

# Electrofisiología de las funciones ejecutivas

J.A. Periañez, F. Barceló

## ELECTROPHYSIOLOGY OF EXECUTIVE FUNCTIONS

**Summary.** Introduction. In neuropsychology, executive functions have been defined as those that coordinate the flow of information processing in the brain. In the last decade its study has undergone an important development, partly due to the use of functional neuroimaging. Development. Electrophysiological techniques have also provided a link between two specific components of the event related brain potential (ERP) and certain control and monitoring processes, as those described in theoretical frameworks of executive functioning (i.e., Norman & Shallice). On the one hand, attentional set shifting paradigms allow us to relate the anteriorly (P3a; latency 300-350 ms) and posteriorly (P3b; latency 450-600 ms) distributed components of the so-called 'novelty P3', with a more general mechanism of attentional set shifting that could account for both stimulus and task novelty. On the other hand, 'error related negativity' (ERN or En) has shown its sensitivity to action-monitoring (i.e., error detection and error correction processes), during the execution of response-selection RT tasks. Conclusions. The comprehension of these two executive processes represents critical aspects in our understanding of brain function, and has direct applications to the design of both theoretical models and assessment and rehabilitation programs for patients with dysexecutive disorders. [REV NEUROL 2004; 38: 359-65]

**Key words.** Action monitoring. Attentional control. ERN. Executive functions. Human electrophysiology. P300.

## INTRODUCCIÓN

El término 'funciones ejecutivas' (FE) es relativamente nuevo en Neuropsicología [1-4] y se usa para describir un amplio grupo de procesos vagamente definidos que se relacionan con actividades como la resolución de problemas, la planificación, la iniciación de conductas, la estimación cognitiva, la inhibición o la memoria prospectiva. Burgess [5] señala que, hasta hace poco, las FE han sido 'la cenicienta' de la Neuropsicología cognitiva. En este sentido, indica que textos ya clásicos de esta disciplina, bien pasan por alto estas funciones [6], o las nombran de forma cautelosa y se refieren a ellas con conceptos muy generales, como el de 'solución de problemas' [7].

Sin embargo, durante la última década ha habido un renovado interés entre los psicólogos y los neurocientíficos hacia dichas funciones. Desde los ámbitos de la investigación básica, las FE serían las que coordinarían el funcionamiento de otros procesos cognitivos, e implicarían a los niveles más elevados de la monitorización y el control del procesamiento de la información [8,9]. Desde las ramas más aplicadas, el término FE permite aunar conceptos como el de volición, planificación, conducta intencionada y ejecución eficaz, y todas ellas son capacidades que permiten a la persona comportarse de manera apropiada, socialmente adaptada y autosuficiente [10]. Históricamente, tales procesos se han ligado a los lóbulos frontales, cuya lesión produce un conjunto de síntomas agrupados bajo los epígrafes de síndrome del lóbulo frontal [11] o síndrome disejecutivo [1].

Quizá uno de los modelos teóricos más aludido en referencia al estudio de las FE sea el propuesto por Norman y Shallice [12-14]. En él, los autores tratan de dar cuenta de la conducta dirigida a metas, el control de la acción y el afrontamiento de

situaciones novedosas. En el corazón del modelo se sitúa la noción de unidad de control de esquema o unidades que controlan acciones reaprendidas específicas. Éstas pueden corresponderse con movimientos explícitos o con la activación de representaciones a largo plazo que guíen la conducta voluntaria. Los estímulos externos serían capaces de poner en marcha tales esquemas, y existiría un mecanismo de control para aquellas ocasiones en las que varios de ellos se activaran de forma simultánea. Norman y Shallice postularon dos tipos de procesos de selección de esquemas, o de control para estas situaciones. Un tipo de proceso de selección, que actuaría de un modo bastante pasivo (planificador de competición, del inglés *contention scheduling*), cumpliría la función de seleccionar del conjunto de esquemas aquellos que resolvieran de un modo más eficaz las demandas de tareas familiares o sencillas. Un segundo mecanismo de selección vendría de la mano del sistema atencional supervisor (SAS), y se encargaría de responder ante situaciones nuevas o altamente complejas, donde la selección de esquemas no es suficiente para satisfacer las demandas de la tarea. Este segundo proceso de selección requeriría, además, la presencia de un mecanismo de retroalimentación encargado de proporcionar información al sistema sobre la adecuación de los esquemas a las demandas de la tarea, y que garantizara la realización de ajustes en caso necesario —procesos de monitorización y compensación de errores— (Fig. 1). De este modo, y pese a que las versiones iniciales del modelo planteaban el SAS como una entidad única, los autores han indicado recientemente que dicho sistema supervisor participaría en al menos ocho procesos diferentes, entre los que se incluirían la memoria operativa, la monitorización, el rechazo de esquemas inapropiados, la generación espontánea de esquemas, la adopción de modos de procesamiento alternativos, el establecimiento de metas, la recuperación de información de la memoria episódica y el marcador de la realización de intenciones demoradas [15].

El uso de técnicas de medición electrofisiológicas, como el EEG y los potenciales evocados (PE) cerebrales han aportado una gran cantidad de información sobre los concomitantes fisiológicos de procesos cognitivos como la atención, la memoria o el lenguaje, ya que su excelente resolución temporal permite

Recibido: 31.05.03. Aceptado: 20.11.03.

Departamento de Psicología. Universitat de les Illes Balears. Palma de Mallorca, España.

Correspondencia: Dr. José A. Periañez, Departamento de Psicología. Facultad de Psicología. Universitat de les Illes Balears. Ctra. Valldemossa, km 7,5. E-07122 Palma de Mallorca. Fax: + 34 971 173 190. E-mail: ja.perianez@uib.es.

© 2004, REVISTA DE NEUROLOGÍA

disociar las operaciones cognitivas en una escala de milisegundos [16]. De esta manera, la combinación de la técnica con las hipótesis y predicciones derivadas de modelos como el de Norman y Shallice, han contribuido a mejorar de manera sensible nuestro conocimiento sobre cómo la actividad de billones de neuronas promueven la consecución de una conducta flexible ante las demandas cambiantes del entorno. A continuación, revisaremos los resultados de dos líneas de trabajo que han supuesto un importante avance en nuestro conocimiento de las bases cerebrales de las FE. En concreto, dichas líneas pivotan sobre dos de los conceptos previamente mencionados: el control y la monitorización. En un primer apartado, señalaremos algunos de los principios de funcionamiento de las técnicas de medición de la actividad eléctrica cerebral. En un segundo apartado, se integrarán los resultados de los principales trabajos que ponen en relación ciertos componentes de los PE con el control y la monitorización, como son la P3 a la novedad y la negatividad relacionada con los errores. En la sección final de esta revisión, mencionaremos algunas de las principales conclusiones que pueden extraerse de los datos presentados con relación al funcionamiento del sistema ejecutivo del cerebro.

