la planificación y ejecución de tareas espaciales, la estabilidad/permanencia de la percepción visual, la orientación en el espacio y la direccionalidad de los movimientos espaciales.

Los resultados de algunas investigaciones indican que este sistema podría dividirse en dos procesos diferenciados: uno implicado en la identificación de objetos y otro en la localización espacial. Desde otro nivel de análisis, y a semejanza de lo determinado para el lazo o bucle fonológico, la agenda visuoespacial puede dividirse en un componente de almacenamiento pasivo, que retiene la información visual y espacial tal y como ha sido codificada; y un componente de procesamiento activo, también llamado el 'escriba interno', encargado de transformar, manipular o integrar los contenidos almacenados. La evidencia sobre la localización cerebral de la agenda visuoespacial es menos directa, si bien existe un acuerdo acerca de la participación del córtex parietal posterior y el córtex inferotemporal, regiones con importantes conexiones con la formación hipocámpal y el córtex prefrontal.

El sistema ejecutivo central (SEC) es un sistema por medio del cual se llevan a cabo tareas cognitivas en las que interviene la memoria de trabajo y realiza operaciones de control y selección de estrategias. Actualmente, la mayor parte de los investigadores coincide al subrayar que este sistema no tiene tareas de almacenamiento y habitualmente se le atribuyen funciones como la activación de representaciones en la memoria a largo plazo, la inhibición activa de estímulos irrelevantes, la monitorización del contenido de la memoria operativa, el marcado temporal y la codificación contextual de la información entrante.

La influencia del modelo de memoria de trabajo planteado por Baddeley se reflejó en que los estudios iniciales sobre este tipo de memoria, realizados a finales de la década de los ochenta y principios de los noventa, se centraron en localizar específicamente los distintos componentes descritos en su teoría [58]. Así, proliferaron las investigaciones que se afanaban en buscar las estructuras cerebrales que sustentaban el almacén fonológico, la agenda visuoespacial o el sistema ejecutivo central. En la actualidad todavía algunos estudios mantienen la pretensión de encontrar las bases neurales del *buffer* episódico.

Este abordaje no arrojó nuevos descubrimientos sobre la memoria operativa y se limitó, en la mayor parte de los casos, a describir los hallazgos que hacía mucho tiempo había establecido la neuropsicología a través de lesionados cerebrales.

El cambio necesario de perspectiva se tradujo en un gran número de investigaciones que, desvinculándose de los componentes de la memoria operativa, planteaban el estudio de los procesos cognitivos básicos que la integraban. Este abordaje permite explicar de mejor forma las diferencias intra e interindividuos encontradas en estudios sobre el papel de la memoria de trabajo a través de un rango amplio de tareas cognitivas complejas.

Desde este enfoque, se ha postulado que esta memoria activa está integrada por diferentes procesos interrelacionados (mantenimiento, manipulación, selección, supervisión o monitorización, control de la interferencia, cambio de criterios cognitivos y planificación de objetivos) que se distribuyen ampliamente por las regiones prefrontales. En estos momentos está abierta una importante línea de investigación que trata de encontrar rutas neurales específicas para cada uno de estos procesos ejecutivos, y se están presentando, como veremos a continuación, interesantes resultados.

Históricamente, el 'mantenimiento' de la información ha sido un proceso cognitivo de suma importancia asociado a la memoria operativa, como queda evidenciado ya en las primeras definiciones que se ofrecieron. Esta habilidad hace referencia al trabajo de sostén de los datos mientras se realiza una tarea cognitiva. Goldman-Rakic [59], desde su modelo comprensivo de la memoria de trabajo basado en las implicaciones de la arquitectura funcional del córtex prefrontal, defiende que el mantenimiento es material dependiente, y define las funciones específicas de los sistemas esclavos como el bucle fonológico y la agenda visuoespacial. Su modelo de áreas de dominio específicas se basa en el paralelismo entre la organización funcional de los lóbulos frontales y las regiones corticales posteriores. Esta neurocientífica sugiere que hay diferentes partes de la corteza prefrontal especializadas en la realización de diferentes tareas de memoria de trabajo, si bien no descarta que exista un área de funcionamiento general y un conjunto de funciones ejecutoras distribuidas por toda la corteza prefrontal que coordinan la actividad de los mecanismos especializados. Goldman-Rakic [60-62] propone, pues, una nueva comprensión de la memoria de trabajo de Baddeley. Para esta autora, el córtex prefrontal jugaría un papel preponderante en las funciones de la memoria de trabajo y debería ser entendida como una red de integración de áreas, cada una de las cuales estaría especializada en un dominio específico. Así, cada subsistema de la memoria de trabajo se encontraría asociado e interconectado con diferentes

e independientes áreas corticales: las áreas prefrontales relacionadas con la memoria de trabajo espacial estarían conectadas con porciones del lóbulo parietal posterior, mientras que la memoria de trabajo responsable de las formas de los objetos conectaría el córtex prefrontal inferior con el lóbulo temporal. Otra red estaría compuesta por áreas de asociación sensorial (temporal y parietal), premotora (cingulado) y límbica. Su modelo sobre el funcionamiento del sistema ejecutivo central está basado en estudios experimentales con primates no humanos, y de acuerdo con él el ejecutivo central puede considerarse una propiedad emergente que coactiva múltiples procesadores de dominio específico localizados en el córtex prefrontal, pero interconectados con regiones posteriores que contienen información relevante para dicho dominio específico (Fig. 5).

Este modelo alternativo plantea que el resultado del procesamiento del SEC es el resultado de la interacción de múltiples módulos de procesamiento de la información independientes, cada uno de los cuales contendría sus propios sistemas de control motor, sensorial y mnésico. Este procesamiento lineal deja entrever que existiría una red neural cortical independiente para cada subsistema de la memoria de trabajo. Aunque no resuelve las 'zonas de penumbra' existentes en lo referente al SEC, sí que 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 permite procesar información en paralelo, lo que desembocaría en lo que denominamos procesos cognitivos de alto nivel.

El papel específico que se atribuye a las distintas áreas frontales en el mantenimiento apoya la gran influencia del tipo de información sobre la que se trabaja cognitivamente. De este modo, mientras que la región prefrontal dorsolateral parece especializada en el sostén del material espacial, el opérculo, el giro triangular y el giro recto se encargan de hacer lo propio con la información verbal.

La disociación cortical entre el mantenimiento espacial y de objetos ha supuesto un debate adicional respecto a la importancia de la cualidad del material en esta habilidad cognitiva. Según algunas propuestas, el primero se sustenta en la vía ventral izquierda, incluyendo al córtex parietal y temporal inferior y al córtex prefrontal ventrolateral, y en el segundo intervienen regiones corticales derechas, incluyendo el córtex parietal, el área promotora, y la corteza prefrontal dorsolateral y ventrolateral.

Al tiempo que algunos estudios [63] defienden que el mantenimiento de espacios y objetos se sustenta en rutas diferen-

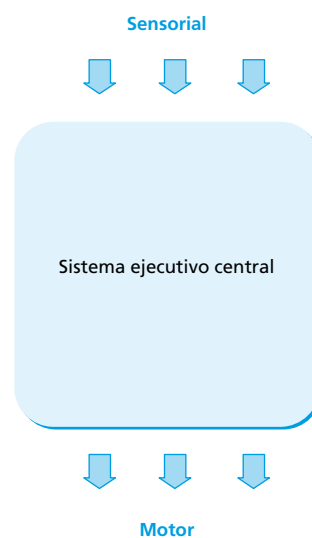


Figura 5
Modelo de Goldman-Rakic.

ciadas en las regiones posteriores, mientras que en las porciones frontales y prefrontales la asimetría hemisférica se produce en función de la cualidad verbal o no verbal de la información, otros insisten en que en el córtex prefrontal la división funcional no se debe al material, sino a los procesos subyacentes. Esta perspectiva alternativa [64] propone que las áreas prefrontales ventrolaterales estarían más relacionadas con el mantenimiento, mientras que las áreas prefrontales dorsolaterales están asociadas a la manipulación de los datos.

La 'manipulación' es un proceso cognitivo esencial en la memoria operativa, cuya importancia creciente puede observarse en las conceptualizaciones que con el tiempo se han ofrecido sobre este sistema mnésico. Su funcionamiento es complejo, ya que requiere la adecuación del resto de los procesos de la memoria de trabajo, entre otras capacidades. Al carecer de un carácter unitario, es difícil estudiarla de manera aislada, y son pocas las respuestas definitivas sobre las estrategias de modificación y las redes en las que se sustenta.

No obstante, en la actualidad parece haber cierto consenso en que la manipulación de la información depende de la activación de las regiones prefrontales dorsolaterales, sin que ello suponga una especificidad funcional de esta área, que se está demostrando en recientes estudios de neuroimagen.

La 'selección de la información' es uno de los procesos cognitivos integrados en la memoria operativa en los que se ha

reparado con más tardanza. Esta función requiere la codificación de los estímulos y la elección posterior basada en algunas de sus cualidades, de forma que implica un juicio y una acción sobre la información.

Los últimos trabajos sugieren que la selección de los ítems entrantes en la memoria se sustenta en la activación del área prefrontal dorsolateral. Estos hallazgos entroncan con el modelo de atención de selección propuesto por Millar en 1999 [65].

La resistencia a la interferencia o inhibición supone obviar la estimulación irrelevante, procedente tanto de fuentes internas como externas, cuando llevamos a cabo una actividad cognitiva. Un alto umbral de distractibilidad maximiza las posibilidades de éxito, pues al recoger los puntos clave de información, es más fácil que se demuestre una respuesta adecuada a la demanda.

La activación del giro cingulado anterior izquierdo se ha relacionado con la detección de errores, el cambio atencional y los procesos de inhibición sobre material verbal, mientras que a la región derecha de esta estructura se le atribuyen funciones similares para material no verbal. Además del giro cingulado y la corteza orbitofrontal bilaterales, en los procesos de inhibición parecen participar regiones posteriores y estructuras subcorticales.

La capacidad para identificar y alternar criterios cognitivos de respuesta se ha asociado especialmente al funcionamiento de áreas frontales dorsolaterales, si bien los estudios indican que juegan un papel importante áreas como el giro frontal inferior, el giro supramarginal y el cingulado anterior (cómo veremos posteriormente).

La planificación de la conducta en función de unas metas establecidas se considera por algunos autores como un proceso integrado en la memoria de trabajo. En nuestra opinión, esta consideración de la planificación es muy limitada, y planteamos que, si bien la planificación requiere un buen funcionamiento de la memoria de trabajo, no puede reducirse a sus procesos aislados y ha de ser conceptualizada como una función ejecutiva compleja, específica y en la que participan diversas áreas. La generación de objetivos, la elaboración de secuencias de pasos para conseguirlos mediante estrategias de memoria adecuadas y el desarrollo de planes de acción basados en la anticipación de consecuencias son funciones asociadas con el polo frontal, los ganglios basales y el cerebelo. Estudios de neuroimagen funcional muestran cómo la activación de las regiones prefrontales se incrementa con el número de submetas necesarias para solventar el problema, junto con la activación de regiones parietales derechas o bilaterales.

Como alternativa a los enfoques de sistemas y de procesos, relegando la distinción de la memoria de trabajo en función del tipo de material utilizado y del de procesamiento requeri-

do, una tercera línea de investigación enfatiza el volumen de información con el que se trabaja. Desde esta perspectiva, se apunta que el aumento de la carga de memoria produce una disminución de la activación prefrontal ventrolateral durante la fase de codificación, mientras que la activación del área dorsolateral aumenta durante la fase de consolidación y evocación. Son muchos, pues, los trabajos que tratan de clarificar la relación entre memoria de trabajo, córtex prefrontal y control ejecutivo [66-72].

La inclusión de un nuevo componente (*buffer* episódico) procede de nuevos datos que le llevan a pensar que la información fonológica y visual se combina de algún modo, integrando, además, la información que proviene de la memoria a largo plazo. Se trata, en definitiva, de un sistema donde se almacena simultáneamente información de los dos primeros componentes y de la memoria a largo plazo, de modo que se crea una representación multimodal y temporal de la situación actual.

Este cuarto componente no está localizado en un área específica del cerebro, sino que se debe a la descarga sincrónica de diferentes grupos de neuronas en una red ampliamente distribuida y formada por vías redundantes.

Una vez revisado el concepto de memoria de trabajo, debemos reconocer que éste ha sido reformulado y que presenta varias modificaciones que deben tenerse en cuenta:

- No se trata de un sistema de memoria, sino de un sistema atencional operativo para trabajar con contenidos de la memoria.
- El SEC contiene varios subprocesos, pero no contiene información, y debería denominarse sistema atencional supervisor (SAS) (lo que resulta coherente con la denominación de sistema atencional operativo).
- Se añade un tercer sistema esclavo denominado *buffer* episódico.

La mayor parte de la investigación de la memoria de trabajo se ha concentrado en estos dos sistemas subsidiarios, principalmente porque parecen más accesibles a los trabajos experimentales que el SEC y porque pueden ser definidos de forma más operativa. Este sistema tiende a convertirse en un paraguas conceptual para intentar explicar procesos mentales complejos, como el modo en que la información se combina en el cerebro y cómo se seleccionan y operan las estrategias para resolver una determinada situación. En cierto modo, como señala Baddeley, el SEC funciona más como un sistema atencional que como un almacén de información [58]: 'el término memoria de trabajo es un nombre inapropiado que refleja el hecho de que el modelo evolucionó del concepto más limitado de MCP, ya

que este sistema depende de forma crucial de los sistema de control atencional'. De forma genérica, pues, podemos afirmar que el SEC es un sistema atencional por medio del cual se llevan a cabo tareas cognitivas en las que interviene la memoria de trabajo, realizando operaciones de selección de estrategias y control. Si, como señala el propio autor, este sistema depende de procesos atencionales, ¿por qué no denominarlo sistema atencional operativo?

Para terminar, el concepto de memoria de trabajo se ha descrito y discutido en varios sentidos. Así, son varias las teorías que recogen la estrecha relación que mantiene con la conciencia.

Partiendo de que la memoria operativa nos permite darnos cuenta del aquí y el ahora, una serie de científicos cognitivos actuales defienden que la conciencia es el conocimiento de lo que está en nuestra memoria de trabajo. Desde este enfoque, señalan que ésta es el procesador en serie con capacidad limitada que crea y manipula las representaciones simbólicas, es el lugar en que tiene lugar la supervisión y el control integrado de varios procesadores especializados de bajo nivel, en definitiva, es una parte fundamental del mecanismo que crea la conciencia.

Para Edelman y Tononi [73], la conciencia depende de forma crucial de mecanismos atencionales seriados y de la memoria de trabajo, necesaria para mantener el recuerdo del episodio consciente. Esta última posibilita que se lleven a cabo interacciones de reentrada entre las múltiples áreas cerebrales, que permiten que traiga a la conciencia, se mantenga y se desactive la experiencia consciente. Así, la actividad neuronal sostenida en la corteza prefrontal facilita la integración de la actividad de regiones del cerebro espacialmente segregadas.

Para LeDoux [74], la memoria de trabajo es la unión entre los recuerdos explícitos, declarativos y conscientes, dependientes del hipocampo; y los recuerdos implícitos, inconscientes, entre ellos los recuerdos emocionales, que están bajo el control del núcleo amigdalino. Desde su punto de vista, la memoria de trabajo es necesaria para la creación de una experiencia consciente inmediata integrada y coherente. En su modelo explicativo del aprendizaje del miedo, propone que en este tipo de memoria se mezclan las experiencias a corto plazo, los recuerdos a largo plazo que estas representaciones activan y las señales emocionales procedentes del núcleo amigdalino, dando lugar a las experiencias emocionales conscientes. Para este autor no es posible tener el sentimiento emocional consciente sin que exista representación en la memoria de trabajo, pues ésta es la puerta que nos lleva a las experiencias subjetivas.

La memoria de trabajo también se ha vinculado con la inteligencia. Por ejemplo, desde la visión del cerebro que Hawkins

y Blakeslee [75] denominan el marco de memoria-predicción de la inteligencia, la memoria de trabajo podría considerarse el lugar en el que se produce la confluencia entre el modelo de memoria interno de representaciones sobre el mundo y los patrones que recibimos del exterior, de cuya comparación surgen las predicciones sobre hechos futuros que son la base de la inteligencia. Si, como plantean, ésta correlaciona positivamente con la capacidad de predecir patrones sobre lo que va a ocurrir, y aunque proponen que las predicciones se llevan a cabo en todas las áreas de la corteza, pensamos que los pensamientos más elaborados, las conductas más organizadas, ajustadas, convenientes y, por tanto, aquéllas que definen una inteligencia superior, se sustentarían físicamente en la corteza prefrontal (esto no lo dicen ellos, lo he interpretado yo).

Por último, y en lo que podría constituir un nexo de unión entre todas las perspectivas de estudio descritas, desde las primeras definiciones de la memoria de trabajo hasta los abordajes más recientes, parece claro que se defiende la estrecha relación que este sistema mantiene con los atributos más específicamente humanos y, por tanto, la ventaja evolutiva que suponen los procesos que engloba para el individuo, al contribuir directamente a su desarrollo cognitivo, emocional y social.

Sistema atencional supervisor

Baddeley reconoce sus dificultades para definir el concepto de SEC y los procesos implicados en él, por lo que opta por recurrir al concepto de SAS de Norman y Shallice para intentar operativizar este escurridizo sistema. Este modelo plantea que el SAS se activa cuando una situación se reconoce como novedosa o no rutinaria, por lo que se precisa poner en acción procesos ejecutivos de anticipación, selección de objetivos, planificación y monitorización. En cada uno de estos procesos actuaría la memoria de trabajo y, en particular, el SAS (recordemos que Baddeley asume que el SEC puede explicarse por el modelo de SAS de Shallice) [58].

Así, en 1982 Norman y Shallice presentaron un modelo teórico de la atención en el contexto de la acción (Fig. 6), donde todo el comportamiento humano está mediatizado por ciertos esquemas mentales que especifican la interpretación de las entradas o *inputs* externos y la subsiguiente acción o respuesta. Para regular la relación entre estos esquemas, este autor postula la existencia de dos mecanismos adaptativos: el programador de contienda y el SAS [76-79].

