

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento de Psicología Básica II,
Procesos cognitivos



**ANÁLISIS NEUROFISIOLÓGICO Y COGNITIVO DEL
CAMBIO DE TAREA**

**MEMORIA PRESENTADA PARA OPTAR AL GRADO DE
DOCTOR POR**

José Antonio Periañez Morales

Bajo la dirección de los Doctores:

Francisco Barceló Galindo
Javier González Marqués

Madrid, 2005

ISBN: 84-669-2835-9

**Universidad Complutense De Madrid
Facultad de Psicología**

**Departamento de Psicología Básica II,
Procesos Cognitivos**

**ANÁLISIS NEUROFISIOLÓGICO Y
COGNITIVO DEL CAMBIO DE TAREA**



**TESIS DOCTORAL
José Antonio Periañez Morales
Madrid, Mayo 2005**

Universidad Complutense De Madrid
Facultad de Psicología

**Departamento de Psicología Básica II,
Procesos Cognitivos**

**ANÁLISIS NEUROFISIOLÓGICO Y
COGNITIVO DEL CAMBIO DE TAREA**

Directores:

Francisco Barceló Galindo
y
Javier González Marqués

Autor:

José Antonio Periañez Morales

Madrid, Mayo 2005

A mis amorosos padres

AGRADECIMIENTOS

A Paco Barceló, mi mentor científico y buen amigo. Difícil resumir todo lo que quisiera decir. Por ser el mejor punto de referencia respecto a cuáles son los más nobles ideales científicos, y cuáles los caminos para alcanzarlos. Por “envenenarme” con su pasión por la investigación sobre el cerebro y la conducta humana. Por la paciencia, el respeto y el cariño con los que a diario prolonga su labor docente a los demás aspectos de mi formación como persona.

A Javier González Marqués, por todo el apoyo incondicional en lo profesional y en lo personal. Por los sabios consejos, las brillantes ideas, las correcciones mayéuticas, y por toda la calma transmitida en los momentos difíciles.

A Patri, por su amor e infinita paciencia. Por todos los innumerables sacrificios del día a día en pro de mis ilusiones.

A mi amigo y colega Marcos Ríos Lago, con quien llevo más de 10 años creciendo como persona y como investigador. Por las charlas, los viajes, los concursos y las risas. Con él nunca dejo de aprender. También agradecer a mis compañeros José Manuel Rodríguez e Ignacio Sánchez Cubillo por las constructivas charlas y valiosas sugerencias a éste y a otros trabajos previos.

A mi amigo Borja Elvira, por estar siempre ahí.

Un agradecimiento muy especial a Fernando Maestú Unturbe por confiar en mí, y sin cuyo contagioso entusiasmo, este trabajo no hubiera sido posible. Calidad humana y honestidad son sólo dos de las virtudes que transmite a los que le tenemos cerca.

Al profesor Tomás Ortiz Alonso, con quien por primera vez diseccioné un cerebro humano, y quien me abrió las puertas del centro MEG. También al resto de compañeros del centro: Thomas Murphy, Almudena Capilla, Pablo Campo, Alberto Fernández y Santiago Fernández por su amistad y ayuda con los, a veces complicados, vericuetos de los registros.

A Juan Manuel Muñoz Céspedes, por su supervisión y consejo durante estos años de formación predoctoral. Con él aprendí que a menudo los mejores revisores de los modelos teóricos son los pacientes, y que a menudo los mejores científicos también son las mejores personas.

A Erika Nyhus, Daniel Adrover y Carolina Sitges por su colaboración durante la realización de los registros y los análisis del EEG.

A los anónimos participantes de esta investigación. ¡Qué seríamos sin ellos!

Al Departamento de Psicología de la Universidad de las Islas Baleares por todo el soporte material e institucional que me presta, permitiendo que mi trabajo sea el más reforzante de mis deberes.

A dos de los mejores docentes que se cruzaron en el camino: José María Velasco Ulacia por despertar mi entusiasmo por la Neurociencia, y Miguel Ángel Mateo García por sembrar en mí la “duda metódica”.

A la bióloga Marisol Morales Ferrán, mi tía, con quien descubrí mi fascinación por el mundo de las Ciencias Naturales.

A mis padrinos Paco e Inma, por enseñarme a “caminar”.

Esta investigación ha sido parcialmente financiada por el Ministerio de Educación y Ciencia (referencia nº BSO2003-03885) y por la Direcció General De Recerca, Desenvolupament Tecnològic I Innovació de la Conselleria d'Economia, Hisenda i Innovació del Govern Balear (referencia nº PRIB-2004-10136).

	Página
Agradecimientos	7
INTRODUCCIÓN	13
Capítulo 1. Control atencional: modelos teóricos y definiciones	19
1.1. Introducción	20
1.2. Modelos de control cognitivo	22
1.2.1. Modelo de atención para la acción (ATA) de Norman y Shallice (1986)	22
1.2.2. Modelo ejecutivo del lóbulo frontal (FLE) de Duncan (1986)	23
1.2.3. Miller (2000)	24
1.2.4. El gestor del conflicto de Cohen (2000)	27
1.3. Modelos neuroanatómicos de la atención	28
1.3.1. Mesulam (1990)	28
1.3.2. Posner y Petersen (1990)	30
1.3.3. Corbetta y Shulman (2002)	31
1.4. Resumen intermedio	33
Capítulo 2. Correlatos neurales de los procesos de control	35
2.1. Correlatos neurales del control endógeno (<i>top-down</i>) en paradigmas de orientación espacial	36
2.2. Correlatos neurales del control exógeno (<i>bottom-up</i>) en paradigmas de distracción	41
Capítulos 3. Paradigmas de cambio de tarea	47
3.1. Concepto de <i>set</i> de tarea	48
3.2. Fenómenos básicos del cambio de tarea y tipos de paradigmas	49
3.3. De los inicios a los (micro) modelos teóricos	52

3.4. Nuevos paradigmas y explicaciones integradoras	59
3.5. Correlatos neurofisiológicos del cambio de tarea	67
3.6. Otros resultados de neuroimagen funcional	77
Capítulo 4. Planteamiento del problema, objetivos e hipótesis	83
4.1. Planteamiento general del problema	84
4.1.1. Problema 1	88
4.1.2. Problema 2	89
4.2. Objetivos generales:	90
4.2.1. Objetivo del Experimento 1	91
4.2.2. Objetivo del Experimento 2	92
4.3. Hipótesis	93
4.3.1. Hipótesis del Experimento 1	93
4.3.2. Hipótesis del Experimento 2	94
Capítulo 5. Experimento 1	97
5.1. Materiales y métodos	98
5.1.1. Participantes	98
5.1.2. Tarea experimental	98
5.1.3. Registros MEG y análisis de datos	101
5.1.4. Análisis estadísticos	103
5.2. Resultados	104
5.2.1. Resultados conductuales	104
5.2.2. Resultados MEG	105
5.3. Discusión del Experimento 1	111
Capítulo 6. Experimento 2	119
6.1. Materiales y métodos	120
6.1.1. Participantes	120
6.1.2. Tarea experimental	120
6.1.3. Análisis conductuales	123

6.1.4. Registro de los potenciales evocados	124
6.1.5. Análisis estadísticos	125
6.2. Resultados	127
6.2.1. Análisis de las señales contextuales (<i>Oddball vs. tarea de Cambio</i>)	127
6.2.2. Efectos (secuenciales) de las señales contextuales sobre la tarea	131
6.3. Discusión del Experimento 2	134
6.3.1. Hipótesis de la novedad de la tarea y el coste de reinicio	136
6.3.2. Explicaciones alternativas bajo el marco de los paradigmas <i>oddball</i>	141
Capítulo 7. Discusión general y conclusiones	145
7.1. Discusión general	146
7.1.1. Implicaciones de los datos para los modelos de control ejecutivo	153
7.1.2. Limitaciones del presente trabajo	155
7.1.3. Preguntas por resolver y futuras líneas de investigación	157
7.2. Conclusiones	158
8. Bibliografía	161

INTRODUCCIÓN

PARADIGMAS DE CAMBIO DE TAREA Y PROCESOS DE CONTROL COGNITIVO

Los modelos actuales de la cognición humana plantean la distinción entre dos tipos diferentes de mecanismos de control cognitivo, cuyos substratos neuroanatómicos implican redes cerebrales parcialmente segregadas (Baddeley & Della Sala, 1998; Corbetta & Shulman, 2002; Desimone & Duncan, 1995; Mesulam, 1990; Miller & Cohen, 2001; Norman & Shallice, 1986; Posner & Petersen, 1990). Por un lado, los paradigmas de distracción, y en particular los protocolos que analizan la novedad contextual, constituyen un ejemplo del tipo de tareas que han sido empleadas para estudiar los mecanismos de control *bottom-up* (de abajo-arriba); un tipo de control atencional dirigido por los estímulos. Este tipo de paradigmas se caracteriza porque la atención de los sujetos es capturada mediante la irrupción de un estímulo saliente o novedoso en el contexto (Courchesne, Hillyard, & Galambros, 1975; Polich, 2003b; Squires, Squires, & Hillyard, 1975). Bajo estas circunstancias los sujetos ven interrumpida la realización de la tarea en curso debido a la súbita aparición de estímulos distractores irrelevantes (p.ej., el sonido de un timbre). Por otro lado, la utilización de señales contextuales aprendidas para dirigir la atención de los sujetos hacia localizaciones espaciales, o de características específicas de los objetos, han sido útiles en el estudio de los correlatos cerebrales de los mecanismos de control *top-down* (de arriba-abajo); un tipo de control atencional dirigido por las metas (Nobre, 2001; Posner & Petersen, 1990). Por ejemplo, en los paradigmas de orientación espacial, la atención de los participantes es dirigida por señales situadas en el centro de la pantalla (p.ej., una flecha señalando hacia la izquierda), que indican la localización más probable del siguiente estímulo diana.