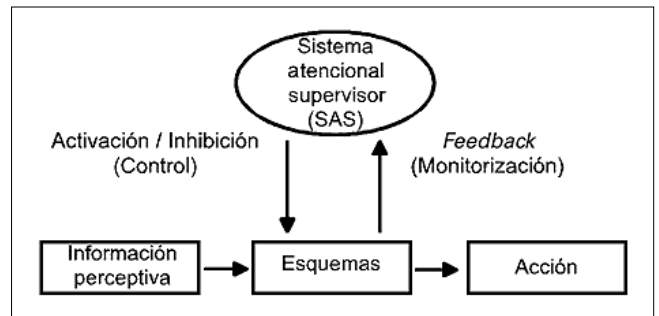
## DESARROLLO

### Principios de electrofisiología

Las células nerviosas generan volúmenes de corriente extracelular mediante los cambios en el potencial de membrana de sus dendritas y sus somas celulares. Los potenciales postsinápticos también generan cambios positivos (excitatorios) y negativos (inhibitorios) en la concentración extracelular de iones. La suma de dicho flujo resulta en potenciales de conducción de volumen que pueden registrarse en el cuero cabelludo, como en el caso del electroencefalograma (EEG). Los PE cerebrales son fluctuaciones de voltaje visibles en el EEG inducidas por los cambios de la actividad del cerebro que se asocian temporalmente a estímulos sensoriales o motores, o a sucesos cognitivos [17]. Los PE proporcionan una medida directa y no invasiva del curso temporal de dicha actividad cerebral, y consisten en una secuencia de fluctuaciones de voltaje positivas y negativas llamadas componentes. Dichos componentes reflejan diferentes procesos sensoriales, motores y cognitivos que se clasifican en función de su distribución en el cuero cabelludo, su respuesta a las variables experimentales, su polaridad (positiva o negativa) y su latencia. Además de esta información temporal, una onda o componente puede caracterizarse cuantitativamente mediante tres dimensiones: amplitud, latencia y distribución en el cuero cabelludo. La amplitud proporciona un indicador de la extensión de la actividad neural; la latencia, o el momento temporal en el que el pico de amplitud tiene lugar, aporta información sobre el curso temporal de dicha activación, y la distribución por el cuero cabelludo proporciona información del gradiente de voltaje de un componente en un momento temporal concreto, y suele relacionarse con las estructuras anatómicas subyacentes [18,19].

### PE y procesos de control

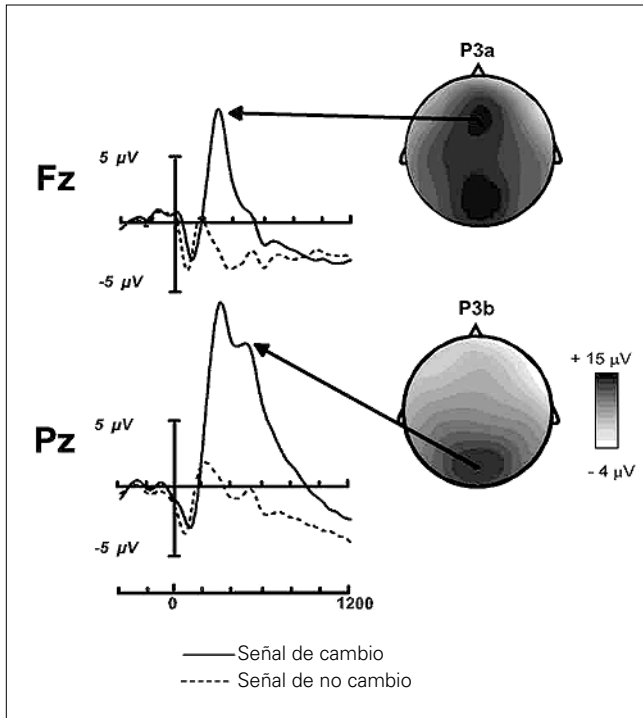
La capacidad de detectar cambios en el entorno y responder a ellos de manera flexible ha sido una importante área de interés en Psicofisiología. Dicha habilidad supone la existencia de procesos de control cerebral capaces de generar conductas adaptativas ante situaciones novedosas. La publicación a mediados de de la década de 1970 de dos trabajos [20,21], desveló la relación



**Figura 1.** Ilustración simplificada del modelo de Norman y Shallice en una de sus formulaciones iniciales [adaptado de 12]. Mientras que los procesos de control se corresponderían con los procesos de activación e inhibición de esquemas propuestos por el modelo, los procesos de monitorización se representarían por la realimentación del sistema al SAS.

entre un componente de los PE y la presentación de eventos novedosos en el ambiente. Para ello, los investigadores emplearon un paradigma experimental denominado paradigma *oddball* de novedad. Dicho paradigma es una modificación de las tareas *oddball* clásicas de detección de estímulos, en las que se presenta a los sujetos un estímulo frecuente o estándar, que debe ignorarse, y un estímulo diana u *oddball* infrecuente, al que los sujetos deben responder. En las tareas *oddball* de novedad entra en juego un tercer estímulo denominado novedoso, que aparece de forma inesperada en medio de la secuencia de estímulos estándar y *oddball*. Mientras que la actividad cerebral producida por la detección de estímulos *oddball* generaba un gran pico positivo denominado P300, de amplitud máxima localizada en las regiones parietales entre los 300-350 ms posteriores a la aparición del estímulo [22], el estímulo novedoso generaba un pico similar al anterior, denominado P3a, pero diferente en tres aspectos: tenía una distribución frontocentral, aparecía entre 60 y 80 ms antes que el componente P300, y se habituaba con rapidez a lo largo de las 5-10 presentaciones siguientes. De este modo, la onda P3a se ha propuesto como un indicador del cambio involuntario de la atención ante estímulos novedosos o inesperados [20,23].