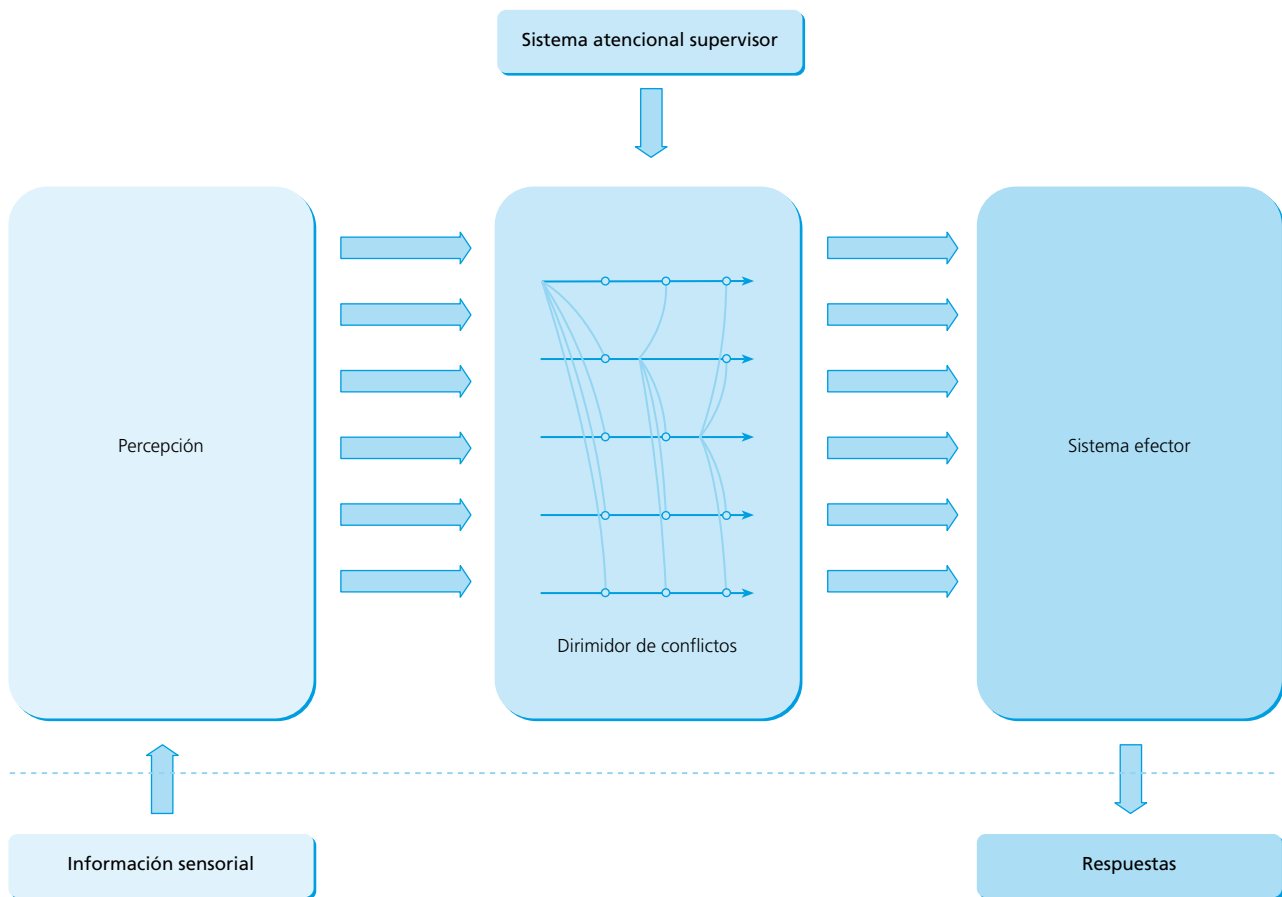


Figura 6
Sistema atencional supervisor de Norman y Shallice.

La programación de contienda 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' y 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 elicítadas 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.

Sin embargo, el mecanismo de programación de contienda se modula desde un nivel superior por el SAS, que se activa cuando la selección rutinaria de operaciones no resulta apropiada. Se trata de tareas novedosas, donde no existe una solución conocida, hay que planificar y tomar decisiones o es preciso inhibir una respuesta habitual. El SAS puede modificar las fuerzas de acción rivales o puede activar un sistema de acción concreto cuando el modelo de estímulos ambientales no ha seleccionado ninguno. Por tanto, el SAS puede impedir una conducta perseverante, puede suprimir las respuestas a los es-

tímulos y puede generar acciones nuevas en situaciones donde no se desencadena ninguna acción rutinaria. Según este autor, las funciones del SAS se ven afectadas cuando existe patología en la áreas prefrontales de la corteza cerebral. En la práctica clínica, la disfunción de este sistema permite explicar algunas conductas que se relacionan con disfunción ejecutiva, como la rigidez conductual o perseveración (se produciría un error en la inhibición de esquemas dominantes) o la distractibilidad (fallo en la inhibición de esquemas parásitos).

Es muy importante señalar que el SEC o el SAS no contienen información, lo que indica lo inapropiado de la denominación de este sistema con el término de memoria. Por tanto, el SAS trabaja con la información, y su cometido fundamental se centra en seis procesos interrelacionados, pero que pueden diferenciarse:

- Codificación/mantenimiento de información cuando se saturan los sistemas esclavos (bucle y agenda).
- Mantenimiento/actualización como capacidad del SEC/SAS para actualizar y mantener la información.
- Mantenimiento y manipulación de la información.
- Ejecución dual, entendida como la capacidad para trabajar con bucle y agenda simultáneamente.
- Inhibición como capacidad de inhibir estímulos irrelevantes.
- Alternancia cognitiva, que incluye procesos de mantenimiento, inhibición y actualización de *sets* o criterios cognitivos.

Marcador somático

La hipótesis del marcador somático postulada por A. Damasio trata de explicar la implicación de algunas regiones del córtex prefrontal en el proceso de razonamiento y toma de decisiones [80-84]. Esta hipótesis se desarrolló buscando dar respuesta a una serie de observaciones clínicas en pacientes neurológicos afectados de daño frontal focal. Este grupo particular de pacientes no puede explicarse en términos de defectos en el razonamiento, toma de decisiones, capacidad intelectual, lenguaje, memoria de trabajo o atención básica. Sin embargo, sus dificultades son obvias en el funcionamiento cotidiano y presentan gran dificultad en el dominio personal y social.

La hipótesis del marcador somático debe entenderse como una teoría que trata de explicar el papel de las emociones en el razonamiento y toma de decisiones (muy relacionado con las denominadas funciones ejecutivas). Las observaciones de este autor señalaban que pacientes que padecían daño cerebral adquirido en la corteza prefrontal ventromedial realizaban

adecuadamente los test neuropsicológicos de laboratorio, pero tenían comprometida su habilidad para expresar emociones. Si ante un perfil cognitivo conservado el sujeto presenta dificultades en la toma de decisiones, hemos de deducir que el problema no sólo compete al mero procesamiento de la información y que deben existir otros aspectos o factores que están incidiendo en el problema.

El planteamiento del marcador somático parte de algunas asunciones básicas que deben aceptarse para dotar de cierta verosimilitud a esta hipótesis tan sugerente:

- El razonamiento humano y la toma de decisiones dependen de múltiples niveles de operaciones neurobiológicas, algunas de las cuales ocurren en la mente y otras no.
- Las operaciones mentales dependen de imágenes sensoriales, que se sustentan en la actividad coordinada de áreas corticales primarias.
- Todas las operaciones mentales dependen de algunos procesos básicos, como la atención y la memoria de trabajo.
- El razonamiento y toma de decisiones depende de una disponibilidad de conocimiento acerca de las situaciones y opciones para la acción; este conocimiento está almacenado en forma de disposiciones en la corteza cerebral y en núcleos subcorticales.
- El conocimiento se puede clasificar como conocimiento innato y adquirido (estados corporales y procesos biorreguladores incluidas las emociones), conocimiento acerca de hechos, eventos y acciones (que se hacen explícitas como imágenes mentales), la unión entre conocimiento innato y conocimiento 'acerca de' refleja la experiencia individual y la categorización de este conocimiento nos otorga nuestra capacidad de razonamiento.

Si pretendemos buscar relación entre los diferentes modelos e hipótesis sobre el funcionamiento ejecutivo, es importante que nos detengamos en la segunda asunción básica. Para Damasio, la categorización contribuye a la toma de decisiones, al clasificar tipos de opciones, posibles resultados y conexiones entre opciones y resultados, pero acepta que este despliegue de conocimiento es posible sólo si se cumplen dos condiciones: la primera es que debemos ser capaces de hacer uso de mecanismos de atención básica que permitan el mantenimiento de una imagen mental en la conciencia con la exclusión relativa de otras. En términos neurales, esto depende probablemente del realce de la pauta de actividad neural que soporta una determinada imagen, mientras que se reduce otra pauta neural contigua (¿puede relacionarse con el SAS?). La segunda es que debemos poseer un mecanismo de memoria funcional básica,

que mantiene imágenes separadas para un período relativamente extendido de décimas de segundo a varios segundos consecutivos. Esto significa que el cerebro reiteraría a lo largo del tiempo las representaciones organizadas topográficamente que sostienen estas imágenes separadas (¿qué relación tiene esto con la memoria de trabajo de Baddeley o el procesamiento lineal de Goldman-Rakic?).

Cuando hablamos de funciones ejecutivas o de toma de decisiones, damos por sentado que quien decide posee conocimientos sobre la situación que requiere una decisión, sobre las distintas opciones de acción y sobre las consecuencias inmediatas y futuras de cada una de estas opciones. El marcador somático, en este sentido, forzaría la atención hacia las consecuencias a las que puede conducir una acción determinada, y funciona como una señal de alarma automática ante lo inadecuado de algunas decisiones. Esta señal, que es básicamente emocional, puede llevarnos a rechazar inmediatamente el curso de acción, con lo que nos guiará hacia otras alternativas. Los marcadores somáticos se cruzan con las funciones ejecutivas en el campo de la deliberación, ya que resultan fundamentales a la hora de tomar decisiones, resaltando unas opciones sobre otras. Si las emociones se relacionan con el cuerpo (¿dónde, si no, sentimos las emociones?), y estas emociones señalan caminos a las decisiones, de ahí el término de marcador somático.

Desde la perspectiva de Damasio, podemos plantear algunas reflexiones de indudable interés para un acercamiento más adecuado al estudio de las funciones ejecutivas: algunas lesiones que afectan a la corteza prefrontal se hallan asociadas de manera consistente con alteraciones en el razonamiento-toma de decisiones y con la emoción-sentimiento; cuando el deterioro en razonamiento-toma de decisiones y en la emoción-sentimiento destacan sobre un perfil neuropsicológico conservado, el dominio personal y social es el más afectado; existe una relación íntima entre razonamiento (cerebro) y emoción (cuerpo), ya que el organismo constituido por la asociación cerebro-cuerpo interactúa con el ambiente como un todo; es probable que los diferentes campos de conocimiento se representen en sectores prefrontales diferenciados; así, el dominio biorregulador y social parece tener afinidad por los sistemas del sector ventromedial.

El sistema neural crítico para la adquisición de señales de marcadores somáticos se halla en las cortezas prefrontales, ya que la posición neuroanatómica de éstas es favorable para este propósito por las siguientes razones:

- Reciben señales procedentes de todas las regiones sensoriales en las que se forman las imágenes que constituyen

nuestros pensamientos, incluidas las cortezas somatosensoriales, en las que se representan los estados corporales pasados y actuales.

- Reciben señales desde varios sectores biorreguladores del cerebro, entre los que se encuentran los núcleos neurotransmisores del tallo cerebral y del prosencéfalo basal, así como la amígdala, el cíngulo anterior y el hipotálamo.
- Representan categorizaciones de las situaciones en las que el organismo se ha visto implicado, clasificaciones de las contingencias de nuestra experiencia vital. Las zonas de convergencia localizadas en las cortezas prefrontales son así el depósito de representaciones disposicionales para las contingencias adecuadamente categorizadas y únicas de nuestra experiencia vital.

Como hemos señalado anteriormente, sin un sistema atencional y la memoria operativa o de trabajo no hay perspectiva de una actividad mental coherente, y los marcadores somáticos no podrían operar, porque no existiría un campo de actuación estable para que éstos realizaran su función. Sin embargo, la atención y la memoria probablemente continúan siendo requeridas incluso después de que el marcador somático opere. Son necesarias para el proceso de razonamiento, durante el cual se comparan posibles resultados, se establecen ordenaciones de dichos resultados y se elaboran inferencias. En esta hipótesis se propone que un estado somático, sea éste positivo o negativo, causado por una determinada representación, opera no sólo como un marcador para el valor de lo representado, sino también como un amplificador para la atención y la memoria funcional continuadas. Los acontecimientos son 'energizados' por señales que indican que el proceso ya se está evaluando, positiva o negativamente, en función de las preferencias del individuo. La atribución y el mantenimiento de la atención y de la memoria se motivan, en primer lugar, por preferencias inherentes al organismo y, después, por preferencias y objetivos adquiridos sobre la base de las inherentes.

Así, un marcador somático es un cambio corporal reflejo de un estado emocional, ya sea éste positivo o negativo, y que influye y afecta a las decisiones tomadas en un momento determinado. La capacidad de anticipar las consecuencias de una decisión genera respuestas corporales de origen emocional que guían al proceso de toma de la decisión. Las respuestas surgidas de la anticipación de las consecuencias de una decisión determinada encuentran su origen en las reacciones emocionales originadas por las decisiones tomadas anteriormente. En este sentido, el marcador somático facilita y agiliza la toma de decisiones, especialmente en aquéllas que existe un componente

social o ético, por lo que el nivel de incertidumbre es mayor. Estos marcadores deben entenderse como cambios fisiológicos, vegetativos, neuroendocrinos y musculares que preceden a la respuesta del individuo y guían dicha respuesta, al proporcionar señales inconscientes que facilitan la toma de una decisión, aunque el sujeto no pueda explicar de forma consciente por qué opta por una elección determinada, ni pueda explicitar qué estrategia está utilizando para tomar dicha decisión.

En términos neuroanatómicos se sugiere que los marcadores somáticos, que operan en el ámbito biorregulador y social alineado con el sector ventromedial del córtex prefrontal, influyen sobre las operaciones de atención y de memoria operativa dentro del sector dorsolateral, sector del que dependen operaciones en otros ámbitos del conocimiento. Esto deja abierta la posibilidad de que los marcadores somáticos, que surgen a partir de una contingencia determinada, expandan la atención y la memoria por todo el sistema cognitivo. Ya sea que concibamos que las funciones ejecutivas están basadas en la selección automática o que se basan en procesos de deducción lógica mediada por un sistema simbólico, o ambas, para Damasio no podemos ignorar el problema de orden, para el que propone la siguiente solución:

- Si debe crearse orden entre las posibilidades disponibles, entonces éstas deben estar jerarquizadas.
- Si han de jerarquizarse, se precisa un criterio.
- Los marcadores somáticos proporcionan criterios que expresan las preferencias acumulativas que hemos adquirido y recibido.

Aunque no exenta de ciertas críticas, la tarea que más respaldo científico ha tenido para evaluar el marcador somático hasta la actualidad es la tarea de juego o apuestas de Iowa (*Iowa Gambling Task*). Para intentar demostrar esta hipótesis, se ha propuesto la prueba del 'juego de cartas' de Bechara. Esta prueba consiste en un juego de cartas donde el sujeto tiene que levantar cartas de cuatro barajas diferentes (A, B, C y D). Aunque el sujeto no lo sabe, con las barajas A y B se ganan cantidades variables de dinero, con una media de ganancia por carta de 60 euros, y se pierden cantidades variables, con una media de pérdida de 750 euros. Por otro lado, con las barajas C y D se ganan cantidades cuya media es de 30 euros, y se pierde una media de 240 euros por cada diez cartas levantadas. El juego concluye cuando se han levantado 100 cartas. Conocemos que en la población control los sujetos levantan cartas al azar hasta el movimiento treinta aproximadamente, a partir del cual optan por jugar con las barajas C y D (decisiones ventajosas a largo plazo), y que los sujetos afectados por lesiones en el córtex

prefrontal juegan con las barajas A y B o de forma caótica a lo largo de los 100 movimientos. La hipótesis más plausible para explicar este caso radica en que los sujetos normales pueden, después de un número de movimientos determinado (unos 30), establecer balances que les conducen a tomar decisiones ventajosas a largo plazo, hecho que no ocurre en afectados por lesiones del córtex prefrontal ventromedial.

Se trata, pues, de una tarea compleja que la mayoría de las personas no afectadas por una lesión cerebral realiza sin dificultad. Un mal rendimiento en esta tarea puede deberse a diversos factores:

- Preferencia por opciones de alto riesgo.
- Incapacidad de evaluar las probabilidades de recompensa o castigo asociadas con cada opción, o de aprender las relaciones existentes entre los resultados de la opción y los estímulos propios de la tarea.
- Hipersensibilidad a la recompensa.
- Insensibilidad al castigo.
- Problemas en funciones ejecutivas (como inflexibilidad atencional o fallos en memoria de trabajo).
- Problemas en el control de impulsos.

Los cambios en la actividad electrodérmica (niveles y respuesta de conductancia de la piel) suscitados por la situación de toma de decisiones han sido el marcador somático más estudiado. Estos cambios son el resultado de la activación vegetativa de tipo simpático suscitada por la situación, el esfuerzo mental y la actividad emocional, incluyendo la anticipación de las consecuencias de la decisión que se toma y el recuerdo de la reacción emocional que ocurrió anteriormente en respuesta a las consecuencias de esa misma opción. Hay que distinguir dos tipos de respuestas electrodérmicas que aparecen en la tarea de juego: las que siguen a una recompensa o castigo, y las anticipadoras que preceden a cada elección. Los trabajos de Bechara et al [85-87] indican que los sujetos normales muestran respuestas de conductancia cutánea provocadas por las consecuencias de sus elecciones –ganancias o pérdidas–, que son mayores cuanto más intensa es la recompensa o el castigo. El principal hallazgo de este grupo de investigación es, sin embargo, la presencia de respuestas electrodérmicas anticipadoras, es decir, que aparecen justamente antes de que los sujetos realicen la elección. Al principio de la tarea se seleccionan cartas de los montones desventajosos, pero conforme avanza ésta, los sujetos que pasan a escoger cartas de los montones ventajosos muestran mayores respuestas de conductancia antes de elegir de los desventajosos. Estas respuestas se han interpretado como marcadores somáticos asociados a las elecciones

realizadas por el sujeto, que se derivan de la experiencia acerca de las consecuencias de las elecciones de los ensayos anteriores. La mayor magnitud de las respuestas antes de seleccionar un montón de cartas desventajoso representa la señal corporal acumulada que sesga o guía a los sujetos para que eviten ese montón. Las respuestas de conductancia anticipadoras de menor intensidad o inexistentes se asocian a una mayor selección de cartas desventajosas y, por lo tanto, peores resultados en la tarea, circunstancia que se da en las personas con lesiones prefrontales, en especial en el sector ventromedial.