La literatura científica ha aportado diversos modelos neurofuncionales que tratan de armonizar la aparente dicotomía existente entre estas dos líneas de investigación sobre los mecanismos de control atencional (i.e., Corbetta & Shulman, 2002; Mesulam, 1990; Posner & Petersen, 1990). Tomando como referencia los resultados de estudios de registro intracraneal en primates, y los estudios de neuroimagen funcional en humanos, Corbetta y colaboradores (2002; Shulman, Astafiev, & Corbetta, 2004) han propuesto un modelo de control atencional que establece la existencia de dos redes neuronales relativamente independientes que parecen implementar dos tipos diferentes pero complementarios, de procesos de control atencional. Por un lado, se ha descrito una red fronto-parietal dorsal

implicada en los mecanismos de control de la atención dirigidos por las metas de los sujetos (*top-down*). Por otro lado, también se ha delineado una red fronto-parietal ventral más involucrada en aquellos mecanismos de control atencional dirigidos por los estímulos (*bottom-up*). Pese a los esfuerzos integradores de estos y otros autores, la paulatina aparición de nuevos datos a partir del empleo de nuevos paradigmas experimentales ha puesto en entredicho esta concepción inicial. Recientes evidencias conductuales y electrofisiológicas han revelado la existencia, en contra de las predicciones de los modelos anteriores, de un solapamiento substancial entre las regiones cerebrales involucradas en el procesamiento de estímulos novedosos en tareas de distracción, y aquellas áreas responsables del procesamiento de las señales contextuales que dirigen la atención de manera intencional (Barceló, Periáñez, & Knight, 2002; Periáñez, 2002; Barceló, Escera, Corral, & Periáñez, enviado).

En particular, una línea de investigación ha contribuido de forma destacada a este cambio de perspectiva teórica; nos referimos a los estudios sobre los procesos de control implicados en los paradigmas de cambio de *set* de tarea. Los experimentos sobre el control de la cognición humana dependen normalmente de la capacidad de los sujetos participantes para adoptar un “*set*” mental o de tarea. El establecimiento de un *set* de tarea implica la organización de los recursos mentales de forma que conduzcan a la realización correcta de la tarea, como ocurriría al establecer una correspondencia entre determinados eventos sensoriales y determinadas respuestas motoras (i.e., “cuando aparezca el estímulo rojo, pulsa el botón de la izquierda”). De forma habitual, estas tareas de laboratorio requieren que el sujeto mantenga un *set* determinado durante una serie de ensayos, durante los cuales las operaciones mentales de interés deben ser implementadas de manera repetida. Sin embargo, en las actividades de la vida diaria, las personas somos capaces de cambiar entre tareas de forma rápida y frecuente, lo cual requiere, bien una reorganización flexible de los recursos cognitivos en juego para la consecución de metas cambiantes, o bien la ejecución de tareas distintas para las que suelen ser necesarias operaciones mentales diferentes. En los paradigmas de cambio de tarea los sujetos son entrenados para la ejecución de dos o más tareas (i.e., “tarea A” y “tarea B”) a partir de un conjunto de estímulos predeterminado. Los sujetos comienzan realizando una de las dos tareas para pasar a realizar la otra tarea unos instantes después. Los métodos para indicar al sujeto cuándo debe cambiar de una tarea a otra varían desde el empleo de ciertas señales contextuales, que avisan al sujeto cuándo debe realizar el cambio de tarea, hasta el uso de secuencias fijas de ensayos que hacen

posible una alternancia predecible entre las tareas (p.ej., “ABAB...”). En definitiva, estos paradigmas de cambio de tarea permiten explorar la ejecución conductual y la activación cerebral durante las fases de cambio y ejecución, bajo la premisa de la existencia de procesos de control endógeno que permiten la reconfiguración del *set* cognitivo con antelación a la ejecución de la tarea propiamente dicha (Altmann, 2003; Allport, Styles, & Hsieh, 1994; Meiran, Hommel, Bibi, & Lev, 2002; Monsell, 2003; Rogers & Monsell, 1995; Rubinstein, Meyer, & Evans, 2001).

En los últimos años se ha producido un gran aumento en la cantidad de estudios que exploran la dinámica neurofuncional de la orientación voluntaria de la atención visual entre distintas localizaciones espaciales (Nobre, 2001; Posner, 2004). En cambio, la investigación de otros aspectos (generalmente los aspectos no espaciales) del control cognitivo ha sido objeto de un menor número de estudios (Posner & Petersen, 1990). Estos otros aspectos consisten principalmente en el estudio del grado de eficacia con el que un *set* de tarea puede ser mantenido ante situaciones de conflicto, donde un mismo estímulo induce diferentes respuestas (como en el caso de las tareas tipo Stroop) (MacLeod, 1991), o bajo condiciones de “atención dividida” con múltiples *sets* de tarea concurrentes (tareas duales) (Hirst, 1986). Por lo tanto, la dinámica de los procesos que conducen al cambio de tarea ha sido mucho menos estudiada que los procesos de control de la orientación espacial de la atención (Allport et al., 1994).

En el año 2002 se describió lo que presumiblemente constituía la primera evidencia de la relación entre un componente de la respuesta eléctrica cerebral evocada por un estímulo (en adelante, Potenciales Evocados; PE) con los procesos de control ejecutivo de la atención, o *top-down*, presumiblemente implicados en el cambio de tarea (Barceló et al., 2002; Periáñez, 2002). En particular, ciertas señales contextuales que indicaban un cambio de tarea generaron un incremento en la amplitud del componente fronto-parietal P3a, relacionado con el potencial endógeno P300 (Friedman, Cycowicz, & Gaeta, 2001; Soltani & Knight, 2000). Este componente P3a se mostró ausente durante los ensayos en los que las señales contextuales indicaron la repetición de la tarea que venía realizándose. Este hallazgo resultaba especialmente novedoso puesto que tradicionalmente la respuesta P3a ha sido asociada a los procesos de cambio involuntario de la atención ante estímulos distractores novedosos. Algún tiempo después se ha podido confirmar el solapamiento entre las redes corticales generadoras de la respuesta P3a obtenida en los paradigmas de

novedad, y de la respuesta P3a suscitada por las señales de cambio de tarea. Esta evidencia ha sido aportada por un reciente estudio donde ambos componentes P3a fueron comparados directamente mediante un paradigma de cambio de tarea con estímulos novedosos intercalados con las señales contextuales de cambio (Barceló et al., enviado).

En el presente trabajo de investigación se tratará de dar respuesta a dos de las preguntas derivadas de los resultados obtenidos en dichos estudios previos (Barceló et al., enviado; Barceló et al., 2002). Por un lado, y dada la existencia de un aparente solapamiento entre las redes neuronales generadoras de los componentes del PE ante estímulos novedosos y las señales contextuales que promueven el cambio de tarea, cabría preguntarse sobre los correlatos neuroanatómicos del cambio de tarea. En particular, interesa conocer qué regiones son las responsables de los procesos subyacentes al cambio de tarea, y en qué medida se corresponden estas regiones con las áreas implicadas en el procesamiento de los estímulos novedosos. Por otro lado, y una vez clarificado el solapamiento de las redes cerebrales responsables del procesamiento de las señales contextuales (novedad de la tarea) y de los estímulos novedosos (novedad sensorial), sería conveniente delinear un modelo teórico integrador capaz de acomodar ambos conjuntos de datos. En otras palabras, interesa conocer si existe un proceso cognitivo común tras la activación de esta misma red neural.