Junto con la onda P3a, hay otro componente de los PE, llamado P3b, que suele asociarse frecuentemente a la aparición de eventos infrecuentes pero relevantes para la tarea o estímulos que implican la toma de decisiones [24,25]. Ambas ondas pueden aparecer, a la vez, ante dichos estímulos, y se denominan en estos casos el aspecto anterior y posterior del componente P3 a la novedad (del inglés, *novelty* P3). La onda P3a tiende a aparecer de forma más temprana que la P3b (latencia 450-600 ms). Además, la distribución espacial del pico de la onda P3a tiende a ser frontocentral, mientras que el de la P3b se muestra más posterior. Sin embargo, hoy en día se desconoce el significado funcional preciso de ambos picos, y hasta qué punto los procesos implicados en la modulación del componente P3b son distintos o no de los reflejados por el componente P300. La incertidumbre, la expectación, la probabilidad del estímulo o la probabilidad subjetiva son algunos de los constructos y características clásicamente asociados a la modulación de la amplitud y la latencia de la onda P3b. Entre las teorías esbozadas para explicar el significado funcional de este componente se ha propuesto la hipótesis de la clausura de una época de procesamiento de estímulos voluntarios en el córtex de asociación [26], desde la cual el componente P3b reflejaría un proceso de inhibi-



**Figura 2.** Representación en los ejes cartesianos de los componentes P3a, con un máximo en el electrodo Fz (figura superior izquierda), y P3b, con un máximo en el electrodo Pz (figura inferior izquierda), junto con sus respectivos topogramas (derecha). En la figura se comparan los patrones de actividad cerebral en respuesta a los ensayos precedidos por un tono que indicaba la necesidad de cambiar de criterio atencional (línea continua), frente a los ensayos en los que el sujeto debía clasificar por el mismo criterio que en ensayos previos (línea discontinua).

ción de la actividad de las regiones implicadas en el procesamiento de los estímulos esperados. Otra de las teorías más importantes entiende el componente P3b como un índice de la actualización de los circuitos corticolímbicos implicados en el procesamiento atencional y de la memoria operativa [27,28]. En una reciente revisión sobre el tema [29], los autores tratan de explicar el significado funcional de la aparición conjunta y asincrónica de los componentes P3a y P3b en los paradigmas de novedad. Una de las principales conclusiones a este respecto, pone de manifiesto que el aspecto frontal de la onda P3 a la novedad podría reflejar procesos conscientes relacionados con la respuesta de orientación o el cambio involuntario de la atención. En este sentido, se indica que la reducción de la amplitud de la onda con la experiencia apoya esta idea, puesto que una vez que el estímulo se ha categorizado como nuevo, tal mecanismo de orientación deja de ser necesario durante las presentaciones sucesivas. Por su parte, dos hechos apuntan a la implicación de la onda P3b en los procesos de categorización y memoria operativa: por un lado, el hecho de que dicha onda no varíe con la misma rapidez con que lo hace la P3a, pese a la presentación repetida de los estímulos, y, por otro, el cambio de distribución espacial del componente en el cuero cabelludo (más posterior), en relación con el aumento del número de estímulos novedosos experimentados.

Sin embargo, y pese a que diversos trabajos han apuntado la relación entre la generación del componente P3a y las estructuras frontales, ha sido recientemente cuando el uso de los denominados paradigmas de cambio de *set* atencional han permitido

poner de manifiesto la vinculación entre dicho componente y los procesos de control ejecutivo [30-33]. Tanto en las actividades de la vida cotidiana como en el contexto del laboratorio, los sujetos deben adoptar con frecuencia un *set* de tarea (del inglés *task-set*) o *set* cognitivo. Lo que esto implica es establecer una correspondencia entre determinados eventos estímulares y determinadas respuestas. Un ejemplo cotidiano sobre el establecimiento de un *set* de tarea podría ser la acción de pulsar el botón de 'suprimir' de nuestro ordenador, al revisar los correos electrónicos que ya se han leído. Sin embargo, para que la conducta de un sujeto sea adaptativa, es necesario un sistema de control ejecutivo que le permita reconfigurar un determinado *set* que previamente había sido útil, para así responder de manera flexible a las demandas novedosas o cambiantes del entorno. En nuestro ejemplo, dicho control se necesitaría cuando, tras haber borrado cinco de los mensajes ya leídos, encontráramos un mensaje con un importante fichero adjunto que debemos conservar en otra carpeta. En términos del modelo de Norman y Shallice [13], la adopción de un *set* de tarea sería, en condiciones normales, una labor automática desempeñada por el planificador de competición, en el que las distintas asociaciones entre los estímulos ambientales y los esquemas de acción almacenados competirían hasta que el más dominante se impusiera –la utilización reciente del esquema y la relevancia son algunas de las variables que determinarían el resultado de la competición–. El SAS entraría en funcionamiento en aquellas situaciones novedosas en las que ningún *set* de tarea surgiera como ganador, o cuando el que se empleara fuera inadecuado. Los trabajos de Allport, Rogers y Monsell [34-36] constituyen un ejemplo de qué tipo de tareas son sensibles a estos procesos, y han establecido cómo la ejecución de los sujetos durante dichas situaciones de cambio de *set* de tarea experimenta un 'coste de respuesta' en términos tanto de ralentización en los tiempos de reacción como de empeoramiento en la ejecución.

El WCST también ha sido considerado por muchos autores como un paradigma válido para el estudio de los cambios de *set* asociados a demandas novedosas de la tarea [37-41]. En esta tarea, los sujetos deben emparejar consecutivamente las tarjetas de un mazo con una de las cuatro tarjetas de referencia, según una de las tres posibles dimensiones estímulares: color, número o forma de los elementos de las tarjetas. El cambio de *set* atencional tiene lugar cuando, tras emparejar un número determinado de tarjetas de acuerdo con uno de los criterios, un sonido informa a los sujetos de que deben cambiar la regla de clasificación que empleaban. El uso de una versión de la prueba especialmente diseñada para el registro simultáneo de los PE nos ha permitido demostrar la relación entre el proceso de cambio de *set* atencional y los componentes P3a y P3b generados por la aparición de la señal de cambio [33]. En este sentido, la P3a anterior parece especialmente relacionada con el proceso ejecutivo de cambio de *set* propiamente dicho y, en términos neurales, podría representar la señal de activación de otras áreas cerebrales, para que todas las dimensiones relevantes estuvieran disponibles durante el siguiente emparejamiento (Fig. 2). Por un lado, su amplitud sólo se incrementó durante los ensayos que demandaron un cambio de criterio de clasificación, y no disminuyó al comparar ensayos con idénticas demandas a este respecto; por el otro, la P3a experimentó un brusco decremento en el primer ensayo en el que no hubo cambio y se mostró virtualmente ausente durante el resto de ensayos de la serie. La señal de cambio también generó un aumento en la amplitud de la on-

da P3b en las regiones posteriores del cuero cabelludo. A diferencia de la P3a, la amplitud de la P3b respondió de manera especial a la variación en el número de categorías que debían manipularse en la memoria operativa. De este modo, las condiciones que demandaron la manipulación en la memoria operativa de un mayor número de categorías, generaron componentes de mayor amplitud. Tras la primera señal de no cambio, la P3b disminuyó hasta alcanzar valores cercanos a la línea base.