Bechara [87] propone dos sistemas diferentes que intervenirían en la toma de decisiones, que interactúan entre sí y que se encuentran alterados en las personas con las lesiones referidas:

- Sistema impulsivo o de la amígdala, que indica placer o dolor como resultado inmediato de las posibles opciones.
- Sistema reflexivo, basado en la corteza prefrontal ventromedial, sensible a las futuras consecuencias puestas en marcha por esas mismas opciones.

Como muy bien señalan Martínez-Selva et al [88], el primer sistema responde a lo que está presente en el momento de la elección y proporciona respuestas motoras o viscerales rápidas. El segundo sistema se basa más en la memoria y en la anticipación para suscitar respuestas emocionales que guíen las decisiones. La región crítica es la corteza prefrontal ventromedial, que requiere tres subsistemas:

- Un primer subsistema, integrado por la ínsula y la corteza somatosensorial, especialmente del hemisferio derecho, que contribuiría a representar patrones somáticos de estados afectivos y motivacionales.
- Un segundo subsistema, compuesto por la corteza prefrontal dorsolateral y el hipocampo, crítico para la memoria y las funciones ejecutivas, necesarias para la toma de decisiones.
- Un tercer subsistema se ocuparía de la inhibición de conductas, que implicaría a la región cingulada anterior y el cerebro basal anterior.

Un modelo integrador

Tomando como base los modelos descritos, hemos intentado elaborar un esquema que refleje el funcionamiento ejecutivo y que recoja a su vez lo que nosotros entendemos como principales aportaciones de cada uno de los modelos. Para elaborar este modelo que figura a continuación hemos tomado

como base los modelos de memoria de trabajo de Baddeley, de funciones jerarquizadas de Stuss y Benson, el SAS de Shallice y la hipótesis del marcador somático de Damasio. Nuestro modelo se puede entender como un modelo que explica el proceso teniendo en cuenta los distintos componentes y sus subsistemas (Fig. 7).

El primer componente representa el sistema sensorial y perceptual. Si el estímulo se reconoce accediendo a la memoria a largo plazo (declarativa o procedimental), las respuestas correspondientes pueden ser simples o complejas, pero siempre son conductas sobreaprendidas, automáticas y rápidas. Este tipo de procesos se puede dar sin la participación de la conciencia, por lo que estaría implícito y es la base de muchos comportamientos que exhibimos en la vida cotidiana. Un buen ejemplo de este primer componente es la conducción de un vehículo; ahora bien, ¿qué ocurre si vemos un ciclista por un carril lateral y en ese momento vamos hablando con nuestro compañero? Norman y Shallice sugieren que las decisiones a este nivel pueden tomarse de manera automática mediante el 'programador de contienda', por el que algunas reglas simples sobre la importancia relativa de las tareas se incorporan al sistema y operan de forma automática. Nosotros entendemos que la programación de contienda actúa de forma rápida y con programas habituales, pero a través de la memoria de trabajo, que mantiene la imagen mental en la agenda visuoespacial u opera con el bucle fonológico. Estas conductas, al ser sobreaprendidas, no precisarían de la participación del marcador somático, ya que no dejan lugar a 'la voluntad', por lo que actuarían a través del 'bucle como si', compuesto por dispositivos neurales que nos ayudan a sentir 'como si tuviéramos un estado emocional', como si el cuerpo estuviera activado o modificado. Este proceso se daría a nivel del bulbo raquídeo y nos permite ser más rápidos y consumir menos energía. La asociación entre esa percepción (ver el ciclista) y la conducta (dejar de hablar) se habría adquirido al asociar esas imágenes con emociones negativas (ver un anuncio en televisión sobre un accidente por atropello a un ciclista). Ahora esa imagen determinada dispara un dispositivo de desvío que nos permite ser más eficaces.

El segundo componente se activaría cuando la acción se reconoce como novedosa o no rutinaria, poniéndose en marcha los procesos de anticipación, selección de objetivos, planificación y monitorización. En cada uno de estos procesos actuaría la memoria de trabajo y el SAS (como SEC). No olvidemos que el SAS actúa ante tareas novedosas donde no existe una solución conocida y es preciso tomar decisiones. En términos neurales, esto depende probablemente del realce de las pau-

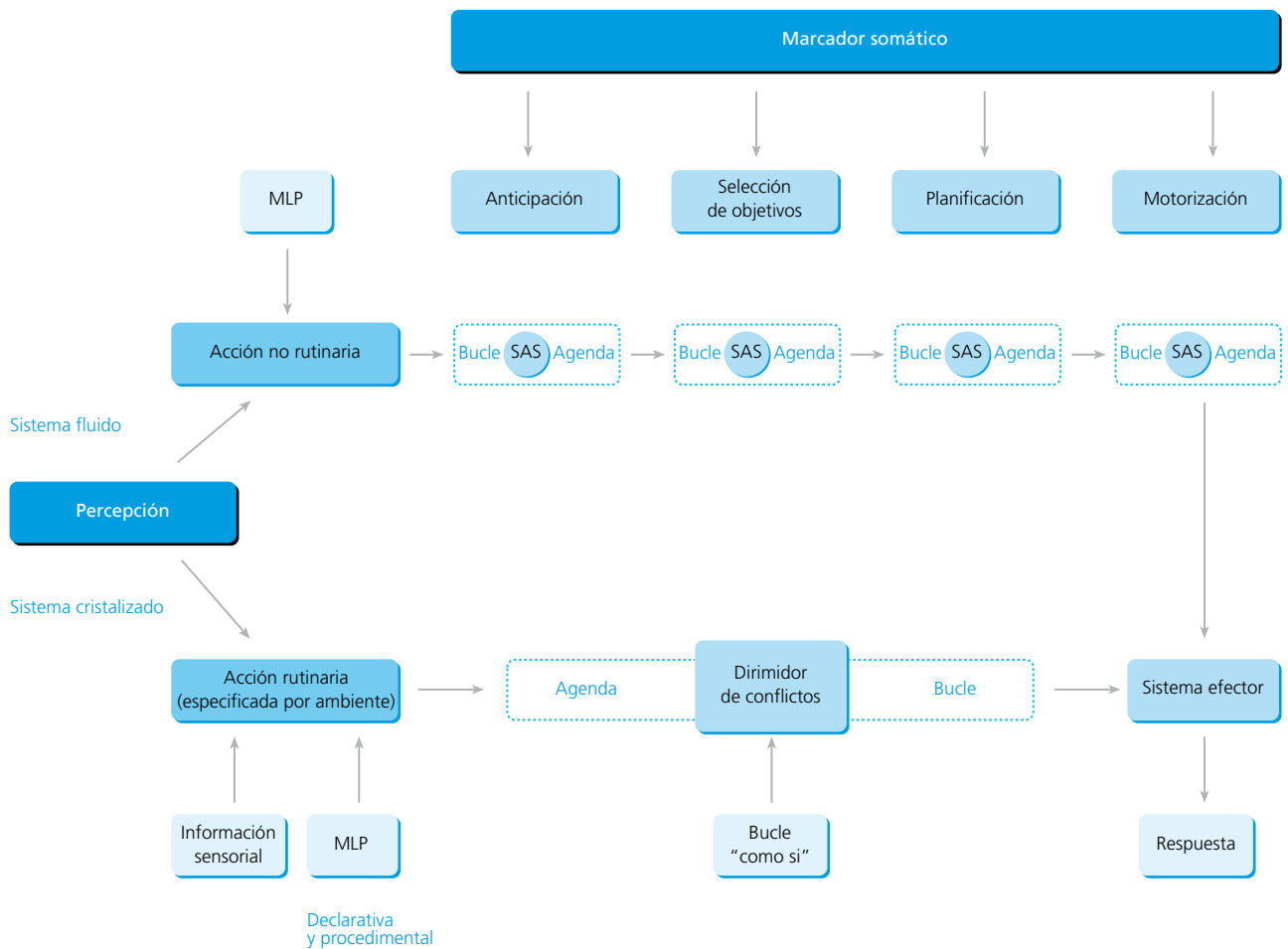


Figura 7
Modelo integrador de Tirapu, Muñoz-Céspedes y Pelegrín.

tas de actividad neural que soporta una determinada imagen mientras se reduce la pauta neural del resto, y de la actividad de la memoria operativa, que mantiene imágenes durante un período de tiempo necesario para crear representaciones organizadas. Ahora bien, ¿quién realiza una pauta de actividad neural y reduce la pauta del resto? En nuestra opinión, es el marcador somático el responsable de tal función, ya que fuerza la atención y la memoria operativa hacia las consecuencias a las que puede conducir una acción determinada. De esta manera, podemos entender las funciones ejecutivas como un

sistema extendido, donde el funcionamiento del SAS y la memoria de trabajo crean posibilidades, y el marcador somático fuerza la atención hacia una de ellas, lo que permite expandir la atención y la memoria operativa hacia el siguiente proceso de deliberación, donde, a su vez, una posibilidad quedará resaltada por el marcador somático, lo que permitirá extender la memoria de trabajo y la atención hacia el proceso siguiente, y así sucesivamente a través de los procesos de anticipación, selección, de objetivos, planificación y monitorización. Una vez realizado el proceso, se pondrán en marcha las conductas

motoras que lleven, a través del sistema efector, hacia la respuesta deseada.

Evaluación de las funciones ejecutivas

Para la evaluación de estas funciones ejecutivas se han propuesto varias pruebas de 'lápiz y papel', como el test de Stroop, el test de clasificación de cartas de Wisconsin (WCST), la torre de Hanoi o el *Trail Making Test*. Sin embargo, hemos de reconocer que la realización de estos test se lleva a cabo de una forma un tanto asistemática, producto de la falta de un modelo previo de partida sobre los procesos cognitivos implicados en el funcionamiento ejecutivo. De alguna forma, es como si planteáramos que un paciente padece una afasia y pasáramos pruebas de lenguaje sin un esquema de partida sobre los diferentes aspectos que se ven afectados en el acto comunicativo, como la comprensión, la repetición, la expresión sintáctica, las praxias orofonatorias o la evocación. Es decir, cuando exploramos el lenguaje, partimos de un modelo previo de partida sobre los diferentes componentes que comprenden la conducta comunicativa verbal, y estos conocimientos forman parte de nuestro bagaje intelectual.

Sin embargo, no parece ocurrir lo mismo con la exploración de las funciones ejecutivas, y planteamos que cuando un paciente comete errores en la ejecución del test de Stroop o en el WCST padece un problema ejecutivo, sin especificar en qué procesos de esa función se halla afectado. Es propósito de este trabajo plantear un modelo de evaluación sistematizada de las funciones ejecutivas, partiendo de un modelo conceptual previo.

Tomando como base el modelo integrador y las sugerencias propuestos en este mismo capítulo, y teniendo en cuenta las premisas que se refieren a la necesidad de integrar los datos que obtenemos en la exploración dentro un marco comprensivo, y que estos datos nos revelan información sobre los procesos cognitivos subyacentes alterados, hemos elaborado un protocolo de exploración de las funciones ejecutivas que proponemos a continuación.

Evaluación de la velocidad de procesamiento

Para la evaluación de la velocidad de procesamiento, se han propuesto las pruebas siguientes: clave de números del WAIS, búsqueda de símbolos, *Trail Making Test A* y *B* (este último para atención alternante) Stroop palabra y Stroop color.

Evaluación de la memoria operativa

Bucle fonológico: dígitos directos de la escala de memoria de Wechsler

Este subtest [89] ofrece una medida de recuerdo inmediato verbal. Su administración y corrección se puede llevar a cabo según se establece en el manual. La instrucción es la siguiente: 'voy a decirle algunos números. Escúcheme atentamente y cuando haya terminado repítalos en el mismo orden'. Además de la puntuación que se obtiene aplicando las normas del manual, se puede utilizar una medida más directa de la capacidad de retención inmediata, longitud del *span*, que expresa el número de elementos de la serie más larga que el sujeto es capaz de reproducir.

Agenda visoespacial: localización espacial de la escala de memoria de Wechsler

Es una prueba de *span* visual [89]. Este subtest nos aporta una medida de la memoria visual inmediata. El paciente se halla sentado frente a un tablero sobre el que puede observar diez cubos. La instrucción que se da es: 'quiero que haga exactamente lo que yo hago. Debe tocar los cubos que yo toque, en el mismo orden'. Su administración y corrección se pueden realizar según se establece en el manual, calculándose, al igual que en el caso anterior, la longitud del *span*.

Aunque el bucle fonológico y la agenda visoespacial no pueden considerarse 'procesos ejecutivos', consideramos importante evaluarlos, ya que son sistemas 'esclavos' que suministran información al SAS o al SEC para que éstos trabajen con dicha información. En este sentido, podemos afirmar que 'poseer una buena agenda y un buen bucle es una condición necesaria, pero no suficiente, para un buen funcionamiento ejecutivo'.

Sistema ejecutivo central o sistema atencional supervisor

Después de revisar la bibliografía sobre memoria de trabajo, y con criterios operativos, hemos optado por atribuir seis funciones a este sistema: codificación/mantenimiento, mantenimiento/actualización, mantenimiento/manipulación, ejecución dual, inhibición y alternancia cognitiva.

Codificación de información cuando se saturan los sistemas esclavos: bucle y agenda. Paradigma Sternberg. Una prueba de utilización común para testar la codificación/mantenimiento de la información en la memoria de trabajo es la tarea tipo Sternberg [90]. La prueba consiste en presentar al sujeto un set de entre tres y nueve estímulos (por ejemplo, letras) durante 5-10 segundos, y posteriormente se le van mostrando estímulos para que

reconozca aquellos que le han sido presentados anteriormente. Se considera que el córtex prefrontal dorsolateral actúa a partir de tres estímulos, cuando la información satura el bucle fonológico. Registrar y mantener tres letras dependería exclusivamente del bucle fonológico, pero a partir de ese número de letras se requiere de la participación de funciones de tipo ejecutivo.

Mantenimiento/actualización: capacidad del SECISAS para actualizar y mantener la información. Paradigma n-back. Estas tareas consisten en reconocer si un determinado estímulo (por ejemplo, una letra) ha sido presentado con anterioridad [91]. Así, en una tarea *1-back* el sujeto deberá decidir si una letra coincide con la anterior (baja exigencia); en *2-back*, si una letra coincide con la presentada dos estímulos antes, etc. Un ejemplo para *2-back*, si la letra diana es la 'C', sería B-H-C-R-C (exigencia media). Una tarea *3-back* sería (letra diana M): C-D-S-M-L-R-M (exigencia alta).

Mantenimiento/manipulación: letras y números de la escala de memoria de Wechsler. Esta prueba [89] consiste en que el examinador nombra una serie de números y letras y el sujeto debe ordenarlos nombrando en primer lugar los números en orden creciente, seguidos de las letras, que deberán ser ordenadas siguiendo el orden del abecedario. La instrucción que se da al sujeto es la que sigue: 'voy a decirle una serie de números y letras. Luego quiero que usted repita primero los números en orden comenzando por el más pequeño, y luego las letras ordenadas alfabéticamente. Por ejemplo, si yo digo B-7 usted deberá decir 7-B. Primero va el número y después la letra. Si digo 9-3-C, entonces su respuesta será 3-9-C, primero los números ordenados y luego las letras.

Ejecución dual: trabajar con bucle y agenda simultáneamente. Tarea de ejecución dual. Las tareas de ejecución dual [92] son paradigmáticas del aumento de exigencia hacia la memoria de trabajo. Estas tareas consisten en realizar dos tareas simultáneamente. Nosotros hemos elegido la tarea de dígitos del Wais y un plano con cuadrados dentro de los cuales el sujeto debe marcar una 'X' [93,96]. La instrucción para la tarea de dígitos es la siguiente: 'ahora, como antes, le voy a decir una serie de números. Cuando yo termine de decirlos, usted debe repetir todos los números en el mismo orden que yo se los digo.' la instrucción para la tarea única de cruces es: 'ahora le voy a dar estas hojas que están formadas por cuadrados unidos por líneas que forman un recorrido. Su tarea es poner una cruz dentro de cada cuadrado. Tiene que comenzar por el cuadrado donde está la palabra 'empezar'. Siga el recorrido poniendo una cruz en cada

uno de los cuadrados hasta llegar a la palabra 'terminar'. No puede saltarse ningún cuadrado. Hágalo rápido y lo mejor posible, tendrá un tiempo limitado (tiene 2 minutos). Antes de empezar, vamos a hacer algunos para que vea cómo tiene que hacer la tarea.' La instrucción para la tarea doble es: 'ahora le voy a enseñar la tarea de poner una cruz dentro de cada cuadrado, que ya conoce. Como antes, ponga una cruz en cada uno, comenzando por el cuadrado donde está la palabra 'empezar'. Siga el recorrido hasta llegar al cuadrado donde pone la palabra 'terminar'. Al mismo tiempo que hace esta tarea, le voy a decir una serie de números. Cuando yo termine de decirlos, usted debe repetirlos en el mismo orden sin dejar de poner las cruces en los cuadrados. Cuando repita los números, no es necesario que me mire (tiene dos minutos).' Diversos trabajos han puesto de manifiesto la activación del córtex prefrontal dorsolateral en la ejecución dual y no en tareas de ejecución única.

Inhibición: capacidad para inhibir estímulos irrelevantes. Paradigma Stroop o paradigma go-no go. Para valorar los procesos de inhibición proponemos dos tareas: el test de Stroop [95], por su mayor carga hacia aspectos verbales, y tareas *go-no go* [96], por su componente motor.

El Stroop es un test diseñado para valorar la capacidad del examinado para evitar generar respuestas automáticas, suprimiendo la interferencia de estímulos habituales a la hora de controlar procesos reflejos o automáticos en favor de otros estímulos menos habituales (es decir, inhibición). Este test fue originalmente desarrollado por J.R. Stroop en 1935. Desde entonces se han desarrollado una gran cantidad de versiones del test, que básicamente difieren en el número de cartas, elementos o colores utilizados. La estrategia del test se mantiene en todas las versiones. En nuestro caso, utilizamos la versión de Graff et al, que utiliza 100 elementos/página, tres colores (rojo, verde y azul) y XXX coloreadas como símbolo en la evaluación de colores. El test consta de tres páginas, cada una de las cuales contiene cinco columnas de 20 elementos. Cada uno de los elementos de la página número uno es el nombre de los tres colores empleados en el test, repetidos de manera aleatoria e impresos en tinta negra. La página número dos está formada por cinco columnas de símbolos tipo 'XXX', coloreados de manera aleatoria con los tres colores empleados en el test. Finalmente, en la página número tres aparece de nuevo el nombre de los tres colores empleados en el test, pero impresos en tinta coloreada, de manera aleatoria y sin concordancia entre el nombre del color y el color de la tinta en que esta impreso.