Con el fin de responder a estas dos cuestiones generales se procedió al diseño y ejecución de dos experimentos de activación cerebral desarrollados a partir de dos técnicas de registro neurofisiológico distintas y adecuadas a los objetivos planteados. La magnetoencefalografía (MEG) y la electroencefalografía (EEG) son las únicas técnicas de neuroimagen no invasivas que proporcionan información del curso temporal de la actividad cerebral con una precisión de milisegundos. Por tanto, estas técnicas resultan de especial utilidad a la hora de desvelar la dinámica temporal de la función cortical. En particular, las propiedades de la señal magnética, así como los modelos de localización de fuente utilizados en los estudios magnetoencefalográficos, convierten a la MEG en una técnica de neuroimagen funcional con una resolución espacial muy superior al EEG (Tarkiainen, Liljestrom, Seppa, & Salmelin, 2003). En los capítulos que siguen a esta sección introductoria comenzaremos revisando los conceptos y modelos teóricos sobre el control atencional que aportarán el marco general del presente trabajo. Más adelante se presentarán algunas de las propuestas teóricas actuales centrando la atención de manera especial en aquellas propuestas que han

establecido diferentes divisiones entre diferentes aspectos del control cognitivo y de la atención. En el Capítulo 2 se revisarán los resultados neurofisiológicos y de neuroimagen que han permitido establecer la distinción entre procesos de control dirigidos por los estímulos y procesos de control dirigidos por las metas. Tomando esta evidencia como punto de partida, en el Capítulo 3 se examinarán algunas de las limitaciones metodológicas y conceptuales de esta clasificación de los procesos de control, y se mencionará la utilidad de los paradigmas de cambio de tarea como vía complementaria en el estudio de los procesos de control atencional. En el Capítulo 4 se procederá al planteamiento del problema, los objetivos y las hipótesis que han guiado el presente trabajo. Los Capítulos 5 y 6 presentarán en detalle los aspectos técnicos y metodológicos de los experimentos realizados, así como los resultados y las principales aportaciones empíricas de estos experimentos. Por último, en el Capítulo 7 se tratará de resumir las respuestas a los problemas planteados en la Introducción, y se integrará dicha información en el contexto de los modelos teóricos existentes.

CAPÍTULO 1

CONTROL ATENCIONAL: MODELOS TEÓRICOS Y DEFINICIONES

CAPÍTULO 1. CONTROL ATENCIONAL: MODELOS TEÓRICOS Y DEFINICIONES

1.1.- INTRODUCCIÓN

Las personas nos sentimos capaces de ejercer control voluntario sobre nuestras acciones y pensamientos. Incluso en ocasiones experimentamos ciertas limitaciones a la hora de ejercer dicho control, por ejemplo, cuando nos vemos incapaces de frenar algunos hábitos, impulsos, compulsiones, o reflejos motores. Y es que, como algunos autores han señalado, los humanos hacen algo más que responder de forma refleja a la información sensorial que reciben del entorno (Miller, 2000). Nuestra capacidad de procesamiento del contexto nos permite flexibilizar nuestra conducta para emitir respuestas diferentes ante los mismos estímulos cuando la situación lo requiere. Así, pese a que la acción correcta cuando suena el teléfono de nuestra casa sería descolgarlo, la puesta en marcha de ese mismo programa de conducta en el despacho del director del departamento podría ser considerada como inadecuada. De esta forma, los mecanismos de control atencional están implicados en la dirección de las operaciones sensoriales, de memoria y motoras con el objeto de alcanzar las metas que requiere cada situación. Con frecuencia estos procesos más básicos necesitan ser activados o desactivados, ajustados, organizados, redirigidos, supervisados, etcétera, en aras a la consecución de las metas planteadas por cada situación (Monsell & Driver, 2000). En el ejemplo anterior, nuestra tendencia a descolgar un teléfono que suena en la proximidad debe ser inhibida cuando nos encontramos en un despacho ajeno. Quizá también nuestra respuesta podría ser demorada hasta obtener una señal contextual indicando que disponemos del permiso necesario (¿quiere que responda al teléfono?). El control cognitivo podría ser entendido como la habilidad para guiar nuestros pensamientos y acciones de acuerdo con los cambios en el contexto físico y en nuestras intenciones y metas internas. Esta habilidad sustenta la base del correcto funcionamiento de otros procesos cognitivos de la condición humana, tales como la capacidad planificar, para razonar, para resolver problemas o para comunicarnos (Cohen, Botvinick, & Carter, 2000; MacDonald, Cohen, Stenger, & Carter, 2000; Ríos Lago & Muñoz Céspedes, 2004).

Quizá una de las primeras aproximaciones sistemáticas al concepto de control cognitivo o ejecutivo procede del trabajo sobre el análisis de la estructura de la memoria humana de Atkinson y Shiffrin (1968). En esta revisión los autores plantean una distinción entre las estructuras de memoria, tales como el registro sensorial, la memoria a corto plazo, y la memoria a largo plazo, por un lado, y los procesos de control por el otro. Los procesos de control se describen como aquellos que no representan características permanentes de la memoria, sino que son fenómenos transitorios bajo el control voluntario del sujeto.

A lo largo de los años 70 el concepto de “procesos de control” fue desarrollado de manera explícita o implícita en dos direcciones: (1) la idea de la existencia de sistemas independientes responsables de los procesos de control (concepto de Ejecutivo Central de Baddeley, 1974), y (2) a través de la diferenciación entre procesos controlados y automáticos (Posner & Snyder, 1975). El trabajo de los investigadores en los años posteriores impulsó la consecución de definiciones cada vez más operativas del concepto. A modo de ejemplo, cabe destacar la aportación de Schneider (1985) y de Shiffrin (1988), quienes describen dichos procesos mediante características tales como (a) que requieren atención, (b) que consisten en una serie de operaciones simples, unitarias y controladas, (c) que están limitados por la capacidad de almacenamiento a corto plazo, (d) que son fáciles de adoptar y modificar, (e) que controlan el flujo de información entre el almacenamiento a corto y largo plazo, y (f) que muestran la rápida mejora de la ejecución conductual.

A lo largo de los años 80, la acumulación de datos experimentales y el surgimiento de nuevos modelos teóricos promovieron la aparición de conceptualizaciones teóricas más articuladas en relación a dichos procesos de control. A continuación revisaremos de manera no sistemática algunos de estos modelos clásicos que, junto a otros de reciente aparición, ayudarán a contextualizar el tipo de situaciones y procesos que centran el interés del presente trabajo de investigación. Con el fin de no prolongar esta sección más lejos de lo estrictamente necesario, algunos de estos modelos de control existentes en la literatura han sido omitidos de manera intencional. En esta sección nos centraremos en la descripción de aquellos modelos que, bien por el tipo de evidencias en las que se apoyan o por el nivel de análisis en el que se sitúan, podrían resultar más ilustrativos de los planteamientos del trabajo que presentamos. En cambio se hará menor hincapié en esta sección sobre algunos modelos inspirados en los resultados de fisiología animal (Fuster, 1989; Goldman-Rakic & Schwartz, 1982), o sobre aquellos otros cuyas evidencias proceden principalmente de los

datos de pacientes con lesiones cerebrales (Luria, 1969; Stuss & Benson, 1986), así como también sobre aquellos planteamientos inspirados en los modelos computacionales (Dehaene & Changeux, 1991, 1996; Desimone & Duncan, 1995). Esta exclusión, en parte motivada por la limitación de espacio, no impedirá sin embargo el reconocimiento de algunas de las aportaciones de estos modelos en secciones sucesivas de este trabajo. En primer lugar, se presentarán aquellas propuestas más específicas sobre la dinámica de los mecanismos responsables del control denominado intencional, voluntario, endógeno, dirigido por las metas, o *top-down*, y el modo en el que tales mecanismos estarían implementados en el cerebro. La exposición partirá de la descripción de uno de los modelos más influyentes en el establecimiento de los mecanismos de actuación de los procesos de control, como es el modelo de Norman y Shallice (1986), para llegar hasta las recientes propuestas sobre cómo dichos mecanismos podrían estar implementados a nivel neuronal en el córtex prefrontal (Miller & Cohen, 2001). En segundo lugar, revisaremos aquellas propuestas que, adoptando una perspectiva de funcionamiento cerebral más general, han tratado de establecer disociaciones entre redes cerebrales diferentes responsables de distintos tipos de control cognitivo (Corbetta & Shulman, 2002; Mesulam, 1990; Posner & Petersen, 1990).