En términos neurales, dicha actividad podría reflejar el proceso de reconfiguración de las redes neurales implicadas en la codificación de asociaciones entre las categorías perceptivas y los programas motores de respuesta.

Las principales fuentes de evidencia sobre las bases neurales de la respuesta a estímulos novedosos proceden de tres ámbitos distintos: los estudios de pacientes con lesiones cerebrales, los registros de PE intracraneales y los resultados de neuroimagen funcional. Los trabajos de Knight con pacientes con lesiones del córtex prefrontal dorsolateral [23] y de la unión temporoparietal [42], mostraron que el componente P3 a la novedad durante la ejecución de las tareas *oddball* de novedad evidenciaba una importante reducción en ambos casos. Sólo los pacientes con lesión temporoparietal mostraban, a su vez, una reducción en la onda P300 generada por los estímulos diana u *oddball*. Estos datos han sido corroborados, en general, por los resultados de los estudios de registros intracraneales en pacientes epilépticos prequirúrgicos. Por ejemplo, en otro estudio [43] los autores registran la actividad P3a asociada a la activación del córtex frontal y varias regiones de la unión temporoparietal. Por su parte, Baudena et al [44] proporcionan evidencias de actividad en las áreas dorsolaterales prefrontales y orbitofrontales, el córtex cingulado y la circunvolución recta, asociada a la presentación de la onda P3a. Más recientemente, los estudios de neuroimagen funcional con relación a los paradigmas *oddball* de novedad, muestran la activación de un patrón de áreas similares a las señaladas con anterioridad, tanto en la modalidad auditiva como en la visual, entre las que destacarían el córtex prefrontal derecho y el lóbulo parietal inferior derecho [45,46]. En su trabajo de revisión, Friedman et al [29] también mencionan la extensa red neural implicada en las tareas *oddball* de novedad, donde se incluirían, al menos, el córtex prefrontal dorsolateral, el hipocampo, la unión temporoparietal, la circunvolución temporal media y el cíngulo anterior. Por su parte, la unión temporoparietal, la corteza prefrontal dorsolateral y el giro temporal superior en las tareas auditivas, parecen especialmente implicadas en la ejecución de tareas *oddball* clásicas.

### **PE y procesos de monitorización**

Las evidencias de la existencia de un control ejecutivo en el sistema de procesamiento de la información humano derivan, en parte, del hecho de que la conducta del sistema pueda monitorizarse. La monitorización se ha definido como la observación de la actividad en curso para la evaluación de la situación y la detección de errores que permita continuar ejecutando una acción de forma adecuada [47]. En general, la consecución exitosa de las metas y la ejecución de los planes requieren de dicha monitorización y, pese a que muchos modelos incorporan esta noción de supervisión a sus propuestas [11,14,48], son pocas las evidencias que revelan una actividad neural directamente provocada por la comisión de errores o la compensación de los mismos.

El componente denominado negatividad relacionada con los errores o ERN (del inglés, *error related negativity*) [49,50], es un PE que aparece en localizaciones centromediales (Cz) durante la comisión de errores en tareas cognitivas de tiempo de reacción. Si retomamos el ejemplo señalado en el apartado anterior sobre el establecimiento y el cambio de un *set* de tarea al revisar nuestros correos electrónicos, podríamos decir que la ERN representa el ¡*Ups!* del sistema cognitivo tras borrar por error un mensaje que debía haberse conservado. Una de las primeras pruebas en favor de la interpretación de la ERN como concomitante fisiológico de un mecanismo de detección de errores, procede de experimentos en los que, para aumentar el nivel de monitorización de los sujetos, entendida como capacidad de detección de errores, se manipulaba la importancia de cometerlos en el contexto de la tarea de flancos de Eriksen. La tarea de los sujetos consiste en responder con una de sus manos ante la aparición de una letra en un monitor (H) y con la mano contraria en caso de que la letra sea otra distinta (S). Flanqueando la letra a la que deben responder, o diana, aparece un conjunto de letras distractoras. De forma consistente, los sujetos tienden a responder más lentamente a los ensayos denominados ‘incompatibles’, en los que las letras distractoras son distintas a la letra diana (p. ej., HSHH, SSHS), que en aquellos ‘compatibles’, en los que dichas letras distractoras se corresponden con la letra central (p. ej., SSSS, HHHH). Los primeros estudios con relación a la ERN demostraron que este componente presentaba una mayor amplitud durante los ensayos erróneos de la tarea de flancos cuando se premiaba la eficacia –forzando un mayor grado de monitorización–, frente a los ensayos erróneos de la condición, en los que se premiaba la velocidad de la respuesta –menor grado de monitorización– [51]. Uno de los modelos propuestos para dar cuenta de la generación de este componente de los PE, indica que la ERN ejercería funciones de señal de alarma del sistema cognitivo, que detectaría la comisión de los errores en virtud de un proceso de comparación entre la representación de la respuesta correcta y la de la respuesta ejecutada [52-54]. El hecho de que la ERN siga presente cuando se elimina la posibilidad de emitir acciones correctivas mediante una tarea híbrida de selección de respuesta con tiempo de reacción y *go/no go*, supone otro apoyo a la interpretación de este componente en términos de sistema de detección de error, ya que se esperaría su desaparición en el caso de implicarse solamente en la mediación de acciones correctivas [55]. La evidencia de una actividad eléctrica cerebral de morfología y localización similares a la de la ERN en tareas en las que la información sobre si la ejecución fue o no correcta se demoró más allá de la ventana temporal en la que se registra la ERN, indica que la producción de la onda depende en buena medida de que los sujetos tengan conciencia de haber cometido un error y, además, es independiente de la respuesta errónea *per se* [56]. Pese a todas estas evidencias a favor de la interpretación de la ERN como mecanismo de la detección de errores, Vidal et al [57] encontraron actividad ERN en ensayos correctos, pese a que su amplitud fuera inferior a la encontrada en ensayos incorrectos. La interpretación de estos autores apunta que la ERN debería representar un proceso de evaluación de la respuesta (una comparación), que contribuiría secundariamente a la detección de error.