Las tareas *go-no go* son tareas de inhibición de funciones motoras, por lo que nuestra propuesta se basa en la exploración que

plantea A.R. Luria en su diagnóstico neuropsicológico. Por ejemplo: 'cuando yo levante el dedo usted levante el puño, y cuando yo levante el puño usted el dedo'; o 'cuando yo dé dos golpes en la mesa usted dará uno, y cuando yo dé uno usted dará dos'.

Alternancia cognitiva. Incluye procesos de mantenimiento, inhibición y actualización de sets o criterios cognitivos. Test de clasificación de cartas de Wisconsin (WCST). Esta prueba es una tarea neuropsicológica clásica empleada en la detección de lesiones frontales, en la cual el sujeto debe descubrir una regla o criterio de clasificación subyacente a la hora de emparejar una serie de cartas que varían en función de tres dimensiones estímulares básicas (forma, color y número) [97]. Además, para resolverla es necesario adaptar la respuesta a los cambios en el criterio de clasificación, que se producen cada vez que el examinado da una serie de respuestas consecutivas correctas. El procedimiento de administración consiste en colocar frente al sujeto las cuatro cartas alineadas horizontalmente. Posteriormente se le dan dos barajas idénticas de 64 cartas, pidiéndole que vaya emparejando cada carta de las barajas con las imágenes clave. El experimentador proporciona un *feedback* verbal (por ejemplo, dice bien o mal) cada vez que la persona responde, pero no revela la estrategia de clasificación necesaria ni ofrece aclaraciones adicionales. El criterio de emparejamiento (forma, color o número) cambia cuando el examinado da diez respuestas consecutivas correctas, y así sucesivamente. En ese momento la estrategia de clasificación previa comienza a recibir *feedbacks* negativos. Entonces se espera que las respuestas del sujeto cambien adaptándose al 'nuevo' principio de categorización. La prueba finaliza una vez completadas las seis categorías correspondientes a las dos barajas, o cuando los dos mazos de cartas se agotan.

Los procesos implicados en esta prueba podrían aglutinarse bajo el concepto 'flexibilidad cognitiva', que permite (cuando el *feedback* obtenido indica que es necesario) cambiar el *set* cognitivo. Si es así, es posible que la puntuación que mejor se adecua (aunque es poco sensible) sea el número de categorías completadas, matizada quizás con el número total de intentos requeridos. La capacidad de mantenimiento del *set* podría ser 'medida' de alguna forma por la puntuación 'fallos para mantener la actitud' y, en cambio, la capacidad de inhibición puede reflejarse mejor por la tendencia perseverativa.

Planificación

Los procesos de planificación o de resolución de problemas precisan de un buen funcionamiento de la memoria operativa en

general y de las funciones del SEC en particular. Sin embargo, la planificación implica algo más que estos procesos aislados. Planificar significa plantear un objetivo, realizar un ensayo mental, aplicar la estrategia elegida y valorar el logro o no logro del objetivo pretendido. Para evaluar estos procesos hemos optado por dos tareas.

Mapa del zoo

Se trata de un test que se halla incluido en la *Behavioral Assessment of Dysexecutive Syndrome* (BADS) de Alderman et al [98]. Se considera un test prototípico de planificación, ya que el sujeto debe organizar una ruta por un zoológico visitando seis localizaciones de 12 posibles. En la primera oportunidad se le permite que realice la visita como estime oportuno ('sin normas'), para, posteriormente, plantearle unas normas restrictivas que deberá seguir para realizar dicha visita.

Torre de Hanoi

El problema consiste en cuatro discos de tamaño decreciente que están apilados en una posición A de una mesa con tres postes posibles, A, B y C. El objetivo de la tarea es desplazar todos los discos de la posición A a la C de manera que formen de nuevo una pirámide y sin que en ninguna de las posiciones intermedias un disco grande descansa sobre uno más pequeño. Las instrucciones son: 'debe pasar los discos del poste A al C, para lo que deberá tener en cuenta tres normas: a) Sólo puede coger los cilindros de uno en uno, y cuando saque uno debe introducirlo en otro poste; b) Siempre que coloque un cilindro encima de otro, el que se sitúe encima deberá ser menor que el de debajo; y 3) Intente realizarlo en el menor número de movimientos que le sea posible' [99].

El aspecto diferencial fundamental entre estas dos tareas es que en el mapa del zoo las instrucciones se hallan escritas en un papel delante del sujeto, por lo que puede 'consultarlas', mientras que en la torre de Hanoi el paciente debe mantener las instrucciones en línea.

Test multitarea: test de los seis elementos de la BADS

Las instrucciones de esta prueba permiten hacernos una buena idea de qué es un test multitarea; 'tienes 10 minutos para completar este test. En él hay tres tipos de tareas (indicando el equipo). La primera tarea consiste en un dictado. En la segunda, tendrás que escribir en el papel que te he dado los nombres de algunos de los dibujos de las cartas. En la tercera, tienes que resolver problemas aritméticos simples mostrados en las cartas y tendrás que escribir las respuestas en el papel que te di. Cada una de estas tres tareas se divide en dos partes (A y B). Hay dos sets

Tabla. Principales componentes que conforman los procesos ejecutivos, sus bases neuroanatómicas y los instrumentos neuropsicológicos principales de evaluación.

Componentes	Bases cerebrales	Pruebas
Velocidad de procesamiento Atención alternante	Sustancia blanca Circuito frontoparietal	Clave números Búsqueda símbolos TMT A y B Stroop P y C
Memoria de trabajo (actualización, mantenimiento y manipulación de la información <i>on line</i>)	CPF dorsolateral CPF ventrolateral Corteza parietal Cerebelo	Dígitos, localización espacial y letras y números de la Weschler memoria Paradigma Stenberg <i>n-back</i>
Acceso a la memoria semántica	Frontal dorsolateral Fronto-temporal medial	Fluidez verbal Fluidez de dibujos
Ejecución dual (simultanear bucle y agenda de la MT)	CPF dorsolateral Cingulado anterior	Paradigmas de ejecución dual Dígitos + trazado
Inhibición Control interferencia	Corteza cingulada anterior Córtex prefrontal orbital Giro frontal inferior	Stroop <i>Go/nogo</i> <i>Stop signal</i>
Flexibilidad cognitiva	Prefrontal dorsolateral Prefrontalmedial Giro supramarginal Estriado	Wisconsin Test de categorías
Planificación	CPFDL derecha Cingulado posterior Ganglios basales	Torre de Londres y Hanoi Mapa del Zoo (BADS) Laberintos de Porteus
<i>Branching</i> /multitarea	Polo rostral (área 10)	Seis elementos BADS Test de los recados
Toma de decisiones	Prefrontal ventromedial Prefrontal dorsolateral Ínsula Amígdala	<i>Gambling Task</i> <i>Delay discounting</i> <i>Cambridge gamble task</i>

de problemas aritméticos, dos de dibujos y dos dictados. Durante estos 10 minutos me gustaría que intentaras realizar algo de cada una de las 6 partes del test. No es posible completarlas todas en este tiempo, por tanto, lo más importante no es intentar completar una tarea sino asegurarte de que al menos haces algo de cada una. Sin embargo, no puedes realizar la segunda parte de la tarea inmediatamente después de realizar la primera, ni viceversa. En vez de esto, debes elegir otra de las tareas. Por ejemplo, si haces la primera parte de aritmética no puedes realizar inmediatamente después la segunda, sino que tendrás que realizar una de las tareas de denominación-dibujos o una de las tareas de dictado. En resumen, tienes 10 minutos para realizar este test. Debes organizarte el trabajo de modo que, al menos, hagas algo de cada una de las seis partes y no debes realizar una parte de una tarea

inmediatamente después de haber realizado la otra parte. Puedes utilizar este cronómetro para organizarte el tiempo. Ahora dime qué debes hacer.’ Como se puede ver, en esta prueba están implicados procesos de planificación, flexibilidad, atención alterna, supervisión, memoria a corto plazo, memoria operativa y, como luego veremos, el concepto de *branching*.

Toma de decisiones: marcador somático

Gambling Task

Esta prueba ha quedado explicada en el epígrafe del marcador somático. Un resumen de la propuesta del protocolo de evaluación se muestra en la tabla.

Sobre la evaluación de las funciones ejecutivas

Como señala Mesulam [100], 'la evaluación de los cambios conductuales asociados con lesiones del córtex prefrontal introduce dificultades adicionales, ya que estos cambios son excesivamente complejos, variables, difíciles de definir en términos técnicos e imposibles de cuantificar con los test disponibles en la actualidad'.

Una cuestión especialmente problemática es la evaluación de los déficit en el funcionamiento ejecutivo. Para valorar estos déficit ejecutivos se han propuesto múltiples pruebas o test neuropsicológicos, que han mostrado, en líneas generales, su utilidad para detectar disfunciones del córtex prefrontal (WCST, Stroop, *Trail Making Test* [101], fluidez verbal fonética, fluidez de diseños [102], test de las torres, etc.).

Mientras estos test han mostrado alguna sensibilidad para captar disfunción cerebral frontal, ninguno de ellos ha probado ser específico para medir disfunciones del sistema ejecutivo. Así, algunos pacientes con daño cerebral frontal ejecutan adecuadamente estas pruebas, mientras otros pacientes con lesiones retrorrolándicas los pueden ejecutar de forma inadecuada, a lo que hemos de añadir la considerable variabilidad en la ejecución entre controles normales.

Sin embargo, desde que en 1985 Eslinger y Damasio publicaron el conocido caso de E.V.R. [103,104], ha quedado patente que algunos pacientes con lesiones prefrontales pueden ejecutar las pruebas neuropsicológicas dentro de límites de normalidad, a lo que añadiríamos el trabajo de Anderson et al [105], donde demostraron la falacia de la solidez de la relación existente entre la ejecución en los test neuropsicológicos y la localización de la lesión. Examinaron 91 pacientes mediante resonancia magnética y tomografía axial computarizada verificando lesiones cerebrales focales (49 frontales, 24 no frontales y 18 con lesiones difusas), y no encontraron diferencias significativas entre grupos en la ejecución del WCST.

Lo reseñado anteriormente debe llevar a plantearnos que cada paciente debe ser tratado como un caso único que requiere una explicación independiente, es decir, cada uno de ellos representaría un test independiente de la teoría cognitiva [106]. Por otro lado, hemos de reconocer la existencia de graves problemas para medir las funciones ejecutivas, como son la complejidad de la estructura y funcionamiento del lóbulo frontal, la poca operatividad de la descripción de funciones ejecutivas, la estructura de los test y de la situación de realización de pruebas y, por último, el peso que se le concede en la evaluación a lo cuantitativo y no tanto a los procesos de resolución implicados (no deberíamos olvidar que un test tiene como cometido provocar una conducta que, se supone, tiene su traducción en el funcionamiento cotidiano del individuo).

En lo referente a la situación artificial de la realización de pruebas, Acker [107] plantea una serie de diferencias entre esta situación de laboratorio y la vida real: en la primera situación, la estructura la da el examinador, se centra en tareas concretas, el ambiente no es punitivo, la motivación la aporta el examinador, se da cierta persistencia del estímulo, no se enfatiza el fracaso, el ambiente es protegido y la competencia está ausente; en la vida cotidiana es frecuente enfrentarse a tareas no estructuradas y espontáneas, la planificación es individual, la automotivación resulta necesaria, el estímulo no es persistente, se da cierto temor al fracaso, el medio se encuentra menos protegido y existe competencia.

Todo lo anteriormente expuesto nos lleva a plantearnos la validez ecológica de los test neuropsicológicos que miden las funciones ejecutivas, ya que esta validez ecológica está mediada por algunas premisas de gran relevancia, como son: debe existir una relación funcional y predictiva entre ejecución en test y conducta del paciente en situaciones de la vida real; debemos asumir que las demandas son variadas e idiosincráticas, resultado de su naturaleza específica; la interacción entre demanda y recursos del paciente puede compensar o exacerbar sus déficit; las condiciones en la realización de test son determinantes para plantear la generalización; los resultados obtenidos en los test pueden generar falsas expectativas en cuanto al funcionamiento del sujeto en la vida real; la interacción examinador-paciente puede condicionar los resultados; los protocolos utilizados y la extensión y complejidad de los test pueden afectar a los resultados; y los rendimientos en los test pueden verse afectados por una gran variedad de factores (toma de psicofármacos, ansiedad, déficit sensoriales, nivel cultural premórbido, etc.).

La necesidad de una orientación más ecológica en la evaluación neuropsicológica de las funciones ejecutivas ha dado relevancia a que junto con la identificación de los principales procesos cognitivos implicados, es esencial la identificación del impacto de estos problemas en los aspectos funcionales de la vida diaria, y la determinación de la capacidad que tiene el individuo para llevar una vida independiente y autónoma, o sus recursos personales para integrarse en una actividad profesional normalizada.

Hemos de reconocer que en los últimos años se vienen desarrollando nuevos test y pruebas especialmente diseñadas para intentar valorar con más finura estos déficit ejecutivos. Se pueden citar, entre otros, el test de evaluación conductual del síndrome disejecutivo [98], el test de selección de clases [108], las tareas de ejecución dual [109,110], el test de preferencias [111], las tareas de juego [87], las tareas de planificación financiera [112], las pruebas de cambio [113] o el test de competencia cognitiva [114]. Además de estas pruebas, hoy en

día existe un gran consenso entre los profesionales en la necesidad de utilizar cuestionarios fenomenológicos que aporten información sobre el funcionamiento de estos pacientes; entre estos cuestionarios, nosotros aconsejaríamos la escala de Iowa modificada [115] y la *Neurobehavioral Rating Scale* [116,117]. Cabe destacar, asimismo, la necesidad de interpretar con cautela los datos proporcionados por las pruebas de autoinforme o los cuestionarios. La dificultad para comprender la complejidad de algunas afirmaciones y, sobre todo, la limitada capacidad de autoconciencia constituyen dos capacidades centrales asociadas con las funciones del córtex prefrontal, lo que puede afectar a la fiabilidad y a la validez de la información que proporcionan dichos cuestionarios.

A modo de sugerencias, podemos plantear las siguientes recomendaciones:

- Los resultados de los test y baterías neuropsicológicas deben considerarse como elementos complementarios e integrarlos en un marco comprensivo.
- La selección de los instrumentos de exploración neuropsicológica debe basarse en su capacidad para ofrecer información sobre los mecanismos subyacentes alterados en su validez ecológica, y deben ser sensibles a los avances que se producen.
- La evaluación neuropsicológica debe llevarse a cabo por personas especializadas que interpreten los datos en función de un cuerpo de conocimiento sólido sobre las relaciones entre cerebro y conducta.

Cripe, en un magnífico capítulo sobre validez ecológica de los test neuropsicológicos que miden los déficit ejecutivos, elabora una lúcida reflexión sobre lo que él denomina '*the mind data problem*', sugiriendo que la dificultad para medir el funcionamiento ejecutivo es un problema metafísico y epistemológico, ya que las puntuaciones en los test son meras representaciones simbólicas reduccionistas. Los presupuestos básicos de Cripe [118] son los siguientes:

- Objetos estáticos y simples pueden ser medidos con un razonable grado de fiabilidad.
- Las medidas no son el objeto. Son una representación simbólica del objeto.
- Cuando los objetos estáticos son más complejos en su diseño y estructura, la medida es más dificultosa.
- Los objetos en movimiento son más difíciles de medir.
- Múltiples objetos y realidades en continuo movimiento e interactuando en un sistema dinámico son muy difíciles de medir y describir.
- Cuanto más complejas son las realidades que deseamos medir, la fiabilidad es más alta si empleamos múltiples medidas.

- Reducir una realidad compleja y dinámica a pequeñas realidades incompletas nos aparta de la comprensión de la realidad global.
- La realidad es más fácil de comprender cuanto más información y más informadores obtengamos.
- Los simples resultados en un test excluyen mucha información acerca de los procesos subyacentes en la conducta.
- El acto mental como un producto de una interacción dinámica de múltiples y complejos sistemas dinámicos será mejor conocido cuanto más información seamos capaces de recabar y de integrar en un modelo comprensivo.

Neuroimagen y funciones ejecutivas

Como ya hemos señalado, el concepto de memoria de trabajo hace referencia a un sistema que mantiene y manipula la información de manera temporal, por lo que interviene en importantes tareas cognitivas, como comprensión del lenguaje, lectura, pensamiento, etc. [52-54]. Recientemente, estudios de neuroimagen han comenzado a explorar las bases neurales de la memoria de trabajo, especialmente los *buffers* de modalidad específica (el bucle fonológico y la agenda visuoespacial) y el sistema ejecutivo central [119-121]. Esta especial atención por el estudio del sustrato neural de las funciones ejecutivas, en general, y de la memoria de trabajo, en particular, se debe a que estas funciones se consideran paradigmáticas de las funciones cognitivas de alto nivel [122], entendidas como sistemas fluidos que coordinan información para la resolución de tareas cognitivas complejas.

Goldman-Rakic [59] propone una nueva comprensión de la memoria de trabajo que se basa en las implicaciones de la arquitectura funcional del córtex prefrontal. Para esta autora, esta región cerebral 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 estaría especializada en un dominio específico. Así, cada subsistema de la memoria de trabajo se encontraría interconectado con diferentes áreas corticales de dominio específico. Las áreas frontales relacionadas con la agenda visuoespacial se conectarían con el lóbulo parietal posterior o el bucle fonológico con áreas temporales relacionadas con el lenguaje. Desde una perspectiva algo más evolucionada, se podría plantear la existencia de dos grandes circuitos anteroposteriores dependientes del material. Uno frontoparietal ventral para la información verbal y otro frontoparietal dorsal para la información espacial.