1.2.- MODELOS DE CONTROL COGNITIVO

1.2.1. Modelo de atención para la acción (ATA) de Norman y Shallice (1986)

Uno de los esquemas teóricos más citados para describir y explicar los procesos de control de la atención es, seguramente, el modelo propuesto por Norman y Shallice (1986). Los autores de este modelo tratan de dar cuenta de la conducta dirigida a metas, el control de la acción, y el afrontamiento de situaciones novedosas. El modelo consta de tres subcomponentes: (1) los esquemas de acción, (2) el planificador de competición, y (3) el sistema atencional supervisor (del inglés *action schemas*, *contention scheduling* y *supervisory attentional system*; SAS). En el corazón del modelo ATA reside la noción de unidad de control de esquema, o de representaciones de las respuestas. Estos conceptos designan unidades que controlan acciones sobreaprendidas específicas y que pueden corresponder tanto a movimientos explícitos, como a la activación de representaciones a largo plazo que guían la conducta voluntaria. Las unidades de control de esquema reciben entradas (*inputs*)

procedentes de fuentes tanto internas como externas al organismo. En algunas ocasiones muchas unidades de esquema pueden ser activadas simultáneamente y es necesario un proceso de control que asegure que se selecciona la unidad apropiada. Norman y Shallice (1986) postularon dos tipos de procesos de selección o de control. En primer lugar, existe un tipo de proceso de selección que actúa de modo pasivo, y que realiza la función de activar aquel conjunto de esquemas que satisface de modo más eficaz las demandas de tareas familiares o sencillas. Los esquemas activados podrían competir entre sí, o con algún otro esquema, especialmente cuando dos unidades de control son incompatibles. Sin embargo, el modelo propone que sólo puede llevarse a cabo uno de los esquemas (o bien varios esquemas compatibles entre sí). En segundo lugar, cuando la competición de esquemas no resuelve el conflicto por sí misma, se requerirá la puesta en marcha de un segundo mecanismo de selección denominado Sistema Atencional Supervisor (SAS). Según estos autores, el SAS es esencial para asegurar la flexibilidad de la conducta, pues su función consiste en responder ante situaciones novedosas o altamente complejas donde la selección de esquemas no es suficiente para satisfacer las demandas de la tarea. Este proceso trabaja de forma más lenta y de manera consciente, alterando la probabilidad de que ciertos esquemas sean seleccionados (a través de procesos de activación/inhibición) en función de las demandas de la situación, o para priorizar unos objetivos sobre otros. A diferencia del proceso planificador de la competición, el SAS tiene acceso a las representaciones del ambiente y a las metas de la persona (Norman & Shallice, 1986).

1.2.2. Modelo Ejecutivo del Lóbulo Frontal (FLE) de Duncan (1986)

Desde un conjunto de presupuestos similares a los del modelo de Norman y Shallice (1986), Duncan (1986) propone un modelo de corte más anatómico en el que participan tres componentes principales: (a) listas de metas, (b) procedimientos de análisis medios-fines y (c) estructuras de acción (del inglés *goal lists, means-ends analysis procedures* y *action structures*). Las listas de metas representarían el conjunto de intenciones priorizadas de una persona en el momento actual. El análisis de medios-fines resulta comparable al SAS de Norman y Shallice (1986), y sería responsable de actualizar los contenidos de la memoria operativa y de ordenar sus metas, llevando un registro de si están siendo cumplidas correctamente en el tiempo. Complementando a estas funciones, las estructuras de acción del modelo FLE constituyen un gran almacén de conocimiento procedimental para las

conductas dirigidas a metas, y está constituido por grupos de reglas de producción condición-acción. Las condiciones de estas reglas se refieren tanto a las metas del sujeto, como a los estímulos del entorno. Las acciones implican respuestas encaminadas a conseguir las metas. Las estructuras de acción serían funcionalmente análogas a las reglas de acción del modelo de Norman y Shallice (1986), y pueden enunciarse formalmente mediante reglas del tipo “SI LA META ES REALIZAR LA TAREA A Y EL ESTÍMULO ES S, ENTONCES RESPONDE R”..

De acuerdo al modelo de Duncan (1986) las listas de metas y el análisis de medios-fines son implementados principalmente en los lóbulos frontales. El modelo predice que la lesión de regiones específicas de dichos lóbulos podría menoscabar la habilidad de los sujetos para mantener sus metas, reduciendo su efectividad en la planificación y ejecución de tareas.

1.2.3. Miller (2000)

El modelo de control cognitivo de Miller (2000) da un paso más allá en el establecimiento de los mecanismos neuronales responsables del control cognitivo. El córtex prefrontal sería la sede de los “mecanismos de control”, en clara contraposición a la noción homuncular de la existencia de un módulo de control. La pregunta a la que Miller trata de responder es: “¿Cómo emerge la conducta voluntaria compleja a partir de las interacciones de miles de neuronas?” (Miller, 2000).

El modelo de control propuesto por Miller (2000) está basado en las evidencias de los estudios neurofisiológicos en primates, y parte de la idea de que los mecanismos de control son esculpidos a partir de la experiencia. De este modo, todas las conductas intencionadas son aprendidas, y por lo tanto, dependen de un sistema cognitivo capaz de aprender reglas. La función principal de los circuitos neurales que median el control cognitivo es extraer los aspectos relevantes de la experiencia para que sean usados en el futuro. La principal región cerebral implicada en estos procesos sería la corteza prefrontal.

El principio fundamental que rige el procesamiento de la información en el sistema nervioso asume la idea de competición entre vías comunes de procesamiento. Diferentes vías o redes neuronales implicadas en el procesamiento de distintas fuentes de información,

compiten por llegar a manifestarse conductualmente. La red o redes que resultan vencedoras en la competición son aquellas que logran una mayor activación en el córtex prefrontal. Así pues, el córtex prefrontal juega un papel crítico en los procesos de control cognitivo y, en especial, en el mantenimiento activo de los patrones de activación que representan las metas del sujeto y los medios para conseguirlas. Las señales generadas por esta región alcanzan al resto del cerebro en virtud de un extenso patrón de interconexión del córtex prefrontal con otras regiones. Estas señales tendrían la función de guiar el flujo de actividad neural de las redes implicadas en el establecimiento de una correspondencia entre las entradas sensoriales, los estados internos del organismo, y las respuestas necesarias para la ejecución de una tarea dada. Por ejemplo, durante un cambio voluntario de la atención, las señales excitatorias darían una ventaja en la competición a las regiones implicadas en la representación de las características de la escena atendida. Estas señales incrementarían la actividad de las neuronas de las cortezas sensoriales encargadas de procesar una información dada, y suprimirían la actividad de las neuronas que procesan aquellas propiedades no atendidas de la escena.

Como la representación de la tarea en la corteza prefrontal incluyen distintos tipos de información, las señales excitatorias podrían estar implicadas en la selección de un determinado estímulo, del acceso de esta información a la memoria, o en la selección de una respuesta motora. Mediante la modulación simultánea del flujo de procesamiento en distintas regiones cerebrales bajo una temática común (p.ej., mediante la realización de cierta tarea), la corteza prefrontal actuaría seleccionando las vías neurales necesarias para la consecución de las metas.

La Figura 1 muestra una representación esquemática del papel de córtex prefrontal en el control cognitivo. En ella se muestran por un lado las unidades de procesamiento (C1, C2, C3) que representan las señales sensoriales de entrada, los estados motivacionales actuales, las memorias, etcétera. Por otro lado, se muestran las unidades que representan dos acciones posibles (respuestas R1, R2). La figura también muestra unidades internas u “ocultas”, que representan distintas etapas del procesamiento central. En este modelo, la corteza prefrontal no estaría conectada directamente con las cortezas sensoriales o motoras primarias, sino con las cortezas de asociación de más alto nivel y con las cortezas premotoras. Las señales de recompensa favorecen la formación de un modelo de la tarea, o de una representación neural que reflejaría las asociaciones aprendidas entre la información

relevante para la tarea. La presentación de parte de la información (p.ej., C1 y C2) podría de esa forma activar el modelo completo, incluida la información sobre la respuesta adecuada (p.ej., R1). Las señales excitatorias del córtex prefrontal realimentarían la activación en otros sistemas cerebrales que favorecerán la participación de las redes neurales relevantes para la tarea.

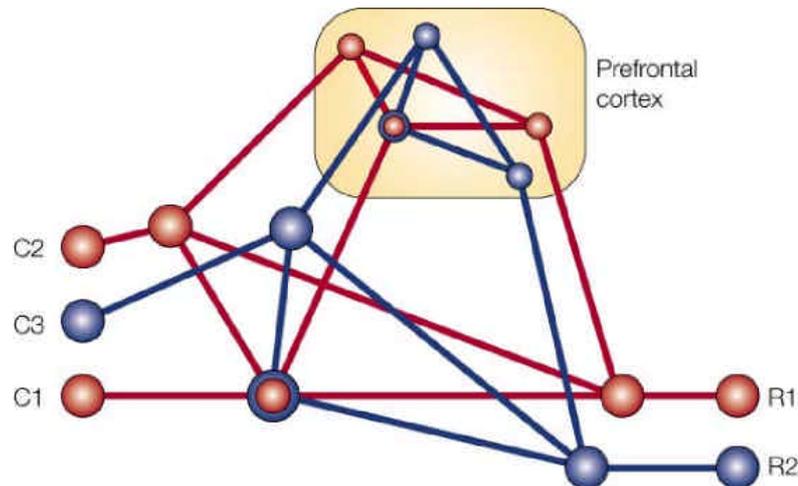


Figura 1. Unidades de procesamiento que representan señales internas y externas (C1, C2 y C3), conductas observables (R1 y R2) y unidades internas controladas por el córtex prefrontal, según Miller (2000).
© Nature Reviews Neuroscience, reproducido con permiso.