El hecho de que la ERN sea más pequeña en las respuestas correctas y mayor en las incorrectas, podría explicarse dentro de la hipótesis que atribuye un significado emocional evaluativo a esta onda. Pese a que algunas interpretaciones, como la de Vidal

et al [57], indican que dicha valoración sería una contribución secundaria al proceso de detección de errores desarrollado antes de la ejecución de la respuesta, la publicación de un reciente y novedoso trabajo ha aportado nuevas luces al estudio del significado funcional de la ERN. Sobre la base de los estudios que relacionan al cíngulo anterior con el procesamiento de la experiencia afectiva asociada al dolor, la experiencia de ansiedad y depresión, y las FE, Luu et al [58], mediante el uso de PE cerebrales y pruebas de evaluación del estado de ánimo y la personalidad, han demostrado cómo los parámetros emocionales y motivacionales pueden influir en el procesamiento ejecutivo. La realización de sendos cuestionarios de emocionalidad y personalidad, antes de la tarea de flancos de Eriksen con tiempo límite de respuesta, permitió clasificar a los participantes en sujetos con alta y baja emocionalidad negativa, y alta y baja afectividad negativa. Tal y como se esperaba, los resultados mostraron la existencia de una relación entre la amplitud de la ERN y unas altas afectividad y emocionalidad negativas, y la ausencia de dicha relación con el resto de las variables de la personalidad y la emocionalidad evaluadas. Sin embargo, este patrón sólo pudo confirmarse durante el transcurso del primer bloque de ensayos, debido a la inestabilidad del patrón de respuesta de los sujetos con puntuaciones elevadas en afecto negativo tras los 200 primeros ensayos.

Los estudios de localización de dipolos de la ERN sugieren que las estructuras frontomediales serían responsables en buena medida de su generación [56,59-61]. Además, los trabajos que han examinado el procesamiento de errores mediante resonancia magnética funcional han confirmado la activación del córtex cíngulo anterior (CCA) asociada a éstos [62,63].

## CONCLUSIONES

La técnica de los PE ha aportado durante los últimos años una gran cantidad de información sobre el modo en el que los procesos cerebrales básicos se coordinan en aras de la consecución de una conducta adaptada y flexible. Los estudios sobre los componentes P300 a la novedad y la ERN suponen dos buenos ejemplos de la forma en que esta metodología puede contribuir al estudio de los procesos ejecutivos de control y monitorización. Del mismo modo, los modelos clásicos del control ejecutivo proporcionan un buen punto de partida como fuentes de hipótesis y predicciones sobre cómo los hipotéticos constructos se organizan para la consecución de conductas complejas.

Recientemente, Coles et al [64] han planteado un modelo que trata de armonizar los datos acumulados sobre el significado funcional de la ERN. Los autores plantean la existencia de dos componentes principales dentro del sistema implicado en el procesamiento de errores. Un sistema de monitorización (del inglés *monitoring system*) encargado de detectar los errores, y un sistema de acciones compensatorias (del inglés *remedial action system*). El sistema de monitorización se define en el modelo como un comparador encargado de emparejar la representación de la respuesta apropiada con la representación de la respuesta en curso. El proceso se activaría ante la llegada de una 'copia eferente', o copia de la respuesta que va a emitirse inmediatamente por los sistemas motores, la cual se compararía con la información disponible acerca de la respuesta apropiada según los requerimientos de la tarea. En ciertas ocasiones, la representación de la respuesta en curso puede resultar afectada por la activación simultánea de la respuesta correcta y

la incorrecta, aunque sea de modo parcial. En estos casos, la copia eferente se 'contaminaría' por la presencia de la representación de la respuesta errónea, lo cual evitaría discrepancias en la comparación, pese a que la respuesta del sujeto fuera la correcta. Por su parte, la representación de la respuesta apropiada se elabora a partir de la información estimular disponible, sobre la cual se aplican unas reglas de correspondencia estímulo-respuesta. Estas reglas contienen tanto los parámetros del movimiento asociados con la ejecución de la respuesta correcta (p. ej., responder con una u otra mano), como los parámetros temporales en los que la respuesta debe emitirse (p. ej., responder dentro de un intervalo de tiempo establecido). Una respuesta que satisfaga los primeros, pero no se ajuste a los requerimientos temporales impuestos por la tarea, producirá una discrepancia entre las representaciones capaz de desencadenar la señal de detección de error (ERN), pese a que la respuesta motora sea la correcta. Asimismo, si la información estimular se percibe mal, o las reglas de correspondencia estímulo-respuesta se olvidan o aplican mal, la representación de la respuesta apropiada se perturbará. El tiempo entre la aparición de la respuesta y la ERN indicaría el tiempo empleado en la comparación. Así, el sistema de funcionamiento del comparador no requiere que toda la información sobre la respuesta apropiada esté disponible, sino que utilizará cualquier información disponible en el momento de la emisión de dicha respuesta. Los errores se detectan cuando el comparador revela discrepancias entre la representación de la respuesta actual con la de la respuesta apropiada. En ese momento, el sistema de monitorización envía una señal de error al segundo componente o sistema de acciones compensatorias. Este sistema se encargará de poner en marcha acciones de cara a inhibir o corregir los errores. Un segundo tipo de acciones compensatorias implica el ajuste de las estrategias para reducir la probabilidad de que los errores reaparezcan en el futuro. En tareas de tiempo de reacción, esto implicará una ralentización de las respuestas inmediatamente posteriores a la comisión de un error.