Recientes trabajos [123-125] pueden llegar a clarificar algo estos aspectos. En una tarea tipo Sternberg, el sujeto debe reconocer una letra después de un intervalo de cinco segundos. Si el individuo debe reconocer sólo una letra, se activa el córtex prefrontal ventrolateral izquierdo, pero si debe identificar cuatro o más letras se activa el córtex prefrontal dorsolateral. Rypma [123,124] propuso que el córtex frontal dorsolateral se activa cuando debemos mantener información que excede a la capacidad del bucle fonológico de la memoria de trabajo. De acuerdo con este punto de vista, el córtex prefrontal dorsolateral relacionado con las funciones ejecutivas se encargaría de procesos estratégicos necesarios para mantener una cantidad de información que, de otra forma, saturaría al bucle. Otros estudios [124,126] han encontrado que el córtex prefrontal dorsolateral se activa cuando recordamos seis dígitos, pero no lo hace cuando recordamos tres dígitos. Para estos autores, mantener tres dígitos dependería exclusivamente del bucle fonológico, pero a partir de ese número de dígitos se requiere la participación de funciones de tipo ejecutivo. Mantener seis dígitos en la mente excede de la capacidad de la MCP, y se precisa la ayuda de funciones de tipo ejecutivo, como un sistema de control atencional, lo que exigiría la participación del córtex prefrontal dorsolateral.

La mayoría de estudios de neuroimagen ha mostrado que los procesos de control ejecutivo se hallan localizados en el córtex prefrontal y en la corteza cingulada anterior [127,128]. Uno de los hallazgos sobre los que existe un mayor consenso es la relación entre el incremento de la activación en el córtex prefrontal y el incremento de la exigencia en tareas en las que se halla implicada la memoria de trabajo [124,129]. En concreto, el córtex prefrontal dorsolateral se activa cuando un sujeto lleva a cabo dos tareas simultáneamente, y no cuando las tareas son simples, es decir, en tareas de ejecución dual [127].

Otro tipo de tareas prototípicas para el estudio de procesos de actualización son las denominadas *n-back*, donde al sujeto se le presentan una serie de estímulos y debe responder qué estímulo es idéntico a otro presentado *n* posiciones antes. Las versiones con un componente verbal de esta tarea muestran una activación del córtex parietal izquierdo y de la corteza prefrontal ventral y dorsolateral. Las tareas con un componente espacial tienden a activar las mismas regiones, pero del hemisferio derecho [130,131]. En otro estudio llevado a cabo por D'Esposito et al [132] con resonancia magnética funcional (RMf), se observó que en tareas de mantenimiento (retener cinco letras durante un intervalo de ocho segundos) y de manipulación de la información (ordenar las letras alfabéticamente) se activan el córtex prefrontal dorsolateral y ventrolateral, mientras que en tareas de manipulación simple se activa exclusivamente la corteza prefrontal dorsolateral.

Postle et al [133] señalan la activación de la corteza prefrontal dorsolateral en tareas de manipulación, activación que solo se encuentra en una minoría (dos de cinco) en tareas de mantenimiento. Tsukiura et al [134] concluyen que la corteza prefrontal dorsolateral derecha es fundamental para procesos de manipulación, y la corteza prefrontal dorsolateral izquierda juega un papel más relevante en procesos de mantenimiento. En el estudio de Wagner et al [135] se observa una activación de la corteza ventrolateral izquierda en procesos de recuerdo de palabras simples, mientras que en tareas de manipulación la activación corresponde al córtex prefrontal dorsolateral derecho. Otros trabajos [129,136,137] que utilizan el paradigma *n-back* demuestran la intervención de una red distribuida por regiones anteroposteriores, que implican principalmente al córtex prefrontal dorsolateral.

Sin embargo, estudios más recientes [138], utilizando tareas diferenciales que implican procesos de mantenimiento y de manipulación, muestran patrones similares de activación cerebral que afectan al córtex prefrontal dorsolateral bilateral, al córtex prefrontal ventrolateral izquierdo, al lóbulo parietal izquierdo y al cerebelo. Este trabajo resulta particularmente interesante, porque plantea la posibilidad de que los procesos de manipulación y mantenimiento no deben entenderse como diferenciados, sino que se trata más de un aspecto dimensional y que la diferencia estriba en la 'intensidad' de la activación. Como señala Miller [139], 'la distinción entre funciones... es una cuestión de grado de participación... no de una parcelación de las diferentes funciones en diferentes módulos'.

Otro proceso cognitivo fundamental relacionado con las funciones ejecutivas es el control inhibitorio o la capacidad de inhibir respuestas irrelevantes para la tarea requerida. La mayoría de estudios que tratan de explorar estos procesos de inhibición ha utilizado diferentes variantes del paradigma de Stroop, y muestra un incremento de la actividad cerebral en la condición de interferencia en el giro cingulado anterior y en la región orbitofrontal derecha [140-142]. Además, se ha hallado un aumento de la actividad en la región frontal inferior izquierda y en áreas temporales y parietales [143,144]. Trabajos más recientes basados en el paradigma de Stroop han encontrado diferentes sustratos neuroanatómicos relacionados con procesos de inhibición, como el surco frontal inferior [145-147], la corteza cingulada anterior [148-150], la corteza cingulada anterior y parietooccipital izquierda [151], la corteza cingulada anterior y el córtex prefrontal izquierdo [152], y el córtex prefrontal dorsolateral y cingulado anterior [153,154].

En definitiva, es importante señalar que existe un incremento de actividad en las áreas frontales cuando las tareas requie-

ren procesos de inhibición, aunque la neuroimagen funcional refleja cierta heterogeneidad de las áreas cerebrales implicadas. Uno de los problemas más obvios de este tipo de estudios resulta ser el tipo de paradigma utilizado, ya que para medir procesos de inhibición algunos trabajos utilizan el paradigma de Stroop, otros tareas tipo Wisconsin, o paradigmas *go-no go*. Analizando estos estudios de forma global, podemos afirmar que los de inhibición implican áreas prefrontales bilaterales, además de regiones posteriores corticales y algunas estructuras subcorticales. Esto no debe sorprendernos, teniendo en cuenta que las tareas elegidas para estudiar el sustrato neural de los procesos de inhibición son complejas e implican a numerosos componentes cognitivos [155].

La capacidad de la alternancia cognitiva se explora frecuentemente en pacientes afectados por daño cerebral con tareas como el WCST. Utilizando tomografía por emisión de positrones, Rogers et al [156] estudiaron las áreas implicadas en áreas en los procesos de alternancia cognitiva con pruebas que se basan en dos condiciones diferenciadas. En la primera se trataba de aplicar un criterio de selección ya aprendido a un nuevo set de ítems y en el segundo los sujetos debían discriminar el criterio de selección y discriminación. La segunda condición produce, en comparación con la primera, una activación de las cortezas prefrontales, incluyendo el córtex prefrontal anterior izquierdo y el córtex prefrontal dorsolateral derecho.

Otros autores [157] han utilizado la RMf para examinar las áreas implicadas en la alternancia cognitiva, observando un incremento significativo y transitorio de la actividad neural en la parte anterodorsal derecha del córtex prefrontal, región próxima al polo frontal. En otro estudio [158], en el que se utilizó el WCST, se encontró que cuando se cambia de criterio de clasificación se produce una mayor activación del sulco inferior frontal bilateral, del giro supramarginal bilateral y de la corteza cingulada anterior. Un trabajo más reciente [159], que utilizó una versión modificada del WCST y la magnetoencefalografía, encontró tres áreas corticales que muestran una mayor actividad, como son el giro frontal inferior, el córtex cingulado anterior y el giro supramarginal (al igual que en el estudio llevado a cabo con RMf).

En lo que se refiere a procesos de planificación, investigaciones con diferentes grupos de pacientes, utilizando técnicas de neuroimagen, han demostrado el papel fundamental de la corteza prefrontal y los ganglios de la base en la solución de problemas y en la planificación [160-162]. Por un lado, estudios con humanos afectados por lesiones unilaterales o bilaterales del córtex prefrontal han demostrado afectación en tareas tipo torre de Londres, ya que estos pacientes requieren

más movimientos para cumplimentar la tarea [163,164]. Por otro lado, pacientes con afectación de los ganglios basales, como los enfermos de Parkinson, también muestran déficit en la ejecución de este tipo de pruebas [165]. Por último, otros trabajos implican el cerebelo en la ejecución de tareas de planificación [166].

Para terminar, cuando hablamos de funciones ejecutivas, éstas van ligadas irreversiblemente a la toma de decisiones, ya que después de un proceso cognitivo tan arduo, el sujeto debe conocer las distintas opciones de acción y las consecuencias inmediatas y futuras de cada una de estas opciones. Un aspecto fundamental de los procesos ejecutivos es la toma de decisiones, entendida como la capacidad de seleccionar una respuesta entre varias posibilidades alternativas. En esta línea de argumentación, que no pretende sino situar los procesos mentales en el funcionamiento cerebral, la hipótesis del marcador somático postulada por Damasio [84] trata de explicar la implicación de algunas regiones del córtex prefrontal en el proceso de razonamiento y toma de decisiones. Los sistemas neurales implicados en la hipótesis del marcador somático comprenden la corteza ventromedial y orbitofrontal, amígdala, ínsula y el estriado ventral. En concreto, la ínsula actúa como un interfaz entre los *inputs* afectivos procedentes del sistema límbico, tales como el córtex orbitofrontal, la amígdala y el cingulado anterior, con el sistema atencional frontoparietal [167,168]. Otros autores [169], utilizando RMf, han encontrado que la ínsula se activa en función del riesgo que se corre cuando se toma una decisión, lo que resulta consistente con que esta región cerebral sea un sustrato neural crítico para valorar el riesgo en la toma de decisiones.

Se han encontrado diferentes alteraciones en función de la localización de la lesión dentro de esta región. Las lesiones anteriores de la corteza ventromedial provocan mala ejecución en la tarea de toma de decisiones (IGT), pero una buena realización de tareas de memoria de trabajo. Las lesiones posteriores de esta misma región llevan a realizar mal ambos tipos de tareas. Dado que la corteza prefrontal dorsolateral está implicada directamente en la memoria de trabajo, Bechara et al [170] proponen que la corteza prefrontal ventromedial posterior desempeña funciones paralelas a la corteza prefrontal dorsolateral, ya que su lesión también deteriora la memoria de trabajo, en especial la capacidad de mantener información que va utilizarse posteriormente en una tarea. Ahora bien, en este experimento se utilizó una tarea de memoria de trabajo –igualación a la muestra no diferida– que conlleva dos procesos que son parte de la memoria de trabajo: uno es propiamente un proceso mnésico –recordar durante un período de demora cuál

era el estímulo–, y el otro es un proceso inhibitorio –inhibición de la respuesta al estímulo igual a la muestra y selección del que no es igual–. Un mal resultado puede deberse a que han olvidado o a que están desinhibidos. Si están desinhibidos, no es necesariamente porque olvidan.

Los datos obtenidos en pacientes con lesiones frontales ventromediales han sido confirmados prácticamente por todos los investigadores cuando las lesiones son generales y abarcan la corteza prefrontal orbital. Rogers et al [171] encuentran, además, un aumento en el tiempo de deliberación, probablemente común a este tipo de lesiones. Por su parte, Manes et al [172] hallan que los pacientes con lesiones frontales extensas y difusas se parecen a los pacientes con las lesiones restringidas a la corteza prefrontal ventromedial: mala ejecución en la IGT, con una clara preferencia por las opciones con más riesgo, y tendencia a apostar mayores cuantías, en busca de recompensas más grandes. La lesión ventromedial en el hemisferio derecho provoca una peor ejecución en la toma de decisiones que la lesión ventromedial izquierda [173]. En esta línea, en pacientes con lesiones frontales cuyo daño se limita a la corteza prefrontal orbital, quienes presentan lesiones derechas muestran una preferencia por las elecciones de riesgo [174]. Además, se observa un efecto del tamaño de la lesión, de forma que, cuanto más se extiende a áreas ajenas a la corteza prefrontal ventromedial, mayor es la tendencia a realizar elecciones desventajosas y peor es la ejecución en la IGT. Un análisis más detallado relaciona los malos resultados de estos pacientes en la IGT con lesiones en las circunvoluciones frontales media y superior derecha y en la corteza prefrontal medial derecha. Clark et al [174] no encontraron, sin embargo, efectos de lateralización en las tareas derivadas de la IGT, lo que no sorprende en la *Gambling Task*, al no ser necesaria la memoria de trabajo, ni en la *Risk Task*, que evalúa la propensión al riesgo. Los pacientes con lesiones frontales izquierdas mostraron una ejecución algo inferior en la IGT que los sujetos normales, debido, posiblemente, a problemas de atención o a un efecto general de enlentecimiento psicomotor propio de la lesión de la circunvolución frontal superior izquierda. En resumen, la corteza prefrontal ventromedial derecha está más implicada que la izquierda en la conducta social, en las emociones y en la toma de decisiones.

Otros modelos del córtex prefrontal

Koechlin [175,176] plantea un modelo que explica la manera en que el córtex prefrontal sustenta las funciones complejas de

manera diferenciada. Plantea dos ejes diferenciales, uno anterior-posterior y otro medial-lateral. Respecto al primero, destaca el modelo de cascada, según el cual el córtex prefrontal se diferencia funcionalmente de manera que las funciones menos complejas dependen de la zona posterior, y conforme van aumentando en complejidad van dependiendo de áreas cada vez más anteriores. En relación con esta hipótesis, Koechlin plantea un nivel de complejidad al que denomina '*branching*', de difícil traducción al castellano. Este constructo es un proceso que integra la memoria operativa con los recursos atencionales necesarios, y es de mayor complejidad que la capacidad para realizar tareas duales o la función de respuesta demorada. De alguna manera, este proceso denominado *branching* es la suma de ambas capacidades cuando se ejecutan paralelamente. En la vida cotidiana se necesitará frecuentemente, por ejemplo, si a una persona le asalta una duda mientras está leyendo algo. Al igual que en las tareas duales, este proceso asigna sucesivamente recursos entre tareas concurrentes y, al igual que en las tareas de respuesta demorada, retiene la información relevante en la memoria de trabajo para poder volver a la tarea principal después de haber completado las tareas secundarias (en el ejemplo anterior, recordando y volviendo a donde dejamos de leer). Por lo tanto, estará directamente implicado tanto con la solución de problemas como con la capacidad de planificación. Según Koechlin, dicho nivel de complejidad se relaciona selectivamente con activaciones de la región polar del córtex prefrontal. En un estudio realizado con RMf, concluye que las regiones del córtex prefrontal polar se activan bilateralmente cuando las personas tienen en la mente un objetivo principal, mientras que ejecutan al mismo tiempo los subobjetivos necesarios para alcanzarlo. Ningún sujeto puede activar estas regiones manteniendo en la mente un objetivo a lo largo del tiempo (memoria de trabajo) o asignando los recursos atencionales sucesivamente entre objetivos alternantes (tarea dual). Así, la corteza prefrontal polar (la región más anterior de la corteza prefrontal) media selectivamente la capacidad de mantener en la mente objetivos, a la vez que se exploran y procesan subobjetivos secundarios. En dicho estudio, se corroboraron anteriores hallazgos según los cuales la ejecución de tareas duales implica selectiva y bilateralmente el córtex prefrontal dorsolateral posterior, el giro frontal medio y el córtex parietal lateral. La activación frontopolar no se relacionó con variaciones en cada uno de los esfuerzos mentales aislados, y se observó un gradual incremento en la señal de la resonancia magnética asociado con el gradual incremento en la dificultad de las cuatro tareas planteadas en este estudio en progresión ascendente: tarea control, tarea de respuesta demorada, tarea dual y condición

branching (suma de tarea de respuesta demorada y tarea dual). Se llevó a cabo un ensayo en el que se aumentó la complejidad de la tarea dual (utilizando estímulos degradados) y se vio que estaba acompañado de un aumento en la activación del córtex prefrontal dorsolateral posterior y de la corteza cingulada anterior, pero no en el córtex prefrontal polar.

El segundo eje diferencial, tal como referíamos al inicio de este apartado, es el medial-lateral, y hace referencia al córtex prefrontal anterior y a su implicación en la diferenciación entre el procesamiento de actividades conforme a expectativas internas del sujeto (conocidas) y el procesamiento de actividades que dependen de contingencias ambientales y que se escapan a expectativas internas. Koechlin plantea una doble disociación: mediante RMf, estos autores encuentran que el córtex prefrontal anterior medial, junto con el estriado ventral, se activa ante tareas que se desarrollan en secuencias que son esperadas, mientras que el córtex prefrontal anterior lateral junto al estriado dorsolateral se activa ante tareas que se desarrollan mediante sucesos y secuencias inesperadas para el sujeto. Cuando el sujeto va encontrando 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, la región que se encarga del procesamiento ejecutivo de mayor complejidad, tal como planteábamos antes.

Otro modelo que ha suscitado gran interés entre los estudiosos de las funciones ejecutivas es el de Miyake et al [177,178]. Estos autores describen un estudio que postula tres aspectos diferenciados en las funciones ejecutivas: la alternancia entre sets mentales o tareas, actualización y monitorización de los contenidos de la memoria de trabajo y la inhibición de repuestas preponderantes. El análisis factorial confirma la existencia de estos tres factores diferenciados, aunque se correlacionan moderadamente, lo que indica la existencia de una unidad y diversidad, a su vez, de las funciones ejecutivas. Los resultados de los análisis llevados a cabo por este grupo confirman que estos procesos se relacionan con pruebas específicas. Así, la alternancia cognitiva se relacionaría con el WCST, los procesos de inhibición parecen jugar un importante rol en la ejecución de las torres de Hanoi, y las pruebas de *span* atencional se hallarían correlacionadas con procesos de actualización en la memoria de trabajo. Sin embargo, las tareas de ejecución dual no se relacionan con ninguno de estos tres procesos descritos, lo que induce a plantear que la coordinación de dos tareas simultáneas es una habilidad diferenciada de los tres procesos de funciones ejecutivas descritos y estudiados. El principal resultado de este grupo es que las funciones ejecutivas pueden ser caracterizadas

por sus funciones separadas, pero, a la vez, relacionadas entre sí. En nuestra opinión, otro aspecto fundamental es el papel tan relevante que juega la memoria de trabajo en los procesos ejecutivos, como ya hemos señalado en nuestro modelo.