Tanto las señales exógenas del ambiente como las internas del organismo, podrían activar representaciones dentro del córtex prefrontal que ayudarían a seleccionar cuál es la acción correcta dentro de un contexto determinado, o de otro modo, determinar qué vía de procesamiento debe ser potenciada. Ante situaciones y demandas novedosas sería necesario un proceso de tanteo entre las posibles alternativas de respuesta que podrían conducir a la alternativa correcta, mediante a la puesta en práctica de las respuestas que han sido útiles en circunstancias similares. Encontrada una solución exitosa, el patrón de actividad correspondiente sería reforzado mediante el establecimiento de conexiones de las neuronas del córtex prefrontal y aquellas que sustentan dicha conducta (Miller, 2000).

1.2.4. El Gestor del Conflicto de Cohen (2000)

Cohen y colaboradores (2000) proponen un modelo anatómico de control basado en la supervisión del conflicto (del inglés *conflict monitoring*). En la representación del modelo (Figura 2) se puede observar, por una parte, los elementos implicados en la ejecución de una tarea básica (en gris) y por otra, los componentes relacionados con el control de la misma (en blanco). Los estímulos están codificados en representaciones de sus rasgos específicos, y convergen en el nivel de salida con las unidades correspondientes a cada respuesta. Las representaciones dentro de cada nivel son mutuamente inhibitorias, es decir, compiten entre sí (aspecto reflejado en el gráfico mediante líneas discontinuas).

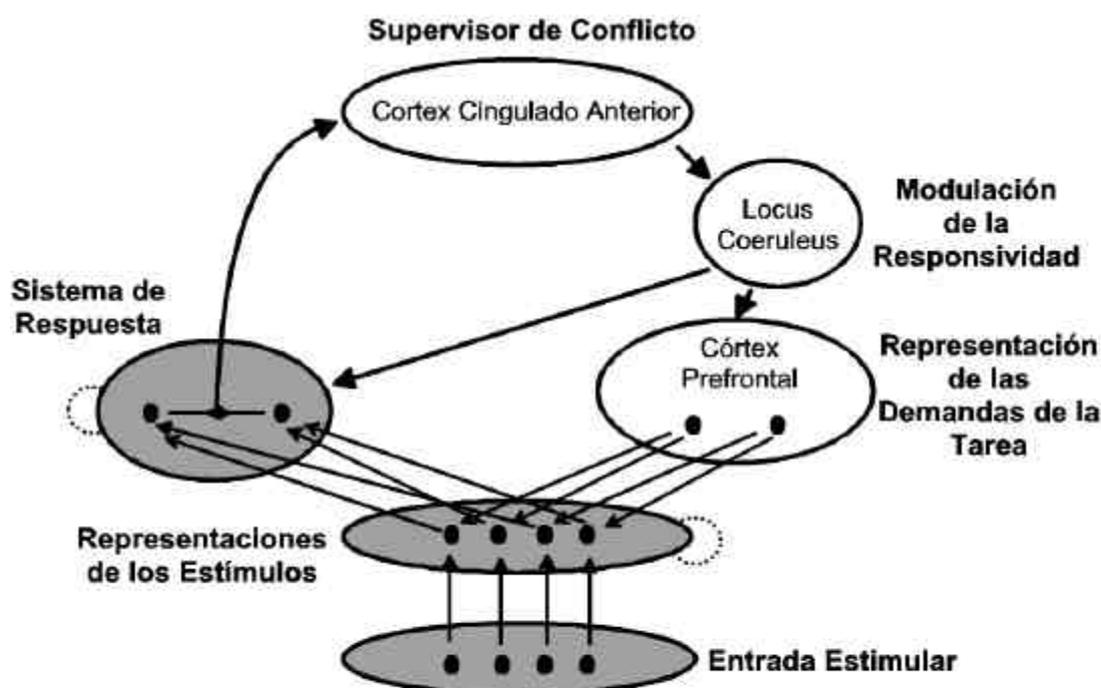


Figura 2. Modelo de supervisión del conflicto. Adaptado de Cohen, Botvinick y Carter (2000).

El primer componente de este modelo que resulta activado durante el proceso de control es el mecanismo “Supervisor del Conflicto”, función que los autores atribuyen al córtex cingulado anterior (CCA) (Carter et al., 2000; MacDonald et al., 2000). El CCA entra en acción cuando se produce un conflicto en el sistema de respuesta. Una situación de conflicto se entiende como la coactivación o solapamiento de la activación en las vías de procesamiento de dos o más unidades de respuesta. Una vez detectado el conflicto, el CCA envía una señal a un sistema neuromodulador encargado de ejercer un primer tipo de

control de carácter general-preparatorio. Esta función que sería atribuible según los autores al *locus coeruleus*, actúa en dos direcciones. Por una parte, incrementa la preparación motora aumentando la activación de las áreas encargadas de emitir respuestas. Por otra parte, el *locus coeruleus* aumenta la activación de las áreas del control selectivo. Este segundo tipo de control es ejercido por el córtex prefrontal, el cual favorece el procesamiento de la información relevante suprimiendo la irrelevante o distractora, y sesgando el procesamiento hacia una respuesta u otra. Estos dos tipos de control explicarían la puesta en marcha de acciones correctoras así como la reducción del nivel de conflicto en el sistema respuesta. La plausibilidad de este marco teórico ha sido explorada a través de modelos de redes neurales en distintas tareas cognitivas, y mediante estudios de neuroimagen funcional (Carter et al., 2000; MacDonald et al., 2000).

1.3.- MODELOS NEUROANATÓMICOS DE LA ATENCIÓN

Una vez centrado nuestro objeto de estudio, la siguiente sección revisará las aportaciones de tres de los modelos neuroanatómicos de la atención que han gozado de mayor repercusión en neurociencia cognitiva. En particular, tanto el modelo de Mesulam (1990) como el de Posner y Petersen (Posner & Petersen, 1990) se han construido sobre la base de los datos de conducta de sujetos normales y pacientes con lesiones cerebrales. En este sentido, el modelo de Corbetta y Shulman (2002) puede ser considerado, como una reelaboración moderna de estos modelos clásicos, en la que se incorporan los datos procedentes de la investigación con las modernas técnicas de neuroimagen funcional. Estos modelos han sentado las bases de muchas de las líneas de investigación actuales sobre los correlatos de activación cerebral de los procesos de control (Nobre, 2001), y de muchas de las pruebas de evaluación empleadas en la clínica para la valoración de estos aspectos de la cognición humana (Fan, McCandliss, Sommer, Raz, & Posner, 2002).

1.3.1. Mesulam (1990)

Mesulam propone un modelo basado en la idea de que la atención se sustenta en una gran red altamente interconectada y organizada. Establece una dicotomía relativa entre componentes sensoriales y motores. En cada operación de la red uno de los componentes

siempre destaca sobre el otro, pero ninguno de ellos deja de estar presente en todo momento. Para este autor la atención estaría formada de dos subsistemas cerebrales: la matriz atencional o “función de estado” y el canal atencional o “función vector” (Mesulam, 1990, 1998). La matriz atencional regularía la capacidad general de procesamiento de la información, la eficiencia en la detección de estímulos, la capacidad potencial de focalización, el nivel de vigilancia, la resistencia a la interferencia y la relación señal-ruido. Estos procesos están relacionados con lo que conocemos como el nivel de *arousal* o alerta. La función vector o canal regula la dirección de la atención en cualquiera de las diversas dimensiones: extrapersonal, mnésica, semántica, visceral, etc. Este elemento de la atención está relacionado con la capacidad de seleccionar el tipo de información a atender. Así, la mayoría de las operaciones atencionales representan una interacción entre los dos componentes señalados.

En su modelo de red atencional, Mesulam entiende la atención dirigida como una red neural distribuida en la que participarían tres componentes corticales: la corteza parietal posterior dorsolateral, la corteza prefrontal y el giro del cíngulo, respectivamente asociados a los componentes perceptivo, motor y límbico que postula su modelo. Cada uno de estos componentes formaría a su vez una red local.