Complementarios a los mecanismos de detección y compensación de errores, los procesos de control serían los responsables de elaborar respuestas que satisfagan las demandas de la tarea en situaciones altamente complejas o novedosas. Nuestros resultados en relación con los componentes P3a y P3b podrían reflejar los concomitantes electrofisiológicos de la entrada en funcionamiento de los mecanismos ejecutivos responsables de la flexibilidad cognitiva. Tradicionalmente, estos componentes se han interpretado como el reflejo de la activación de un circuito cerebral implicado en la orientación involuntaria de la atención hacia cambios en la estimulación o ante estímulos novedosos. A nuestro parecer, la simplicidad de los paradigmas *oddball* de novedad en los que dichos componentes se describieron originalmente, limitan el rango de alternativas a las que atribuir su significado funcional a la respuesta involuntaria de orientación, o a variables como la probabilidad subjetiva, la incertidumbre o la frecuencia de aparición de los estímulos. Pese a lo plausible de estas explicaciones, los investigadores de este ámbito siguen manifestando que, tras más de 20 años de investigación sobre el tema, todavía se desconoce el significado funcional preciso de la aparición conjunta de dichos componentes [29]. Nuestros datos, lejos de ser definitivos, aportan una nueva perspectiva en el estudio de la P3a y la P3b a partir del concepto de cambio de *set* de tarea o cognitivo. De este modo, los paradigmas *oddball* de novedad podrían entenderse como paradigmas de '*set* fijo', en los

cuales los sujetos establecen una correspondencia entre determinados estímulos ambientales y determinados patrones de respuesta. Ni los estímulos *oddball*—a los que los sujetos deben responder— ni los estándar—aquellos que deben ignorarse—promueven la actualización del *set* cognitivo, lo que explicaría la ausencia de la P3 a la novedad cuando se producen. Por su parte, los estímulos novedosos generarían una respuesta adaptativa ante una posible demanda de cambio que, tras categorizarse como ‘falsa alarma’, conduciría a la desaparición progresiva de dicha respuesta cerebral. En el WCST, la señal de cambio es un estímulo relevante en el contexto de la tarea, que, lejos de ser novedoso en sí mismo, demandaría la consideración novedosa de una información ya conocida, e induciría de este modo un cambio o reconfiguración del *set* cognitivo cada vez que se presenta. Esto justificaría el hecho de que dichos componentes no se atenuaran a lo largo del transcurso de las series por el efecto de la frecuencia de aparición, y sí lo hicieran con relación a la presencia o ausencia de demandas de cambio de *set*. Los principales modelos anatómicos y funcionales de procesamiento ejecutivo reconocen la necesidad de que dichos procesos de control/activación actúen sobre algún tipo de representación de los estímulos y las respuestas disponibles, como serían las unidades de control de

esquemas [12,13], los almacenes de memoria subsidiarios [8,65] o las representaciones de los estímulos del ambiente [66]. Los resultados aquí presentados harían pensar que, mientras la P3a daría cuenta del aspecto activador de dichos procesos de control, la P3b sería un correlato multifuncional de los procesos de actualización, manipulación activa de los contenidos de la memoria operativa y la incertidumbre.

Los datos expuestos ponen de manifiesto la importancia del córtex prefrontal en la integración de las entradas de diversas fuentes internas y externas, y contribuyen a la modulación del procesamiento de otras áreas cerebrales. La objetivación de la influencia de las variables emocionales en la actividad cognitiva constituye uno de los más esperanzadores hallazgos en la comprensión de la complejidad de la conducta humana. Uno de los retos actuales consistirá en determinar el papel específico que cada una de las divisiones desempeña en el control de los procesos cognitivos y emocionales, y cómo éstas interactúan entre sí para guiar la percepción y la conducta humana. Pese a que ninguna de las interpretaciones puede considerarse todavía como una teoría integradora definitiva, los trabajos presentados constituyen un excelente ejemplo del intento de operativizar las funciones cognitivas humanas.