Para Goldberg, el córtex prefrontal 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 [50] (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 que las estructuras subcorticales y las regiones sensoriales primarias llevan 'preimpresa' la 'sabiduría del filo', responsable de las repuestas emocionales básicas y de la percepción sensorial, las regiones corticales más complejas, especialmente la corteza prefrontal, tienen relativamente poco conocimiento preimpreso a cambio de una gran capacidad para procesar información de cualquier tipo, para desarrollar sus propios 'programas', para 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'). Desde esta perspectiva, propone utilizar el concepto de 'inteligencia ejecutiva' para referirse a aquel buen hacer derivado del funcionamiento del lóbulo frontal, dadas sus distintas contribuciones, como la planificación, la previsión, la capacidad de controlar los impulsos, la empatía y la teoría de la mente. A diferencia del factor G, el factor I (talento ejecutivo) sí existe, intuitivamente es lo que reconocemos como 'ser inteligente', y está mejor correlacionado con los test de funciones ejecutivas que con aquéllos que usualmente utilizamos para 'medir' la inteligencia.

Para Goldberg, el misterio de la dualidad de los hemisferios no se resuelve 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 paradig-

ma: 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 irá 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.

Utilizando una analogía matemática para explicar cómo el saber se representa en cada lado del encéfalo, plantea que en el hemisferio derecho se representa el conocimiento acumulado por el organismo en forma de una suerte de media y de desviación típica cortical, como un gran promedio de todas las experiencias anteriores, pero con pérdida de detalles; mientras que en el hemisferio izquierdo, el conocimiento se representaría como en un diagrama de dispersión cortical, de forma más específica, es decir, correspondiendo cada representación a una clase relativamente restringida de situaciones parecidas.

Goldberg acuñó los términos 'dependencia' e 'independencia de campo' para referirse a los diferentes estilos cognitivos asociados al córtex prefrontal 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, lo que 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 dolorosas que giran en torno a la falta de satisfacción. Si esto es así, el cerebro regula las emociones a través de una integración simultánea de circuitos verticales y horizontales. Las dos amígdalas se encargan de la respuesta emocional instantánea (en gran medida preimpresa), y los dos lóbulos frontales se encargan de las reacciones emocionales basadas en un análisis racional y cognitivo. Estos dos ingredientes de nuestras emociones se combinan en los circuitos frontoamigdalinos, y de ellos se deriva la integración vertical de las

emociones. Al mismo tiempo, la interacción entre los circuitos frontoamigdalinos izquierdo o positivo y derecho o negativo a través del cuerpo caloso y de las comisuras anteriores produce la integración horizontal de las emociones.

Para terminar este apígrafe, queremos hacer referencia a tres modelos de especial relevancia para la comprensión de las funciones ejecutivas como son el de Duncan, el de Grafman y el de Burgess. Para Duncan [179-183] la inteligencia no es una propiedad emergente del conjunto del cerebro, sino una función localizada en una zona bien delimitada: el córtex prefrontal 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 había observado que lesiones en el córtex prefrontal 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. 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 deteriorada 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 (PET), la actividad cerebral de varios sujetos cuando realizaban tareas espaciales, verbales y motoras. Los resultados de estas pruebas se compararon, en todos los casos, con un grupo de control que realizó tareas que no incluían razonamientos complejos. Los resultados mostraron que las tareas que involucraban una importante dosis de inteligencia general se relacionaban con un aumento del flujo sanguíneo 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 córtex prefrontal 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) basado en cuatro proposiciones:

- Las neuronas del córtex frontal son sustancialmente adaptables y programables, según las exigencias de la conducta, permitiendo la representación temporal de la información relevante.
- El córtex prefrontal actúa como un sistema de atención global y focaliza de manera selectiva en la información relevante.
- El córtex prefrontal 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.

Numerosos modelos sobre control ejecutivo sugieren que la función principal del córtex prefrontal es manipular información, la cual 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 córtex prefrontal pueden ser entendidas 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 córtex prefrontal. La teoría propuesta por Grafman se enmarcaría en esta segunda aproximación.

La teoría representacional de Grafman [184,185] se estructura entorno al constructo 'acontecimiento complejo estructurado' (SEC, del inglés *structured event complex*). 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 córtex prefrontal contienen la información necesaria para solucionar un problema concreto o lograr un objetivo determinado. Grafman postula que estos SECs se caracterizan por los siguientes atributos:

- *Independencia representacional*: cada uno de los aspectos que integran un SEC están representados de forma independiente en el córtex prefrontal, y se recuperan 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 que los 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 córtex prefrontal están categorizados según las áreas corticales y estructuras subcorticales con las que esta región cerebral está 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 (que 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, siendo 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 córtex prefrontal limitarían la capacidad para recuperar un SEC o fragmentos del mismo, provocando 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 SEC abstractos o independientes de contexto, que, gracias a su estructura, pueden ser aplicados 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 resolución de situaciones novedosas para las que no disponemos de SEC episódicos o dependientes de contexto. Como muy bien señalan Verdejo, García y Bechara, están 'definidos como representaciones de un conjunto de eventos estructurados de forma secuencial que conforman una actividad orientada a un objetivo y que incluyen representaciones sobre normas sociales o morales. La diferencia clave con respecto a los modelos previos es que se asume que el sistema ejecutivo no es solamente un 'gestor' de información sino también un 'depósito' de información específica relativa a los 'complejos

estructurados de eventos', lo que lo diferencia de otros sistemas de almacenamiento (sistemas de memoria) y de gestión de información (sistemas atencionales) por lo que el córtex prefrontal sería un depósito de secuencias de acción para situaciones no rutinarias, situaciones orientadas a un objetivo.

En la actualidad podemos plantear que las funciones ejecutivas son funciones que integran diferentes componentes que consideramos pueden ser los siguientes: velocidad de procesamiento, memoria de trabajo (actualización, mantenimiento y manipulación), inhibición verbal y motora (control de la interferencia), ejecución dual (capacidad para trabajar con el bucle fonológico y la agenda visuoespacial para que actúen de forma simultánea), acceso al almacén mnésico (fluidez verbal), flexibilidad cognitiva, planificación, *branching* y toma de decisiones.

La 'hipótesis de la entrada' de Burgess et al [186-189] plantea el papel del polo rostral (área 10 de Brodmann) en el control ejecutivo. La hipótesis de la entrada parte de cuatro asunciones básicas e interconectadas: a) 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; b) algunas representaciones centrales son activadas por ambas (cuando se percibe un estímulo externo o cuando simplemente se imagina); c) 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 (SAG, del inglés *supervisory attentional gateway*) y d) el córtex prefrontal rostral juega un importante papel en este mecanismo. Asimismo, este modelo asume las premisas del modelo de Norman y Shallice referido anteriormente.

Sabemos que lesiones en el córtex prefrontal rostral no afectan a la ejecución en pruebas de teoría de la mente, no influyen en la ejecución de test ejecutivos clásicos como el WCST, test de Stroop, fluencia verbal o Torre de Londres y, sin embargo, lesiones en esta subregión provocan gran afectación en tareas que requieren una conducta autoorganizada con una solución abierta a distintas posibilidades (como situaciones multitarea como el test de los seis elementos de la BADS u otras situaciones poco estructuradas), que existen varios posibles cursos de acción y se ha de elegir cuál conduce a la respuesta correcta. La segunda clase de situaciones que quedan afectadas con lesiones prefrontales rostrales son aquellas en que la atención debe ser sostenida y automantenida.

Burgess et al utilizan el término 'orientado por el estímulo' para referirse a cualquier cognición provocada o que 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 se dirige a un estímulo externo. Un ejemplo obvio sería cuando 'soñamos despiertos' pero existen otros como la introspección o el pensamiento creativo. Estos autores defienden que las regiones laterales y mediales del córtex prefrontal rostral (CPFR) son diferencialmente sensibles a los cambios en las demandas a estos dos tipos de respuestas. En concreto, el CPFR medial se relacionaría con la atención orientada a estímulos y el CPFR lateral apoya los procesos relacionados con la atención independiente de estímulos. Cómo es lógico, situaciones familiares o bien definidas requerirán una mínima intervención del sistema SAG. Sin embargo, el sistema 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).

La hipótesis de la entrada supone que ésta es disparada por grados inusuales de activación en el dirimidor de conflictos (ver modelo de Norman y Shallice) y que esto sucede en cuatro situaciones: a) cuando ningún esquema se activa suficientemente con estímulos externos entrantes; b) 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 activa (la tarea ha llegado a ser 'fácil'); c) 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), y d) cuando el disparador del dirimidor de conflictos está excesivamente activado, como ocurre ante las señales de peligro. Así, el sistema 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* (un callejón sin salida).

Otros aspectos relacionados con funciones ejecutivas

Otros aspectos de interés surgen cuando se estudia el sustrato neural de las funciones cognitivas en general y de los procesos ejecutivos en particular. Uno de ellos es conocer si las áreas cerebrales implicadas en el funcionamiento ejecutivo se man-

tienen inactivas en estados de 'reposo' cognitivo. El trabajo de Mazoyer et al [190] compara la activación de áreas cerebrales en estado de reposo cognitivo con la activación durante la ejecución de nueve tareas cognitivas utilizando tomografía por emisión de positrones. Los resultados revelan que el estado de reposo consciente en humanos implica la activación de una vasta red de áreas asociativas heteromodales, que incluyen a los lóbulos frontales y parietales.

Otra variable interesante es la influencia de la práctica en los diferentes procesos ejecutivos. Landau et al [191] estudian el efecto de la práctica repetida en la actividad neural utilizando RMf, y encuentran una disminución de dicha actividad. Este hallazgo sugiere que la práctica de una tarea influye en la cantidad de activación neural durante el aprendizaje. La idea principal que subyace a esta afirmación es que los procesos cognitivos no pueden mapearse en regiones cerebrales estables y fijas y que la activación neural es un proceso dinámico que se mueve en el espacio y en el tiempo.

Por último es importante destacar el papel de la motivación en los procesos ejecutivos. Taylor et al [192] estudian, con RMf, la ejecución en una tarea de memoria de trabajo, y demuestran que los incentivos financieros afectan a la ejecución. Esta interacción entre tareas y refuerzos ocurre en el córtex prefrontal dorsolateral y ventrolateral.

Conclusiones

El término 'funciones ejecutivas' fue acuñado por Lezak [11, 12] para referirse a una constelación de capacidades implicadas en la formulación de metas, planificación para su logro y ejecución de la conducta de un modo eficaz. De acuerdo con esta autora, estas funciones ejecutivas se pueden agrupar en torno a una serie de componentes: las capacidades necesarias para formular metas (motivación, conciencia de sí mismo y modo en el que percibe su relación con el mundo), las facultades empleadas en la planificación de los procesos y las estrategias para lograr los objetivos (capacidad para adoptar una actitud abstracta, valorar las diferentes posibilidades y desarrollar un marco conceptual que permita dirigir la actividad), las habilidades implicadas en la ejecución de planes (capacidad para iniciar, proseguir y detener secuencias complejas de conducta de un modo ordenado e integrado) y las aptitudes para llevar a cabo esas actividades de un modo eficaz (controlar, corregir y autorregular el tiempo, la intensidad y otros aspectos cualitativos de la ejecución).

El cerebro es, básicamente, una máquina predictiva encaminada a reducir la incertidumbre del entorno. Imagine el lector que, mientras se encuentra en su trabajo, yo me acerco hasta su casa y cambio el pomo de la puerta. Usted llega a casa de noche y la luz del portal no se enciende, agarra el pomo de su puerta con la mano y percibe que algo 'no va bien', es decir, su cerebro ha llevado a cabo una predicción de lo que se va encontrar cuando atrape el pomo entre sus manos. Cuando intentamos definir el concepto de funciones ejecutivas, nos referimos a la capacidad de establecer soluciones a un problema novedoso llevando a cabo predicciones de las consecuencias a las que nos puede llevar cada una de las soluciones imaginadas. ¿Y qué ocurre cuando llevamos a cabo predicciones sobre las consecuencias a las que nos van a conducir determinadas conductas, pensamientos o acciones? Las funciones ejecutivas se consideran mecanismos o procesos cognitivos de orden superior que se refieren a un módulo o módulos cognitivos que implican aspectos como la inhibición, la memoria de trabajo o la toma de decisiones, es decir, una serie de estrategias encaminadas a preparar una respuesta ante una situación novedosa. Para ello precisamos una representación mental del problema, aplicar una planificación adecuada, ejecutar el plan y evaluar el resultado para poder detectar el error o errores y corregirlos.

Cuando se leen con detenimiento las distintas definiciones de funciones ejecutivas, se puede observar que existe acuerdo en señalar que el término de funciones ejecutivas hace referencia de forma genérica al control de la cognición y a la regulación de la conducta a través de diferentes procesos cognitivos relacionados entre sí. Ahora bien, es preciso reconocer que en los últimos años este término se ha empleado para describir un conjunto demasiado amplio de procesos, tales como la resolución de problemas, la planificación o la memoria prospectiva. De hecho, se ha señalado con acierto que el término de funciones ejecutivas se ha convertido en un 'paraguas conceptual' o en un 'cajón de sastre', abarcando un conjunto tan amplio y variado de capacidades cognitivas que ha perdido operatividad.

La mayoría de descripciones de las funciones ejecutivas comparten los procesos básicos que señala Lezak, pero esta definición dista mucho de asentarse en terreno firme, ya que contiene un resumen de las funciones cognitivas de alto nivel. En este sentido, observaremos que la definición es un tanto vaga e imprecisa, en la que el argumento de regresión al infinito es perfectamente aplicable, es decir, que para que el funcionamiento ejecutivo se ponga en acción, precisa de un ejecutivo interior previo, y así hasta el infinito [193]. En este sentido, también puede existir una creencia implícita e ingenuamente tautológica entre el supuesto papel causal de los dé-

ficit ejecutivos en la ejecución de los ‘test frontales’, dado que, si bien parece un hecho más o menos contrastado la relación entre ambos hechos, no resulta del todo admisible establecer una relación de causa-efecto, siguiendo una argumentación del tipo ‘se ha producido una mala ejecución en las pruebas, dada la existencia de disfunciones ejecutivas previas’, lo que es asumido y demostrado ‘evidentemente’ por la propia ejecución en los test. Tal afirmación ejemplifica el error lógico, definido como ‘petición de principio’ por Aristóteles.

Otro aspecto conceptual relevante es aquél que plantea que las funciones ejecutivas deben concebirse desde una perspectiva más dimensional que categorial; así, uno debe preguntarse si estas funciones pueden verse afectadas en diferentes circunstancias, lo que nos llevaría a planearnos una inconsistencia del funcionamiento ejecutivo. En esta línea, Montgomery [194] señala que las personas afectadas por daño cerebral muestran esta inconsistencia en su funcionamiento ejecutivo en diferentes circunstancias, y dicha inconsistencia debe ser atribuida a una interacción de déficit neuropsicológicos con otros factores de índole personal (pensamientos negativos, tensión, *arousal*, fatiga, síntomas físicos) y situacionales (demandas que requieren atención compleja, demandas de procesamiento rápido, distracciones externas o focalización de la atención a aspectos preferentes de la conciencia). Nosotros añadiríamos que no es necesario estar afectado por un daño cerebral para que esto ocurra, ya que no es demasiado infrecuente encontrarse en un congreso con ponentes que exceden su tiempo de intervención en muchos minutos o que no cambian el discurso en función del *feedback* externo que reciben.

Como ya hemos señalado, se ha establecido una estrecha relación entre el córtex prefrontal dorsolateral y las funciones ejecutivas, pero algunos autores [195-199] consideran la posibilidad de distinguir diferentes formas de funcionamiento disejecutivo en el contexto de las múltiples conectividades existentes entre el córtex prefrontal y otras regiones corticales y subcorticales. Algunas de estas interacciones neurales asocian el córtex prefrontal con módulos de procesamiento en el córtex posterior, como los lóbulos temporal y parietal, estructuras límbicas, como la amígdala y el hipocampo, el núcleo estriado, el cerebelo y los sistemas monoaminérgicos y colinérgicos ascendentes. En los últimos años se ha producido un importante avance en la comprensión de los sistemas neuronales y, en concreto, de los circuitos fronto-subcorticales, clasificados de la siguiente manera [200]:

- Corteza prefrontal dorsolateral → núcleo caudado → globo pálido (lateral-dorsomedial) → tálamo → corteza prefrontal dorsolateral.

- Corteza orbital lateral → núcleo caudado → globo pálido (medial-dorsomedial) → tálamo → corteza orbital lateral.
- Corteza cingulada anterior → núcleo *accumbens* → globo pálido (rostralateral) → tálamo → corteza cingulada anterior.

Por otra parte, la aparición de las modernas técnicas de neuroimagen representa una oportunidad para progresar en la evaluación de las relaciones entre el funcionamiento de las distintas áreas o regiones cerebrales y las diversas capacidades neuropsicológicas, es decir, el uso de técnicas de neuroimagen *in vivo* ofrece nuevas posibilidades para intentar correlacionar los cambios funcionales cerebrales con los déficit neuropsicológicos. Esta nueva aproximación al sustrato anatómico de una realidad tan compleja como las funciones ejecutivas a través de estudios con técnicas de neuroimagen plantea algunos problemas metafísicos que hay que tener en cuenta [201]:

- ¿Qué relación existe entre el estado cerebral y sus manifestaciones en el comportamiento?
- ¿Cómo se puede relacionar las variaciones en neuroimagen con variaciones en medidas externas?
- ¿De un patrón de actividad cerebral ‘X’ resulta siempre un patrón de conductas ‘Y’?
- El estudio de neuroimagen en ausencia de hipótesis sólidas previas del funcionamiento cerebral puede llevar a la interpretación de los resultados en direcciones espurias.

En esta línea de la identificación del sustrato anatómico de las funciones ejecutivas, es importante tener en cuenta que estas funciones complejas deben ser entendidas como una realidad emergente. La emergencia aplicada al tema que nos ocupa se puede entender como el fenómeno por el cual, cuando una estructura alcanza un nivel determinado de complejidad, emergen nuevas propiedades que no eran posibles de predecir por muy bien que se analicen componentes de estructuras inferiores. En cada nivel de complejidad emergen nuevas propiedades y nuevas funciones, nuevas capacidades y nuevos trastornos, y tal vez las funciones ejecutivas son capacidades cognitivas que emergen cuando el hombre adquiere la capacidad adaptativa de la anticipación.