1. El componente parietal suministra una representación sensorial del espacio extrapersonal. La especificidad funcional de las neuronas de la corteza parietal permite coordinar el acceso a una representación multimodal del espacio extrapersonal y modular el valor de los acontecimientos sensoriales, incrementando o disminuyendo el impacto sináptico de los grupos neuronales de dicha región.
2. El componente frontal suministra un mapa para la distribución de los movimientos de orientación y exploración: representación motora. Destaca la importancia de neuronas que se activan previamente al inicio de movimientos sacádicos cuando estos movimientos se dirigen en búsqueda de objetos relevantes. Parecen intervenir en la planificación y organización espacial de la exploración ocular.
3. Las neuronas del giro cíngulo aportan un mapa para la asignación de valor a las coordenadas espaciales, a modo de representación motivacional.

Además de todo esto, la atención selectiva o dirigida contaría con una contribución adicional. Se trata de las proyecciones troncoencefálicas y talámicas del sistema reticular activador hasta los tres componentes citados. Este *input* sería importante para modificar la tendencia de activación o el nivel de *arousal* en cada una de las regiones corticales. Mesulam señala que los procesos de integración no se llevan a cabo exclusivamente en los niveles cercanos al *input*, sino que es más probable que se organicen de forma jerárquica en los diferentes estadios del procesamiento controlado o automático (Mesulam, 1998).

1.3.2. Posner y Petersen (1990)

En el modelo de Posner y Petersen (1990) de la atención, recientemente actualizado (Fernández-Duque & Posner, 2001), los autores proponen la existencia de tres redes neurales anatómica y funcionalmente independientes responsables de los procesos atencionales. A pesar de su independencia anatómica y funcional, estas redes también pueden interactuar durante la respuesta a estímulos, por lo que se considera que estas redes mantienen una relación funcional. Dos de estas redes se encontrarían anatómicamente distribuidas por el córtex cerebral anterior (i.e., la red de vigilancia y red ejecutiva). La tercera de estas redes, la red de orientación de la atención, estaría distribuida por las regiones posteriores de la corteza cerebral (Posner & Petersen, 1990).

En primer lugar, la red de orientación estaría implicada en la selección de la información sensorial y sustentaría la atención visoespacial. Las tareas empleadas para la evaluación funcional de esta red implican preferentemente, bien la búsqueda de un estímulo particular en una escena con distractores (tareas de búsqueda visual, del inglés "*visual search tasks*"), o bien la señalización de una localización espacial a la que el sujeto deberá atender con posterioridad (tareas de orientación encubierta, del inglés "*covert orienting tasks*"). Las áreas cerebrales implicadas en esta red serían el córtex parietal, el giro precentral, la corteza oculomotora frontal, los colículos superiores y el tálamo. Los autores señalan que los cambios exógenos (espaciales) en la orientación de atención, promoverían la activación de esta red de orientación.

En segundo lugar, la red de vigilancia cumple la función de generar y mantener el estado de alerta de los individuos, y por lo tanto, sustenta el aspecto que podemos denominar de

“atención sostenida”. Las tareas que demandan dicha vigilancia, como las tareas de ejecución continua, se asume que incrementan la activación de una red fronto-parietal derecha. Los datos clínicos sugieren así mismo, que las lesiones frontales derechas alteran la habilidad de los pacientes para mantener de forma voluntaria la atención y las lesiones parietales derechas alteran las funciones de alerta y orientación.

Por último, la atención ejecutiva desempeña su papel en tareas de cambio, control inhibitorio, resolución de conflictos, detección de errores y localización de recursos atencionales. Participa en la planificación, el procesamiento de estímulos novedosos y en la ejecución de nuevas conductas. Los estudios de neuroimagen han mostrado la activación de una extensa red de áreas cerebrales entre las que destacarían el cíngulo anterior y el área motora suplementaria, el córtex orbitofrontal, córtex prefrontal dorsolateral y ciertas porciones de los ganglios basales y el tálamo.

1.3.3.- Corbetta y Shulman (2002)

El modelo de control atencional de Corbetta y colaboradores (Corbetta & Shulman, 2002; Shulman et al., 2004) puede considerarse en buena medida heredero de algunos de los conceptos y paradigmas experimentales manejados por los modelos de Posner y Petersen (1990) y Mesulam (Mesulam, 1990). La aportación fundamental de estos autores ha consistido en la incorporación de los resultados de la neurofisiología animal y de la neuroimagen funcional en humanos a la noción de redes atencionales distribuidas pero en interacción.

Estos autores proponen la existencia de dos redes cerebrales parcialmente independientes que desempeñan dos tipos de funciones diferentes y complementarias a la vez, en el control de la atención. Uno de esos sistemas integraría partes de la corteza intraparietal y del surco frontal superior, y estaría implicada en los mecanismos de selección de estímulos y respuestas en virtud de las metas del individuo o de manera voluntaria (sistema *top-down*). El otro sistema, que incluye el córtex tèmpero-parietal y la corteza frontal inferior, lateralizado en el hemisferio derecho, estaría especializado en la detección de estímulos conductualmente relevantes, y en particular aquellos salientes, inesperados o novedosos.

Este sistema ventral fronto-parietal interactuaría con la red dorsal fronto-parietal a modo de “cortocircuito”, redirigiendo la atención a los eventos novedosos.

De este modo, la extensa red fronto-parietal dorsal, y en particular estructuras como el surco intraparietal (SIP) y los campos oculares frontales (FEF), tendría la función de generar *sets* atencionales (entendidos como la selección de estímulos-respuestas dirigidos por las metas) y aplicar dichos *sets* durante el procesamiento de los estímulos. Este sistema correspondería, según los mismos autores, a los componentes parietal y frontal de las redes atencionales del modelo de Mesulam (1990), y extiende a través de los FEF la función de “orientación” postulada en el sistema atencional posterior del modelo de Posner y Petersen (1990). En resumen, este sistema sería el responsable del establecimiento de conexiones entre la información sensorial relevante y las representaciones motoras adecuadas.

El segundo sistema, fronto-parietal ventral, y en particular estructuras como la unión tétoro-parietal (UTP) y el córtex prefrontal ventral (CPV), tendría la función de detectar estímulos conductualmente relevantes y funcionaría como un mecanismo de alerta o como un mecanismo de “cortocircuito” del primer sistema, cuando dichos estímulos son detectados fuera del foco de procesamiento. Mientras la interacción entre SIP y UTP sería responsable de la generación de la interrupción del procesamiento, el componente CPV sería responsable de la evaluación de la novedad de los estímulos. En contra de lo que ocurre en la red fronto-parietal dorsal, esta red no participaría de la generación o el mantenimiento de los *sets* atencionales.

El tipo de tareas paradigmáticas en la evaluación de los mecanismos de control *top-down* serían aquellas empleadas para el estudio de la orientación espacial de la atención en los que las señales previas a la aparición del estímulo diana (p.ej. una flecha) orientarían la atención de los sujetos hacia los aspectos relevantes del estímulo que se presentarán a continuación. En este sentido, estos autores señalan la necesidad de establecer una distinción entre las señales de control para la generación y el mantenimiento de *sets* atencionales (o representación anticipada de las características que deben atenderse), y las consecuencias *top-down* de la activación de ese *set* particular sobre la actividad evocada por los estímulos diana que los sujetos deben detectar o identificar. De este modo, una vía posible en el estudio de unas y otras señales sería el empleo de paradigmas que establezcan una separación temporal entre la fase de preparación o de establecimiento del *set* atencional, y la

fase de respuesta cerebral a los estímulos diana (Corbetta, Kincade, Ollinger, McAvoy, & Shulman, 2000; Corbetta & Shulman, 2002).

Entre los paradigmas comúnmente empleados para la evaluación de la red de control involuntario o dirigida por los estímulos, cabe destacar los paradigmas *oddball* de novedad en los que la aparición de señales distractoras inesperadas interrumpe la ejecución de la tarea principal que realizan los sujetos (ver descripción detallada en las secciones posteriores).