## BIBLIOGRAFÍA

1. Baddeley AD, Wilson BA. Frontal amnesia and the dysexecutive syndrome. *Brain Cogn* 1988; 7: 212-30.
2. Baddeley AD, Hitch G. Working memory. In Bower G, ed. *The psychology of learning and motivation*. Vol. 8. New York: Academic Press; 1974. p. 47-90.
3. Lezak MD. *Neuropsychological assessment*. New York: Oxford University Press; 1983.
4. Stuss DT, Benson DF, Kaplan EF, Weir WS, Naeser MA, Lieberman I, et al. The involvement of orbitofrontal cerebrum in cognitive tasks. *Neuropsychologia* 1983; 21: 235-48.
5. Burgess PW. Theory and methodology in executive function research. In Rabbit P, ed. *Methodology of frontal and executive function*. Hove, UK: Psychology Press; 1997. p. 81-116.
6. Ellis AW, Young AW. *Human cognitive neuropsychology*. Hove, UK: Laurence Erlbaum Associates; 1988.
7. McCarthy RA, Warrington EK. *Cognitive neuropsychology: a clinical introduction*. London: Academic Press; 1990.
8. Baddeley AD. *Working memory*. Oxford: Clarendon Press; 1986.
9. Fernández-Duque D, Baird JA, Posner MI. Executive attention and metacognitive regulation. *Conscious Cogn* 2000; 9: 288-307.
10. Lezak MD. Executive functions and motor performance. In Lezak MD, ed. *Neuropsychological assessment*. New York: Oxford University Press; 1995. p. 650-85.
11. Stuss DT, Benson DF. *The frontal lobes*. New York: Raven Press; 1986.
12. Norman DA, Shallice T. Attention to action: Willed and automatic control of behaviour. In Shapiro D, ed. *Consciousness and self-regulation*. New York: Plenum Press; 1986. p. 1-18.
13. Norman DA, Shallice T. Attention to action: Willed and automatic control of behaviour. In Gazzaniga MS, ed. *Cognitive neuroscience: A reader*. Oxford, UK: Blackwell Publishers; 2000. p. 376-90.
14. Shallice T. From neuropsychology to mental structure. New York: Cambridge University Press; 1988.
15. Shallice T. Fractionation of the supervisory system. In Knight RT, ed. *Principles of frontal lobe function*. New York: Oxford University Press; 2002. p. 261-77.
16. Kutas M, Hillyard SA. Event-related potentials in cognitive science. In Gazzaniga MS, ed. *Handbook of cognitive science*. New York: Plenum Press; 1984. p. 387-409.
17. Coles MGH, Rugg MD. Event-related brain potentials: an introduction. In Coles MGH, ed. *Electrophysiology of mind*. Oxford: Oxford University Press; 1995. p. 1-26.
18. Barceló F, Gale A. Electrophysiological measures of cognition in biological psychiatry: some cautionary notes. *Int J Neurosci* 1997; 92: 219-39.
19. Carretié-Arangüena L, Iglesias-Dorado J. *Psicofisiología. Fundamentos metodológicos*. Madrid: Pirámide; 1995.
20. Courchesne E, Hillyard SA, Galambos R. Stimulus novelty, task relevance, and the visual evoked potential in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1975; 39: 3336-8.
21. Squires NK, Squires KC, Hillyard SA. Two varieties of long-latency positive waves by unpredictable auditory stimuli in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1975; 38: 387-401.
22. Sutton S, Baren M, Zubin J, John ER. Evoked potentials correlates of stimulus uncertainty. *Science* 1965; 150: 1187-8.
23. Knight RT. Decreased response to novel stimuli after prefrontal lesions in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1984; 59: 9-20.
24. Herrmann CS, Knight RT. Mechanisms of human attention: event-related potentials and oscillations. *Neurosci Biobehav Rev* 2001; 25: 465-76.
25. Soltani M, Knight RT. Neural origins of the P300. *Crit Rev Neurobiol* 2000; 14: 199-224.
26. Heit G, Smith ME, Halgren E. Neuronal activity in the human medial temporal lobe during recognition memory. *Brain* 1990; 113: 1093-112.
27. Donchin E, Coles MG. Is the P300 component a manifestation of context updating? *Behav Brain Sci* 1988; 11: 343-56.
28. Donchin E, Coles MG. Context updating and the P300. *Behav Brain Sci* 1998; 21: 152-3.
29. Friedman D, Cycowicz YM, Gaeta H. The novelty P3: an event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Neurosci Biobehav Rev* 2001; 25: 355-73.
30. Hozumi A, Hirata K, Tanaka H, Yamazaki K. Perseveration for novel stimuli in Parkinson's disease: an evaluation based on event-related potentials topography. *Mov Disord* 2000; 15: 835-42.
31. Tsuchiya H, Yamaguchi S, Kobayashi S. Impaired novelty detection and frontal lobe dysfunction in Parkinson's disease. *Neuropsychologia* 2000; 38: 645-54.
32. Deguchi K, Takeuchi H, Sasaki I, Tsukaguchi M, Touge T, Nishioka M. Impaired novelty P3 potentials in multiple system atrophy—correlation with orthostatic hypotension. *J Neurol Sci* 2001; 190: 61-7.
33. Barceló F, Periáñez JA, Knight RT. Think differently: a brain orienting response to task novelty. *Neuroreport* 2002; 13: 1887-92.
34. Allport A, Styles EA, Hsieh S. Shifting intentional set: exploring the dynamic control of tasks. In Umiltà C, Moscovitch M, eds. *Attention and performance*. Cambridge, Mass: The MIT Press; 1994. p. 421-52.
35. Rogers RD, Monsell S. Costs of a predictable switch between simple cognitive tasks. *J Exp Psychol Gen* 1995; 124: 207-31.
36. Rogers RD, Sahakian BJ, Hodges JR, Polkey CE, Kennard C, Robbins TW. Dissociating executive mechanisms of task control following frontal lobe damage and Parkinson's disease. *Brain* 1998; 121: 815-42.
37. Barceló F, Muñoz-Céspedes JM, Pozo MA, Rubia FJ. Attentional set shifting modulates the target P3b response in the Wisconsin card sorting test. *Neuropsychologia* 2000; 38: 1342-55.
38. Konishi S, Nakajima K, Uchida I, Kameyama M, Nakahara K, Seki-