Desde un planteamiento cognitivo, la división conceptual de las habilidades ejecutivas en una serie de componentes precisa una mayor verificación. De hecho, son pocas las teorías tanto neurofisiológicas como cognitivas que se han acompañado de diseño de pruebas o tareas específicas que permitan estudiar de forma aislada cada uno de sus componentes. Esto parece lógico, por otra parte, ya que analizar cada uno de los componentes de las funciones ejecutivas y su peso factorial es una tarea que puede generar cierta confusión, pues cuando se eva-

lúa el funcionamiento ejecutivo se hace de forma conjunta con otras funciones, y no es posible realizarlo de otro modo, tal vez porque no se estudia una función, sino el acto mental complejo por excelencia. Desde este punto de vista, se podrá convenir que las definiciones sobre qué son las funciones ejecutivas son descriptivas, pero no ayudan a comprender la 'etiología funcional' de las actividades cognitivas que las sustentan, por lo que nos encontramos ante múltiples descripciones que no acaban de definir los procesos responsables de una conducta ejecutiva.

A pesar de la importancia de las funciones ejecutivas en el funcionamiento cognitivo y conductual, hemos de reconocer que se trata de un constructo teórico todavía no suficientemente validado, y no se ha realizado todavía un esfuerzo por consensuar una definición operativa que sea de utilidad en la clínica y en la investigación, observando que cada autor arrastra el concepto hacia sus presupuestos de partida. Esta reflexión está en concordancia con las afirmaciones de Fodor [202], que sugiere que los procesos de pensamiento de alto nivel, como los implicados en el razonamiento, la toma de decisiones, la formación de creencias, etc., no son modulares, por lo que no son susceptibles de investigación científica.

Los diferentes modelos expuestos en esta revisión nos llevan a plantear la posibilidad de que cuando dos profesionales se refieran al concepto de funciones ejecutivas, tal vez no se estén refiriéndose a lo mismo, en la medida en que cada uno de ellos haya bebido de diferentes fuentes conceptuales. Reconocer las funciones ejecutivas desde el modelo de la memoria de trabajo de Baddeley, desde el modelo jerarquizado de las funciones mentales de Stuss y Benson, desde la hipótesis del marcador somático de Damasio o desde el SAS de Norman y Shallice supone acercarse a una misma realidad desde perspectivas diferentes, obviando una parte de esa realidad, lo que puede compararse con la historia del elefante y los cuatro hombres ciegos [203] (el hombre ciego que se acerca y toca la trompa dirá que el elefante es como una serpiente pitón, otro que toca la pata afirmará que el elefante es como una columna, un tercero que se acerque y palpe la cola aseverará que los elefantes son como una fusta, etc.).

Esta revisión ha tratado de poner de relieve algunos de los problemas conceptuales que se plantean cuando uno desea acercarse al conocimiento de la neuropsicología de las funciones ejecutivas. Al contrario que en la neuropsicología 'clásica', no han podido desarrollarse modelos con capacidad predictiva. Los intentos de anclaje en modelos funcionales o en la localización cerebral terminan siendo sustituidos por constructos de corte psicologicista, demasiado distantes a la neuropsicología tal y como la entendemos. Este proceso de descripción y defi-

nición comporta pérdidas y transformaciones de información mediadas por teorías o presupuestos de los que no es necesario ser consciente.

Sin duda es cierto que conocemos mucho de moléculas, neuronas y circuitos, pero nadie podría discutir, al mismo tiempo, que también desconocemos verdaderamente cómo funciona el cerebro. Esto ha dado pie a esa intuición que no está claramente formulada, denominada funciones ejecutivas, y que trata de desvelar, en el fondo, la lógica de los procesos cerebrales que subyacen a los procesos mentales. Como señala Habel (citado por Mora) [204], 'las neurociencias están faltas de una auténtica revolución, de la aparición de una gran teoría o descubrimiento, de un *turning point* que ilumine y oriente las investigaciones en una dirección novedosa, algo así como lo ocurrido en otras ciencias con los hallazgos de Copérnico, Newton, Einstein o Watson y Crick'.

Era el verano de 1848 cuando Harlow describió el caso de Phineas Gage [205], un trabajador eficiente y capaz que tras sufrir un accidente que afectó a la región frontal de su cerebro experimentó graves cambios en su personalidad. Este hecho deja entrever que hay sistemas en el cerebro humano dedicados al razonamiento y a las dimensiones personales y sociales del individuo. Después de siglo y medio, múltiples casos como el de Phineas Gage nos indican que algo en el cerebro humano concierne a la condición humana, como la capacidad de anticipar el futuro, de actuar en un mundo social complejo, el conocimiento de uno mismo y de los demás, y el control de la propia existencia. Tal vez la definición de las funciones ejecutivas no es más que el inicio de un largo camino hacia lo desconocido.

Bibliografía

1. Carter AC, MacDonald P, Botvinick M, et al. Parsing executive processes: strategic vs. evaluative functions of the anterior cingulate cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2000; 97: 1944-8.
2. Feinberg TE, Farah MJ. The development of modern behavioral neurology and neuropsychology. In Feinberg TE, Farah MJ, eds. *Behavioral neurology and neuropsychology*. New York: McGraw-Hill; 1997.
3. Baddeley A, Della Sala S, Papagno C, et al. Testing central executive with a pencil and paper test. In Rabbitt P, ed. *Methodology of frontal and executive function*. Hove, UK: Psychology Press; 1997.
4. Goldman-Rakic MD. The frontal lobe: uncharted provinces of the brain. *Trends Neurosci* 1984; 7: 425-9.
5. Price BH, Daffner KR, Stowe RM, et al. The comportamental learning disabilities of early lobe damage. *Brain* 1990; 113: 1383-93.

6. Pelegrín C, Tirapu J. Neuropsiquiatría del daño prefrontal traumático. *Monografías de psiquiatría* 1995; 7: 11-21.
7. Tirapu J, Muñoz-Céspedes JM, Pelegrín C. Funciones ejecutivas: necesidad de una integración conceptual. *Rev Neurol* 2002; 34: 673-85.
8. Shallice T. Specific impairments of planning. *Philos Trans Royal Soc Lond* 1982; 298: 199-290.
9. Luria AR. *El cerebro en acción*. 5 ed. Barcelona: Martínez-Roca; 1988.
10. Luria A, Pribram KM, Homskey ED. An experimental analysis of the behavioral disturbance produced by a left frontal arachnoidal endothelioma. *Neuropsychologia* 1964; 2: 257-80.
11. Lezak MD. Relationship between personality disorders, social disturbances and physical disability following traumatic brain injury. *J Head Trauma Rehabil* 1987; 2: 57-69.
12. Lezak MD. The problem of assessing executive functions. *Int J Psychol* 1982; 17: 281-97.
13. Junqué C, Barroso J. *Neuropsicología*. Madrid: Síntesis; 1994.
14. Sholberg MM, Mateer CA. Remediation of executive functions impairments. In Sholberg MM, Mateer CA, eds. *Introduction to cognitive rehabilitation*. New York: Guilford Press; 1989.
15. Bechara A, Damasio H, Damasio AR. Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cereb Cortex* 2000; 10: 295-307.
16. Cummings JL. Frontal subcortical circuits and human behaviour. *Arch Neurol* 1993; 50: 873-80.
17. Fuster JM. *The prefrontal cortex: anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobe*. 2 ed. New York: Raven Press; 1989.
18. Rylander G. Personality changes after operation on the frontal lobes, a clinical study of 32 cases. *Acta Psychiatr Neurol* 1939; 30: 3-327.
19. Stern RA, Prohasca ML. Neuropsychological evaluation of executive function. In Dickstein LJ, Riba MB, Oldham JM, eds. *Review of psychiatry: neuropsychiatry for clinicians*. Washington: American Psychiatric Press; 1996.
20. Malloy PF, Aloia M. Frontal lobe dysfunction in TBI. *Semin Clin Neuropsychiatry* 1998; 3: 186-94.
21. Baddeley AD. *Working memory*. Oxford: Clarendon Press; 1986.
22. Baddeley AD, Wilson BB. Frontal amnesia and dysexecutive syndrome. *Brain Cogn* 1988; 7: 212-30.
23. Muñoz-Céspedes JM, Tirapu J. *Rehabilitación neuropsicológica*. Madrid: Síntesis; 2001.
24. Benson DF, Miller BL. Frontal lobes: clinical and anatomic aspects. In Feinberg TE, Farah MJ, eds. *Behavioral neurology and neuropsychology*. New York: McGraw-Hill; 1997.
25. Anderson CV, Bigler ED, Blatter DD. Frontal lobe lesion, diffuse damage, and neuropsychological functioning in TBI patients. *J Clin Neuropsychol* 1995; 17: 900-8.
26. Ashley MJ, Krych DK, Fontaine A, et al. Functional anatomy of neuropsychological deficits after TBI. *Neurology* 1999; 53: 1963-8.
27. Leskela M, Heitanen M, Kalska H, et al. Executive functions and speed of mental processing in elderly patients with frontal or no frontal ischemic stroke. *Eur J Neurol* 1999; 6: 653-61.
28. Birkett DP. *The psychiatry of stroke*. Washington: American Psychiatric Press; 1996.
29. Huber SJ, Shuttleworth EC, Paulson GW, et al. Cortical versus subcortical dementia: neuropsychological differences. *Arch Neurol* 1986; 43: 392-4.
30. Brown RE, Marsden CD. Subcortical dementia: the neuropsychological evidence. *Neuroscience* 1988; 25: 363-87.
31. Foong J, Rozewicz L, Quaghebeur G, et al. Executive function in multiple sclerosis. The role of frontal lobe pathology. *Brain* 1997; 120: 15-26.
32. Beatty WW. Memory and frontal lobe dysfunction in multiple sclerosis. *J Neurol Sci* 1993; 115: S38-41.
33. Borstein RA. Neuropsychological performance in adults with Tourette's syndrome. *Psychiatry Res* 1991; 37: 229-36.
34. Cuesta M, Peralta V, Zarzuela A. Alteraciones cognitivas: una realidad en el trastorno esquizofrénico. *Anales de Psiquiatría* 1998; 14: 11-25.
35. Frith C. Functional imaging and cognitive abnormalities. *Lancet* 1995; 346: 615-20.
36. Insel TR, Donnelly EF, Lalakea ML, et al. Neurological and neuropsychological studies of patients with OCD. *Biol Psychiatry* 1983; 18: 741-50.
37. Head D, Bolton D, Hymas N. Deficits in cognitive shifting ability in patients with OCD. *Biol Psychiatry* 1989; 25: 929-37.
38. Raine A, Buchsbaum M, LaCasse L. Brain abnormalities in murderers indicated by PET. *Biol Psychiatry* 1997; 42: 495-508.
39. Deckel AW, Hesselbrock V, Basuer L. Antisocial personality disorder, childhood delinquency, and frontal brain functioning: EEG and neuropsychological findings. *J Clin Psychol* 1996; 52: 639-50.
40. Bennetto L. Intact and impaired memory functions in autism. *Child Dev* 1996; 67: 1816-35.
41. Dery M, Toupin J, Pauze R, et al. Neuropsychological characteristics of adolescents with conduct disorder: association with attention deficit hyperactivity and aggression. *J Abnorm Child Psychol* 1999; 27: 225-36.
42. Barkley RA. Behavioural inhibition, sustained attention and executive functions: constructing a unifying theory of ADHD. *Psychol Bull* 1997; 121: 65-94.
43. Stuss DT, Benson DF. *The frontal lobes*. New York: Raven Press; 1986.
44. Stuss DT, Benson DF. Neuropsychological studies of the frontal lobes. *Psychol Bull* 1984; 95: 3-28.
45. Stuss DT. Self, awareness and the frontal lobes: a neuropsychological perspective. In Goethaals GR, Straus J, eds. *The self: an interdisciplinary approach*. New York: Springer-Verlag; 1984.
46. Sholberg MM, Mateer CA, Stuss DT. Contemporary approaches to the management of executive control dysfunction. *J Head Trauma Rehabil* 1993; 8: 45-58.
47. Stuss DT. Biological and psychological development of executive functions. *Brain Cogn* 1992; 20: 8-23.
48. Stuss DT, Alexander MP. Executive functions and the frontal lobes: a conceptual view. *Psychol Res* 2000; 63: 289-98.
49. Craik FMI, Jacoby L. A process view of shorten retention. In Restle F, Shiffrin R, Castellan NJ, et al, eds. *Cognitive theory*. Vol. 1. Hillsdale, NJ: Erlbaum; 1975.
50. Goldberg E. *Cerebro ejecutivo*. Barcelona: Crítica; 2002.
51. Baddeley AD, Hitch GJ. Working memory. In Bower GA, ed. *The psychology of learning and cognition*. New York: Academic Press; 1974.
52. Baddeley AD. *Human memory. Theory and practice*. San Francisco: Taylor & Francis; 1997.
53. Baddeley AD. The episodic buffer: a new component of working memory. *Trends Cogn Sci* 2000; 4: 417-23.
54. Baddeley AD, Hitch GJ. Developments in the concept of working memory. *Neuropsychology* 1994; 8: 484-93.
55. Baddeley AD. Memory theory and memory therapy. In Wilson BA, Moffat N, eds. *Clinical management of memory problems*. London: Chapman & Hall; 1992.
56. Baddeley AD, Della Sala S. Working memory and executive control. In

- Roberts AC, Robbins TW, Weiskrantz L. The frontal cortex: executive and cognitive functions. Oxford: Oxford University Press; 1998.
57. Logie RH, Cubelli R, Della Sala S, et al. Anarthria and verbal short-term memory. In Crawford J, Parker D. *Developments in clinical and experimental neuropsychology*. New York: Plenum Press; 1988.
 58. Baddeley AD. Working memory or working attention? In Baddeley AD, Weiskrantz L. *Attention: selection, awareness and control*. A tribute to D. Broadbent. Oxford: Clarendon Press; 1993.
 59. Goldman-Rakic PS. Topography of cognition: parallel distributed networks in primate association cortex. *Annu Rev Neurosci* 1988; 11: 137-56.
 60. 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. *The frontal cortex: executive and cognitive functions*. Oxford: Oxford University Press; 1998.
 61. Goldman-Rakic PS. The frontal lobes: uncharted provinces of the brain. *TINS* 1984; 7: 425-9.
 62. Goldman-Rakic PS. Circuitry of primate prefrontal cortex and regulation of behaviour by representational memory. In Plum F, Mountcastle V, eds. *Handbook of physiology, the nervous system*. Bethesda, MD: American Physiological Society; 1987.
 63. Fletcher PC, Henson RN. Frontal lobes and human memory: insights from functional neuroimaging. *Brain* 2001; 124: 849-81.
 64. Petrides M. Frontal lobes and memory. In Boller F, Grafman J, eds. *Handbook of neuropsychology*. Amsterdam: Elsevier; 2000.
 65. Millar S. Memory in touch. *Psicothema* 1999; 11: 747-67.
 66. Cabeza R, Dolcos F, Graham R, et al. Similarities and differences in the neural correlates of episodic memory retrieval and working memory. *Neuroimage* 2002; 16: 317-30.
 67. Manoach DS, Schlaug G, Siewert B, et al. Prefrontal cortex fMRI signal changes are correlated with working memory load. *Neuroreport* 1997; 8: 545-9.
 68. Rypma B, D'Esposito M. The roles of prefrontal brain regions in components of working memory: effects of memory load and individual differences. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1999; 96: 6558-63.
 69. Rypma B, Prabhakaran V, Desmond JE, et al. Load-dependent roles of frontal brain regions in the maintenance of working memory. *Neuroimage* 1999; 216-26.
 70. Sternberg S. High speed scanning in human memory. *Science* 1966; 153: 652-4.
 71. 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.
 72. Postle BR, Berger JS, Goldstein JH, et al. Behavioural and neuropsychological correlates of episodic encoding, proactive interference and list length effects in a span verbal working memory task. *Affect Behav Neurosci* 2001; 1: 10-21.
 73. Edelman N, Tononi G. *El universo de la conciencia*. Barcelona: Crítica Drakontos; 2002.
 74. LeDoux J. *El cerebro emocional*. Barcelona: Planeta; 1999.
 75. Hawkins J, Blakeslee S. *Sobre la inteligencia*. Madrid: Espasa-Calpe; 2004.
 76. Norman DA, Shallice T. Attention to action: willed and automatic control of behaviour. Center for Human Information Processing. In Davidson RJ, Schwartz GE, Shapiro D, eds. *Consciousness and autoregulation*. Vol. 4. New York: Plenum Press; 1999.
 77. Norman DA, Shallice T. Attention to action: willed and automatic control of behaviour. In Davidson RJ, Schwartz GE, Shapiro D, eds. *Consciousness and self-regulation*. New York: Plenum Press; 1986.
 78. Shallice T. *From neuropsychology to mental structure*. Cambridge: Cambridge University Press; 1988.
 79. Shallice T, Burgess PW. Deficits in strategy application following frontal lobe damage in man. *Brain* 1991; 114: 727-41.
 80. Damasio AR. *Descartes' error. Emotion, reason and the human brain*. New York: Putnam's Sons; 1994.
 81. Damasio AR, Tranel D, Damasio H. Individuals with sociopathic behaviour caused by frontal damage fail to respond autonomously to social stimuli. *Behav Brain Res* 1990; 41: 81-94.
 82. Damasio AR, Tranel D, Damasio H. Somatic markers and the guidance of behaviour: theory and preliminary testing. In Levin HS, Eisenberg HM, Benton AL, eds. *Frontal lobe function and dysfunction*. Oxford: Oxford University Press. 1991.
 83. Damasio AR, Damasio H. Cortical systems for retrieval of concrete knowledge: the convergence zone framework. In Koch C, ed. *Large-scale neuronal theories of the brain*. Cambridge: MIT Press; 1995.
 84. 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*. Oxford: Oxford University Press; 1998.
 85. Bechara A, Damasio H, Damasio AR. Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cereb Cortex* 2000; 10: 295-307.
 86. Bechara A, Damasio AR, Damasio H, et al. Insensitivity to future consequences following damage to human prefrontal cortex. *Cognition* 1994; 50: 7-15.
 87. Bechara A. Decision making, impulse control and loss of willpower to resist drugs: a neurocognitive perspective. *Nat Neurosci* 2005; 8: 1458-63.
 88. Martínez-Selva JM, Sánchez-Navarro JP, Bechara A, et al. Mecanismos cerebrales de la toma de decisiones. *Rev Neurol* 2006; 42: 411-8.
 89. *Wechsler Memory Scale (WMS-III)*. London: The Psychological Corporation; 1998.
 90. Sternberg S. Memory-scanning mental processes revealed by reaction-time experiments. *Am Sci* 1969; 57: 421-57.
 91. Fletcher PC, Henson RNA. Frontal lobes and human memory. *Brain* 2001; 124: 849-81.
 92. Baddeley A. Fractionating the central executive. In Stuss D, Knight R, eds. *Principles of frontal lobe function*. Oxford: Oxford University Press; 2002.
 93. Rey A. *Test de copie et de la reproduction de mémoire des figures géométriques complexes*. Paris: CPA; 1959.
 94. Thurstone LL. *Thurstone word fluency test*. Chicago: Science Research Associates; 1962.
 95. Stroop JR. Studies of interference in serial verbal reactions. *J Exp Psychol* 1935; 18: 643-62.
 96. Christensen AL. *El diagnóstico neuropsicológico de Luria*. Madrid: Aprendizaje Visor; 1986.
 97. Heaton RK, Chelune GJ, Talley JL, et al. *Wisconsin Card Sorting Test*. Odessa, FL: Psychological Assessment Resources; 1993.
 98. Alderman N, Burgess P, Emslie H, et al. *Behavioural Assessment of Dysexecutive Syndrome (BADS)*. Fletpton: Thames Valley Test; 1996.
 99. Simon HA. The functional equivalence of problem solving skill. *Cognit Psychol* 1975; 7: 268-88.
 100. Mesulam MM. Frontal cortex and behavior. *Ann Neurol* 1986; 19: 320-5.