1.4.-RESUMEN INTERMEDIO

Los modelos de control revisados en esta sección no sólo no resultan incompatibles entre sí, sino que además muestran la evolución del concepto de control desde los constructos cognitivos más abstractos a los fenómenos fisiológicos observables. En este sentido, el modelo de Norman y Shallice (1986) representa el estadio más temprano, pero sin duda no el menos acertado, de la definición de un modelo de control cognitivo derivado de la observación clínica y de los experimentos conductuales. Una de las principales aportaciones de John Duncan a este respecto ha consistido en establecer una relación entre subcomponentes del modelo y estructuras cerebrales específicas. Tomando las aportaciones de la neurofisiología en primates, Earl Miller abre la puerta al esclarecimiento de los mecanismos neuronales responsables del control de la conducta centrandose su explicación en el papel del córtex prefrontal en la dirección de la competición entre vías de procesamiento. En sintonía con el modelo de Miller sobre la función del córtex prefrontal, el modelo de Jonathan Cohen y colaboradores supone un paso más en el establecimiento de una organización funcional dentro del córtex prefrontal. La confluencia tácita de todos estos modelos, se pone de manifiesto en la publicación de la revisión teórica de Miller y Cohen del año 2001, donde se presenta la *Teoría Integradora de la Función del Córtex Prefrontal* (Miller & Cohen, 2001). Esta última propuesta trata de armonizar la información de una cantidad ingente de datos procedentes de distintos ámbitos entre los que podrían destacarse algunos como la psicología cognitiva (Baddeley, 1986; Logan, Zbrodoff, & Foster, 1983; Shallice, 1988), la neuropsicología clínica (Corbetta & Shulman, 2002; Luria, 1969; Milner, 1963; Stuss & Benson, 1986), la electrofisiología humana (Knight, 1984; Knight, 1997), la fisiología animal (Goldman-Rakic & Schwartz, 1982), los modelos computacionales (Dehaene & Changeux, 1991, 1996), o la neuroimagen funcional (i.e., Barch et al., 1997;

MacDonald et al., 2000). Así mismo, el trabajo recoge las aportaciones teóricas de diversos modelos teóricos previos (Bechara, Damasio, Tranel, & Damasio, 1997; Desimone & Duncan, 1995; Fuster, 1989; Posner & Snyder, 1975). Los modelos de atención revisados en la segunda parte de este capítulo, suponen un nivel de sofisticación superior de los modelos originales, puesto que incorporan la noción de control dentro de una perspectiva más amplia de la función cerebral. En este sentido, las estructuras responsables de la implementación del control interactuarían con subsistemas específicos para guiar la conducta en situaciones novedosas, de conflicto o altamente complejas. En general, estas otras regiones incluirían áreas posteriores responsables de representar y seleccionar los aspectos de la información que deben ser atendidos y las áreas anteriores implicadas en la planificación y organización de los movimientos adecuados para poner en marcha las conductas adecuadas (Corbetta & Shulman, 2002; Mesulam, 1990; Posner & Petersen, 1990). A continuación se revisarán algunos de los resultados de neuroimagen obtenidos a partir de diversos paradigmas, y sobre los que se han sustentado las recientes propuestas de la existencia de dos redes fronto-parietales implicadas en la implementación de diferentes mecanismos de control (*top-down* y *bottom-up*). El primer apartado del Capítulo 2 presentará una breve revisión sobre uno de los paradigmas más empleados en el estudio de los procesos de control *top-down* o paradigmas de orientación espacial endógena de la atención. El segundo apartado del Capítulo 2 describirá los principales resultados obtenidos mediante los paradigmas de distracción, como uno de los procedimientos más empleados en la evaluación de las regiones cerebrales implicadas en los procesos de control *bottom-up*. Esta exposición servirá como punto de partida para establecer un puente de conexión empírica y conceptual entre los mecanismos de control propuestos en los modelos teóricos delineados en el presente capítulo, y los mecanismos de control postulados en los modelos teóricos que explican los resultados de los paradigmas de cambio de tarea.

CAPÍTULO 2

CORRELATOS NEURALES DE LOS PROCESOS DE CONTROL

CAPÍTULO 2. CORRELATOS NEURALES DE LOS PROCESOS DE CONTROL

2.1.- CORRELATOS NEURALES DEL CONTROL ENDÓGENO (TOP-DOWN) EN PARADIGMAS DE ORIENTACIÓN ESPACIAL

Algunos autores han señalado que los paradigmas de orientación visuo-espacial de la atención han sido probablemente las primeras pruebas y las más empleadas, en el estudio de los correlatos neurofuncionales de la atención (Nobre, 2001). En su forma típica, en estas tareas los sujetos deben responder a los estímulos diana que aparecen al lado derecho o izquierdo de una pantalla. Al inicio de cada ensayo, y antes de la presentación del estímulo diana, una señal visual informa sobre el lugar donde aparecerá de forma más probable el siguiente estímulo diana. La lógica subyacente al procedimiento es que, la atención puede ser dirigida de manera controlada hacia una u otra localización de manera “exógena” (p.ej., mediante un destello de luz en la localización que debe atenderse), o bien de manera “endógena” (p.ej. mediante una flecha centrada en la pantalla señalizando el lugar que debe atenderse). En la mayoría de los experimentos el estímulo diana tiene una probabilidad más elevada de aparecer en la localización señalizada (“ensayo válido”), que en una localización distinta a la señalizada (“ensayo no válido”). También se suele introducir un número de ensayos control sin ninguna señalización (“ensayo neutro”). El resultado conductual más común consiste en que los sujetos responden más rápidamente ante los estímulos diana que aparecen en la localización previamente señalizada que ante aquellos que son señalizados de manera “no válida”. De este modo, la atención estaría primando el procesamiento de las señales originadas en localizaciones indicadas como potencialmente relevantes (Posner & Petersen, 1990).

Ya los primeros estudios neuropsicológicos en pacientes con dificultades de orientación espacial de la atención relacionaban la presencia de dichos déficits con la alteración en las regiones posteriores del córtex parietal, los campos motores oculares y el córtex cingulado anterior (Mesulam, 1990). La incapacidad para atender a un hemisferio del espacio manifestado por los pacientes con heminegligencia, ha sido relacionada con lesiones del lóbulo parietal inferior y la unión tèmpero-parietal (Mesulam, 1999). Uno de los primeros antecedentes en el estudio de la activación cerebral relacionada con la ejecución de este tipo de tareas fue el realizado por Mangun y Hillyard con PE mediante el empleo de una tarea

de discriminación del tamaño de los estímulos diana pre-señalizados mediante señales endógenas (Mangun & Hillyard, 1991). Sin embargo no fue hasta poco después, cuando el empleo de PET por el grupo de Corbetta permitió la descripción de la red cerebral involucrada en la ejecución de estas tareas (Corbetta, Miezin, Shulman, & Petersen, 1993). Los autores emplearon un paradigma de orientación espacial con señales periféricas y varias condiciones control. Los resultados pusieron de manifiesto la implicación de una extensa red de activación cerebral que incluía el córtex parietal posterior, y la corteza frontal lateral superior. Además, también se registró activación en regiones frontales mediales como el córtex cingulado anterior y el área motora suplementaria en todas las condiciones atendidas. En general, este patrón de activación fronto-parietal ha sido replicado en los estudios que han empleado señales centrales (Gitelman et al., 1999). Los estudios PET y RMf posteriores, no sólo han confirmado el papel de estas estructuras en la orientación espacial de la atención, sino que han delimitado con mayor precisión la localización de estas regiones. Según recientes revisiones (Kastner & Ungerleider, 2000; Nobre, 2001) la implicación del córtex parietal estaría restringida en torno a las regiones del surco intraparietal y el lóbulo parietal superior, variando en función de las demandas de la tarea. En cambio, la activación del lóbulo frontal tendría lugar en el córtex cingulado anterior y en las regiones frontal y suplementaria de los campos oculares frontales. También parecen estar implicados el córtex temporal superior-posterior, así como determinados núcleos talámicos y porciones del cerebelo.

El interés de muchos de los trabajos posteriores ha recaído de forma especial en el tipo de activación generada por las señales contextuales que dirigen la atención, en contraposición al patrón de activación observable durante el procesamiento de los estímulos diana. Tras esta lógica se pone de manifiesto la distinción entre la activación relacionada con el control de la generación y mantenimiento de un *set* atencional (o representación anticipada de las características que deben atenderse), y la activación relacionada con las consecuencias de dicha modulación *top-down* sobre el procesamiento de los estímulos diana. De esta forma, el empleo de las mismas tareas experimentales de orientación espacial de la atención han permitido estudiar los correlatos de activación cerebral durante los procesos de control endógeno generados por las señales contextuales que dirigen dichos cambios en la atención.

Los primeros estudios con PE sobre el procesamiento de las señales contextuales revelaron la presencia de un componente negativo en torno a los 240 ms tras la aparición de dicha señal, y cuya distribución topográfica sobre el cuero cabelludo era posterior y contralateral al campo visual señalado (Yamaguchi, Tsuchiya, & Kobayashi, 1994). Esta activación inicial se desplazaba hacia las regiones anteriores con el transcurso del tiempo. A los 500 ms dicha negatividad permanecía en torno a las regiones t mporo-parietales derechas independientemente de la localizaci n marcada por la se al. Estos resultados iniciales indicaron que los procesos de selecci n espacial daban comienzo en las regiones posteriores, y que otras regiones resultaban implicadas en los instantes posteriores y de manera serial (Yamaguchi et al., 1994). Estos resultados iniciales tambi n aportaron una idea m s precisa sobre la din mica espacio-temporal de activaci n de la red de orientaci n espacial. Mediante el uso de mayor n mero de electrodos de registro y de algoritmos de localizaci n de fuentes m s precisos, los trabajos con PE posteriores han venido replicando estos resultados mejorando la resoluci n espacial de los primeros estudios (Hopf & Mangun, 2000; Nobre, Sebestyen, & Miniussi, 2000).