- hara K, et al. Transient activation of inferior prefrontal cortex during cognitive set shifting. *Nat Neurosci* 1998; 1: 80-4.
39. Monchi O, Petrides M, Petre V, Worsley K, Dagher A. Wisconsin Card Sorting revisited: distinct neural circuits participating in different stages of the task identified by event-related functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci* 2001; 21: 7733-41.
  40. Nagahama Y, Okada T, Katsumi Y, Hayashi T, Yamauchi H, Oyanagi C, et al. Dissociable mechanisms of attentional control within the human prefrontal cortex. *Cereb Cortex* 2001; 11: 85-92.
  41. Rogers RD, Andrews TC, Grasby PM, Brooks DJ, Robbins TW. Contrasting cortical and subcortical activations produced by attentional-set shifting and reversal learning in humans. *J Cogn Neurosci* 2000; 12: 142-62.
  42. Knight RT, Scabini D, Woods DL, Calyworth CC. Contributions of temporal-parietal junction to the human auditory P3. *Brain Res* 1989; 502: 109-16.
  43. Kropotov JD, Naatanen R, Sevostianov AV, Alho K, Reinikainen K, Kropotova OV. Mismatch negativity to auditory stimulus change recorded directly from the human temporal cortex. *Psychophysiology* 1995; 32: 418-22.
  44. Baudena P, Halgren E, Heit G, Clarke JM. Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli. III. Frontal cortex. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1995; 94: 251-64.
  45. Clark VP, Fannon S, Lai S, Benson R, Bauer L. Responses to rare visual target and distractor stimuli using event-related fMRI. *J Neurophysiol* 2000; 83: 3133-9.
  46. Opitz B, Mecklinger A, Von Cramon DY, Kruggel F. Combining electrophysiological and hemodynamic measures of the auditory oddball. *Psychophysiology* 1999; 36: 142-7.
  47. Pribram K. Mind, brain and consciousness: The organization of competence and conduct. In Davidson JM, Davidson RJ, eds. *The psychobiology of consciousness*. New York: Plenum Press; 1980. p. 47-63.
  48. Logan GD. Executive control of thought and action. *Acta Psychol* 1985; 60: 193-210.
  49. Gehring WJ, Coles MGH, Meyer DE, Donchin E. The error related negativity: an event related brain potential accompanying. *Psychophysiology* 1990; 27: 34.
  50. Falkenstein M, Hohnsbein J, Hoormann J, Blanke L. Effects of errors in choice reaction tasks on the ERP under focused and divided attention. In Brunia CHM, Kok A, eds. *Psychophysiological brain research*. Tilburg: Tilburg University Press; 1990. p. 192-5.
  51. Gehring WJ, Goss B, Coles MGH, Meyer D, Donchin E. A neural system for error detection and compensation. *Psychol Sci* 1993; 4: 385-9.
  52. Bernstein PS, Scheffers MK, Coles MG. Where did I go wrong? A psychophysiological analysis of error detection. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 1995; 21: 1312-22.
  53. Falkenstein M, Hohnsbein J, Hoormann J. Differential processing of motor errors. In C Ogura YK, M Shimokochi, eds. *Recent advances in event-related brain potential research*. Amsterdam: Elsevier; 1996. p. 579-85.
  54. Scheffers MK, Coles MG. Performance monitoring in a confusing world: error-related brain activity, judgments of response accuracy, and types of errors. *J Exp Psychol Hum Percept Perform* 2000; 26: 141-51.
  55. Scheffers MK, Coles MG, Bernstein P, Gehring WJ, Donchin E. Event-related brain potentials and error-related processing: an analysis of incorrect responses to go and no-go stimuli. *Psychophysiology* 1996; 33: 42-53.
  56. Miltner WHR, Braun CH, Coles MGH. Event-related brain potentials following incorrect feedback in a time-production task: evidence for a 'generic' neural system for error-detection. *J Cogn Neurosci* 1997; 9: 787-97.
  57. Vidal F, Hasbroucq T, Grapperon J, Bonnet M. Is the 'error negativity' specific to errors? *Biol Psychol* 2000; 51: 109-28.
  58. Luu P, Collins P, Tucker DM. Mood, personality, and self-monitoring: negative affect and emotionality in relation to frontal lobe mechanisms of error monitoring. *J Exp Psychol Gen* 2000; 129: 43-60.
  59. Dehane S, Posner MI, Tucker MD. Localization of a neural system for error detection and compensation. *Psychol Sci* 1994; 5: 303-5.
  60. Gehring WJ, Himle J, Nisenson LG. Action-monitoring dysfunction in obsessive-compulsive disorder. *Psychol Sci* 2000; 11: 1-6.
  61. Holroyd CB, Dien J, Coles MG. Error-related scalp potentials elicited by hand and foot movements: evidence for an output-independent error-processing system in humans. *Neurosci Lett* 1998; 242: 65-8.
  62. Carter CS, Braver TS, Barch DM, Botvinick MM, Noll D, Cohen JD. Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science* 1998; 280: 747-9.
  63. Kiehl KA, Liddle PF, Hopfinger JB. Error processing and the rostral anterior cingulate: an event-related fMRI study. *Psychophysiology* 2000; 37: 216-23.
  64. Coles MG, Scheffers MK, Holroyd CB. Why is there an ERN/Ne on correct trials? Response representations, stimulus-related components, and the theory of error-processing. *Biol Psychol* 2001; 56: 173-89.
  65. Baddeley AD. Is working memory still working? *Am Psychol* 2001; 56: 851-64.
  66. Cohen JD, Botvinick M, Carter CS. Anterior cingulate and prefrontal cortex: Who's in control? *Nat Neurosci* 2000; 3: 421-23.

### ELECTROFISIOLOGÍA DE LAS FUNCIONES EJECUTIVAS

**Resumen.** Introducción. *La Neuropsicología define las funciones ejecutivas cerebrales como aquellas que coordinan el procesamiento de la información en el cerebro. Su estudio ha experimentado un importante avance en la última década promovido por la utilización de las técnicas de neuroimagen funcional.* Desarrollo. *Las técnicas de medición electrofisiológica han permitido establecer una relación entre dos componentes específicos del potencial evocado (PE) cerebral y determinados procesos de control y monitorización descritos en modelos teóricos sobre funcionamiento ejecutivo, como el de Norman y Shallice. Por un lado, los aspectos anterior (P3a; latencia 300-350 ms) y posterior (P3b; latencia 450-600 ms) del componente P3 a la novedad (del inglés, novelty P3), se han vinculado con un sistema genérico de cambio atencional ante las demandas novedosas del entorno y de la tarea, gracias al empleo de los paradigmas experimentales de cambio de set atencional. Por otro lado, el PE denominado negatividad relacionada con los errores (del inglés, error related negativity o ERN) se ha mostrado sensible a los procesos de monitorización de la conducta (p. ej., detección de errores y generación de acciones correctivas), durante la ejecución de tareas de selección de respuesta con tiempo de reacción. Conclusiones. La comprensión de estos dos subprocesos ejecutivos supone un elemento clave en el concepto del funcionamiento del cerebro con aplicaciones directas sobre la generación, tanto de modelos teóricos como de protocolos de evaluación y rehabilitación de pacientes con alteraciones disejecutivas. [REV NEUROL 2004; 38: 359-65]*

**Palabras clave.** Control atencional. Electrofisiología humana. ERN. Funciones ejecutivas. Monitorización de la acción. P300.

### ELECTROFISIOLOGIA DAS FUNÇÕES EXECUTIVAS

**Resumo.** Introdução. *A neuropsicologia define as funções executivas como aquelas que coordenam o processamento da informação no cérebro. O seu estudo teve um importante avanço na última década, promovido pela utilização das técnicas de neuroimagem funcional.* Desenvolvimento. *As técnicas de medição electrofisiológica permitiram estabelecer uma relação entre dois componentes específicos do potencial evocado (PE) cerebral e determinados processos de controlo e monitorização descritos em modelos teóricos sobre funcionamento executivo, como o de Norman e Shallice. Por um lado, os aspectos anterior (P3a; latência 300-500 ms) e posterior (P3b; latência 450-600 ms) do componente P3 à novidade (em inglês, novelty P3) vincularam-se com um sistema genérico de alteração atencional perante as solicitações inovadoras do meio e da tarefa, graças à utilização dos paradigmas experimentais de alteração do set atencional. Por outro lado, o PE denominado, negatividade relacionada com o erro, (em inglês, error related negativity, ou ERN) demonstrou-se sensível aos processos de monitorização do comportamento (p. ex: deteção de erros e geração de acções correctivas), durante a execução de tarefas de selecção de resposta com tempo de reacção. Conclusões. A compreensão destes sub-processos executivos supõe um elemento chave no conceito do funcionamento do cérebro com aplicações directas sobre a geração, tanto de modelos teóricos, como de protocolos de avaliação e reabilitação de doentes com alterações disexecutivas. [REV NEUROL 2004; 38: 359-65]*

**Palavras chave.** Controlo atencional. Electrofisiologia humana. ERN. Funções executivas. Monitorização da acção. P300.