101. Reitan RM. Validity of the TMT as an indicator of organic brain damage. *Percept Mot Skills* 1958; 4: 271-6.
102. Jones-Gottman M. Design Fluency Test: the invention of nonsense drawings after focal cortical lesions. *Neuropsychologia* 1977; 15: 653-74.
103. Eslinger PJ, Damasio AR. Severe disturbance of higher cognition after bilateral frontal lobe ablation: patient EVR. *Neurology* 1985; 35: 1731-41.
104. Saver JL, Damasio AR. Preserved access and processing of social knowledge in a patient with acquired sociopathy due to ventromedial frontal damage. *Neuropsychologia* 1991; 29: 1241-9.
105. Anderson SW, Damasio H, Dallas-Jones R, et al. WCST performance as a measure of frontal lobe damage. *J Clin Exp Neuropsychol* 1991; 13: 909-22.
106. Ellis AW, Young AW. *Neuropsicología cognitiva humana*. Barcelona: Masson; 1992.
107. Acker MB. A review of the ecological validity of neuropsychological test. In Tupper DE, Cicerone KD, eds. *The neuropsychology of every day life: assessment and basic competences*. New York: Kluwer Academic Publishers; 1990.
108. Delis DC, Squire LR, Bihrl A. Componential analysis of problem solving ability: performance of patients with frontal lobe damage and amnesic patients on a new sorting test. *Neuropsychologia* 1992; 30: 683-97.
109. Baddely A, Della Sala S, Papagno C, et al. Dual-task performance in dysexecutive and nondysexecutive patients with a frontal lesion. *Neuropsychology* 1997; 11: 187-94.
110. Vilkki J, Virtanen S, Surma-Aho O, et al. Dual task performance after focal cerebral lesions and closed head injuries 1996; 34: 1051-6.
111. Goldberg E, Podell K. Adaptive decision making, ecological validity and the frontal lobes. *J Clin Exp Neuropsychol* 2000; 22: 56-68.
112. Goel V, Grafman J, Tajik J, et al. A study of the performance of patients with frontal lobe lesions in a financial planning task. *Brain* 1997; 120: 1805-22.
113. Mecklinger A, Von Cramon DY, Springer A, et al. Executive control functions in task switching: evidence from brain injured patients. *J Clin Exp Neuropsychol* 1999; 21: 606-19.
114. Wang PL, Ennis KE. Competency assessment in clinical populations: an introduction to the Cognitive Competency Test. In Uzzell B, Gross Y, eds. *Clinical neuropsychology of intervention*. Boston: Martins Nijhoff; 1986.
115. Pelegrín Valero C. *Neuropsiquiatría del daño prefrontal en los TCE: validación española de la entrevista de Iowa [tesis doctoral]*. Zaragoza: Facultad de Medicina; 1995.
116. Levin HS, High WM, Goethe KE, et al. The neurobehavioral rating scale: assessment of the behavioural sequelae of head injury by the clinician. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 1987; 50: 183-93.
117. Muñoz-Céspedes JM, Miguel-Tobal JJ, Cano A. Evaluación de las alteraciones emocionales en personas con TCE. *Psicothema* 2000; 12: 99-106.
118. Cripe LI. The ecological validity of executive function testing. In Sbordone RJ, Long CJ, eds. *Ecological validity of neuropsychological testing*. Florida: GR Press/Lurie Press; 1996.
119. Osaka N. Working memory based consciousness. In Osaka N, ed. *Neural basis of consciousness*. Amsterdam: John Benjamin Publishers; 2003.
120. Osaka N, Osaka M, Kondo H, et al. The neural basis of executive function in working memory: an fMRI study based in individual differences. *Neuroimage* 2004; 21: 623-31.
121. Kane MJ, Ingle RW. The role of prefrontal cortex in working memory capacity, executive attention and general fluid intelligence: an individual-differences perspective. *Psychol Bull* 2002; 9: 637-91.
122. Engle RW, Tuholski SW, Laughlin JE, et al. Working memory, short-term memory and general fluid intelligence: a latent variable approach. *J Exp Psychol* 1999; 128: 309-31.
123. Rypma B, Prabhakaran V, Desmond JE, et al. Load dependent roles of frontal brain regions in the maintenance of working memory. *Neuroimage* 1999; 9: 216-26.
124. Rypma B, D'Esposito M. The roles of prefrontal brain regions in components of working memory: effects of memory load and individual differences. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1999; 96: 6558-63.
125. Manoach DS, Schlag G, Siewert B, et al. Prefrontal cortex fMRI signal changes are correlated with working memory load. *Neuroreport* 1997; 8: 545-9.
126. Cowan N. The magical number 4 in short term memory: a reconsideration of mental storage capacity. *Behav Brain Sci* 2000; 24: 87-185.
127. Bunge SA, Klinberg T, Jacobson RB, et al. A resource model of the neural basis of executive working memory. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2000; 97: 3573-8.
128. Smith EE, Jonides J. Storage and executive processes in the frontal lobes. *Science* 1999; 283: 1657-61.
129. Braver TS, Cohen JD, Nystrom LE, et al. A parametric study of PFC involvement in human working memory. *Neuroimage* 1997; 5: 49-62.
130. Owen AM, Stern CE, Look RB, et al. Functional organization of spatial and nonspatial working memory processing within human lateralprefrontal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1998; 95: 7721-6.
131. Smith EE, Jonides J, Koeppe RA. Dissociating verbal and spatial working memory using PET. *Cereb Cortex* 1996; 6: 11-20.
132. D'Esposito M, Postle BR, Ballard D, et al. Maintenance versus manipulation of information held in working memory: an event related fMRI study. *Brain Cogn* 1999; 41: 66-86.
133. Postle BR, Berger JS, Goldstein JH, et al. Behavioural and neuropsychological correlates of episodic encoding, proactive interference and list length effects in a span verbal working memory task. *Affect Behav Neurosci* 2001; 1: 10-21.
134. Tsukiura T, Fujii T, Takahashi T, et al. Neuroanatomical discrimination between manipulating and maintaining processes involved in verbal working memory: a functional MRI study. *Brain Res Cogn Brain Res* 2001; 11: 13-21.
135. Wagner AD, Maril A, Bjork RA, et al. Prefrontal contributions to executive control: fMRI evidence for functional distinction within lateral prefrontal cortex. *Neuroimage* 2001; 14: 1337-47.
136. Jonides J, Schumacher EH, Smith EE, et al. Verbal working memory load affects regional brain activation as measured by PET. *J Cogn Neurosci* 1997; 9: 462-75.
137. Schumacher EH, Lauber E, Awh E, et al. PET evidence for an amodal verbal working memory system. *Neuroimage* 1996; 3: 79-88.
138. Veltman DJ, Rombouts S, Dolan DJ. Maintenance versus manipulation in verbal working memory revisited. And fMRI study. *Neuroimage* 2003; 18: 247-56.
139. Miller EK. The prefrontal cortex: no simple matter. *Neuroimage* 2000; 11: 447-50.
140. Bench CJ, Frith PM, Grasby KJ, et al. Spatial working memory in human extrastriate cortex. *Physiol Behav* 2002; 77: 621-7.
141. Larrue V, Celsis P, Bes A, et al. The functional anatomy of attention in

- humans: cerebral blood flow changes induced by reading, naming and the Stroop effect. *J Cereb Blood Flow Metab* 1994; 14: 958-62.
142. Pardo JV, Pardo PJ, Janer KW, et al. The anterior cingulate cortex mediates processing selection in the Stroop attentional conflict paradigm. *Proc Natl Acad Sci U S A* 1990; 87: 256-9.
 143. Bush G, Whalen PJ, Rossen BR, et al. The counting Stroop: an interference task specialized for functional neuroimaging: validation study for functional MRI. *Hum Brain Mapp* 1998; 6: 270-82.
 144. Taylor SF, Kornblum S, Lauber EJ, et al. Isolation of specific interference processing in the Stroop task: PET activation study. *Neuroimage* 1997; 6: 81-92.
 145. Zysset S, Muller K, Lohmann G, et al. Colour word matching Stroop task: separating interference and response conflict. *Neuroimage* 2001; 13: 29-36.
 146. Brass M, Zysset S, Von Cramon DY. The inhibition of imitative response tendencies. *Neuroimage* 2001; 14: 1416-23.
 147. Langenecker SA, Nielson KA, Rao SM. fMRI of healthy older adults during Stroop interference. *Neuroimage* 2004; 21: 192-200.
 148. Ruff CC, Woodward TS, Laurens KR, et al. The role of anterior cingulate cortex in conflict processing: evidence from reverse Stroop interference. *Neuroimage* 2001; 14: 1150-8.
 149. Gruber O, Von Cramon DY. Domain-specific distribution of working memory processes along human prefrontal and parietal cortices: a fMRI study. *Neurosci* 2001; 297: 29-32.
 150. Matthews SC, Paulus MP, Simmons AN, et al. Functional subdivisions within anterior cingulate cortex and their relationship to automatic nervous system function. *Neuroimage* 2004; 2: 1151-6.
 151. Adelman NE, Menon V, Blasey CM, et al. A developmental fMRI study of the Stroop colour word task. *Neuroimage* 2002; 16: 61-75.
 152. Fan J, Flombaum JL, McCandliss BD, et al. Cognitive and brain consequences of conflict. *Neuroimage* 2003; 18: 42-57.
 153. Milham MP, Banich MT, Claus ED, et al. Practice related effects demonstrate complementary roles of anterior cingulate cortex and prefrontal cortices in attentional control. *Neuroimage* 2003; 18: 483-93.
 154. Liu X, Banich MT, Jacobson BL, et al. Common and distinct neural substrates of attentional control in an integrated Simon and spatial Stroop task as assessed by event-related fMRI. *Neuroimage* 2004; 2: 1097-106.
 155. Colette F, Van der Linden M. Brain imaging of the central executive component of working memory. *Neurosci Behav Rev* 2002; 26: 105-25.
 156. Rogers RD, Andrews TC, Grasby PM, et al. Contrasting cortical and subcortical activations produced by attentional set shifting and reversal learning. *J Cogn Neurosci* 2000; 12: 142-62.
 157. Nagahama Y, Fukuyama H, Yamauchi H, et al. Cerebral activation during performance of a card sorting test. *Brain* 1996; 119: 1667-75.
 158. Konishi S, Nakayima K, Uchida I, et al. Transient activation of inferior prefrontal cortex during cognitive set shifting. *Nat Neurosci* 1998; 1: 80-4.
 159. Periañez JA, Maestú F, Barceló F, et al. Spatiotemporal brain dynamics during preparatory set shifting: MEG evidence. *Neuroimage* 2004; 21: 687-95.
 160. Dagher A, Owen AM, Boecker H, et al. Mapping of network for planning: a correlational PET activation study with the Tower of London task. *Brain* 1999; 122: 1973-99.
 161. Carlin D, Bonerba J, Phipps M, et al. Planning impairments in frontal lobe dementia and frontal lobe lesions patients. *Neuropsychologia* 2000; 38: 655-65.
 162. Rowe JB, Owen AM, Johnsrude IS, et al. Imaging of mental components of a planning task. *Neuropsychologia* 2001; 39: 315-27.
 163. Owen AM, Downes JJ, Sahakian BJ, et al. Planning and spatial working memory following frontal lobe lesions in man. *Neuropsychologia* 1990; 28: 1021-34.
 164. Dagher A, Owen AM, Boecker H, et al. The role of striatum and hippocampus in planning: a PET study in Parkinson's disease. *Brain* 2001; 124: 1020-32.
 165. Elliot R, Baker SC, Rogers RD, et al. Prefrontal dysfunction in depressed patients performing a complex planning task: a study using PET. *Psychol Med* 1997; 27: 931-42.
 166. Grafman J, Litvan I, Massaquoi S, et al. Cognitive planning deficit in patients with cerebellar atrophy. *Neurology* 1992; 42: 1493-6.
 167. McDonald II, Cohen JD, Stenger VA, et al. Dissociating the role of the dorsolateral prefrontal and anterior cingulate cortex in cognitive control. *Science* 2000; 288: 1835-8.
 168. Bechara A. Neurobiology of decision-making: risk and reward. *Semin Clin Neuropsychol* 2001; 6: 205-16.
 169. Paulus MP, Hozack N, Zauscher B, et al. Prefrontal, parietal and temporal cortex networks underlie decision-making in the presence of uncertainty. *Neuroimage* 2001; 13: 91-100.
 170. Bechara A, Damasio H, Tranel D, et al. Dissociation of working memory from decision making within the human prefrontal cortex. *J Neurosci* 1998; 18: 428-37.
 171. Rogers RD, Everith BJ, Baldacchino A, et al. Dissociable deficits in the decision-making cognition of chronic amphetamine abusers, opiate abusers, patients with focal damage to prefrontal cortex, and tryptophan-depleted normal volunteers: evidence for monoaminergic mechanisms. *Neuropsychopharmacology* 1999; 20: 322-39.
 172. Manes F, Sahakian B, Clark L, et al. Decision-making processes following damage to the prefrontal cortex. *Brain* 2002; 125: 624-39.
 173. Tranel D, Bechara A, Denburg NL. Asymmetric functional roles of right and left ventromedial prefrontal cortices in social conduct, decision-making, and emotional processing. *Cortex* 2002; 38: 589-612.
 174. Clark L, Manes F, Antoun N, et al. The contributions of lesion laterality and lesion volume to decision-making within the human prefrontal cortex. *Neuropsychologia* 2003; 41: 1474-83.
 175. Koechlin E, Basso G, Pietrini P, et al. The role of the anterior prefrontal cortex in human cognition. *Nature* 1999; 399: 148-51.
 176. Koechlin E, Corrado G, Pietrini P, et al. 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.
 177. Miyake A, Friedman NP, Emerson MJ, et al. The unity and diversity of executive functions and their contributions to complex frontal lobe task; a latent variable analysis. *Cogn Psychol* 2000; 41: 49-100.
 178. Miyake A. Assessment of executive functions in clinical settings: problems and recommendations. *Semin Speech Lang* 2000; 21: 169-83.
 179. 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.
 180. Duncan J, Emslie H, Williams P, Johnson R, Freer C. Intelligence and the frontal lobe: the organization of goal-directed behavior. *Cognit Psicol* 1996; 30: 257-303.
 181. Duncan J. Attention, intelligence and the frontal lobes. In Gazzaniga MS, ed. *The cognitive neurosciences*. Cambridge: The MIT Press; 1995. p. 721-33.

182. 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.
183. Duncan J. An adaptive coding model of neural function in prefrontal cortex. *Nat Neurosci* 2001; 2: 820-9.
184. Grafman J. Similarities and distinctions among current models of prefrontal cortical functions. *Ann N Y Acad Sci* 1995; 769: 337-68.
185. 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.
186. 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.
187. Burgess PW, Gilbert SJ, Dumontheil I. The gateway hypothesis of rostral PFC (area 10) function. *Trends Cogn Sci* 2007; 11: 290-8.
188. 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.
189. 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.
190. Mazoyer B, Zago L, Mellet E, et al. Cortical networks for working memory and executive functions sustain the conscious resting state in man. *Brain Res Bull* 2001; 54: 287-98.
191. Landau SM, Schumacher EH, Garavan H, et al. A functional MRI study of the influence of practice on component processes of working memory. *Neuroimage* 2004; 22: 211-21.
192. Taylor SF, Welsh RC, Wager TD, et al. A functional neuroimaging study of motivation and executive functions. *Neuroimage* 2004; 21: 1045-54.
193. Berrios GE, Quemada JI. La neuropsiquiatría del daño cerebral traumático: aspectos conceptuales. *Monografías de Psiquiatría* 1995; 6: 3-11.
194. Montgomery GK. A multi-factor account of disability after brain injury: implications for neuropsychological counselling. *Brain Inj* 1995; 9: 453-69.
195. Carter SC, Mathew MB, Cohen JD. The contribution of the anterior cingulate cortex to executive processes in cognition. *Rev Neurosci* 1999; 10: 49-57.
196. Quintana J, Fuster JM. From perception to action: temporal integrative functions of prefrontal and parietal neurons. *Cereb Cortex* 1999; 9: 213-21.
197. Karatekin C, Lazareff JA, Asarnow RF. Relevance of the cerebellar hemispheres for executive functions. *Pediatr Neurol* 2000; 22: 106-12.
198. Fuster JM. *The prefrontal cortex: anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobe*. New York: Lippincott-Raven; 1997.
199. Faglioni P. The frontal lobe. In Denes G, Pizzamiglio L, eds. *Handbook of clinical and experimental neuropsychology*. New York: Psychology Press/Taylor & Francis; 1999.
200. Cummings JL. Frontal-subcortical circuits and human behaviour. *Arch Neurol* 1993; 50: 873-80.
201. Nemerof CB, Clinton DK, Berns GS. Functional brain imaging: twenty-first century phenology or psychobiological advance for the millennium? *Am J Psychiatry* 1999; 156: 671-3.
202. Fodor JA. *The modularity of mind*. Cambridge: MIT Press; 1983.
203. Rhimer Z. Dysthymic disorder: implications for diagnosis and treatment. *Curr Opin Psychiatry* 1999; 12: 69-75.
204. Mora F. *El problema cerebro-mente*. Madrid: Alianza Editorial; 1995.
205. Harlow JM. Recovery from the passage of an iron bar through the head. *Publ Mass Med Soc* 1868; 2: 327-47.