M s recientemente, no cabe duda de que las t cnicas de neuroimagen funcional con una alta resoluci n espacial han permitido obtener una mayor informaci n sobre la red neuroanat mica implicada en el procesamiento de las se ales contextuales. En esta l nea algunos investigadores han establecido comparaciones entre el patr n de actividad cerebral durante la fase de se alizaci n y durante la fase de respuesta a la diana como v a para esclarecer el mapa de regiones cerebrales responsables del control y aquellas otras regiones sobre las que operan dichos procesos (Hopfinger, Buonocore, & Mangun, 2000). En un reciente estudio con MEG, los autores emplearon un dise o donde la aparici n de se ales centrales visuales (flechas) informaba con una alta probabilidad (84 %) a los participantes de la localizaci n de est mulos diana que ser n presentados en uno de los dos o dos (Gomez et al., 2004). El an lisis de la activaci n cerebral a las se ales revel  la implicaci n de una red neural en la que participaban la corteza cingulada posterior, las cortezas parietales posteriores, la circunvoluci n temporal superior y la corteza motora. La lateralizaci n de esta actividad dependi , en general, de la orientaci n espacial de la se al. En particular, los resultados de activaci n durante latencias m s tard as del intervalo entre la aparici n de la se al visual y la diana auditiva indicaron la presencia de una fuente de activaci n en torno a las regiones centrales, seguida de un campo magn tico de baja frecuencia cuya topograf a result  comparable con la de un campo auditivo evocado (M1).

De este modo parecería que las áreas motoras y sensoriales necesarias para el procesamiento de la diana esperada se activarían en anticipación de la misma mejorando el rendimiento conductual (reducción de los tiempos de reacción).

Para muchos autores, la comparación más adecuada a la hora de tratar de establecer una disociación entre los mecanismos de control *top-down* y los mecanismos de control *bottom-up* durante las tareas de orientación espacial, sería el estudio de las diferencias de activación producidas por señales centrales *versus* periféricas. La naturaleza exógena de los procesos de control inducidos por las señales periféricas difiere de la de las señales centrales. En este sentido, la forma en la que aparecen las señales periféricas podría por sí misma capturar la atención de manera automática. De hecho los efectos conductuales de validez con señales periféricas (es decir, las respuestas más rápidas a los ensayos válidos que a los no válidos) pueden reproducirse en circunstancias en las que las señales sólo predicen la correcta localización de la diana en el 50 % de los casos, o incluso cuando la aparición de las dianas es más probable en la localización no señalizada (Mueller & Rabbitt, 1989). Además, la manipulación del intervalo temporal (ISI) entre la señal y la diana en ambos tipos de señales genera resultados experimentales diferentes. Las señales periféricas tienen un efecto facilitador de la atención, y mejoran los tiempos de reacción a las dianas, cuando los intervalos señal-diana son cortos (inferiores a 350 ms). Por el contrario, cuando dicho intervalo es largo, los tiempos de reacción a localizaciones previamente atendidas aumentan para los ensayos válidos frente a los no válidos. A este último efecto se le ha denominado inhibición de retorno (Posner & Cohen, 1984). En cambio, las señales centrales o endógenas no producen inhibición de retorno y los efectos atencionales que generan son independientes del intervalo de tiempo transcurrido entre la señal y el objetivo (Yamaguchi et al., 1994).

Un reciente trabajo de revisión sobre estudios de neuroimagen en tareas de orientación espacial, ha abordado en detalle la cuestión del tipo de activación cerebral relacionada con ambos tipos de señales contextuales (Nobre, 2001). Para ello, la autora menciona los resultados de diversos trabajos en los que se empleó PET (Tomografía por Emisión de Positrones) y RMf (Resonancia Magnética Funcional), para esclarecer la existencia de redes cerebrales independientes en el procesamiento de los dos tipos de señales contextuales. A modo de ejemplo, a continuación se resumen los resultados de uno de los estudios más representativos realizados con RMf (Kim et al., 1999). En el experimento de Kim y

colaboradores (1999), los cambios voluntarios de la atención fueron dirigidos mediante señales centrales indicando la localización más probable de la diana. El porcentaje de ensayos válidos fue de un 80 % del total de los ensayos de la prueba. Por su parte, los cambios automáticos en la atención fueron propiciados mediante destellos periféricos que no informaban sobre la localización de la diana (50 % de validez).

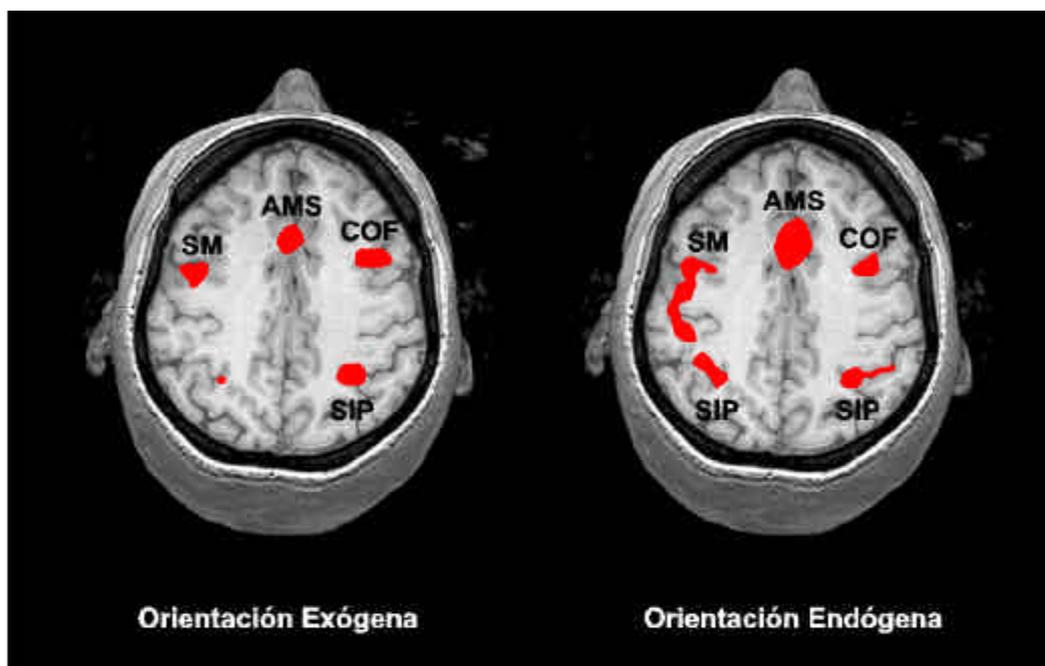


Figura 3. Áreas cerebrales implicadas en la orientación espacial de la atención durante la presentación de señales exógenas (izquierda) y endógenas (derecha). Ambos tipos de señales activaron un patrón común de regiones entorno al área motora suplementaria (AMS), los campos oculares frontales (COF), el surco intraparietal (SIP) y la corteza sensoriomotora (SM) (adaptado de Nobre, 2001; Fig. 1).

Los intervalos entre las señales y las dianas fueron ajustados con el fin de lograr efectos atencionales significativos tanto para las señales centrales (200-800 ms), como para las señales periféricas (100-200 ms). Como medida para maximizar los potenciales efectos los autores sólo incluyeron en los análisis de activación los resultados de aquellos sujetos que mostraron efectos atencionales significativos en el análisis de su conducta. Pese a las aparentes diferencias en la naturaleza de los cambios entre las dos condiciones experimentales, los patrones de activación de las señales exógenas y endógenas mostraron un extenso solapamiento de regiones corticales en torno a la ya mencionada red parietal-frontal. Las regiones comunes activadas incluyeron el surco intraparietal del córtex parietal posterior, los campos oculares frontales, el área motora suplementaria, el córtex cingulado,

la corteza prefrontal dorsolateral y las áreas sensoriomotoras y visuales (Kim et al., 1999). A la vista de estos y otros resultados similares (Koski, Paus, Hofle, & Petrides, 1999; Nobre et al., 1997; Rosen et al., 1999), la conclusión de Nobre (2001) es que tanto las señales que dirigen la atención espacial de manera endógena, como las señales que lo hacen de forma exógena, activan en buena medida la misma red neuronal en las áreas parieto-frontales (Figura 3).

2.2.- CORRELATOS NEURALES DEL CONTROL EXÓGENO (BOTTOM-UP) EN PARADIGMAS DE DISTRACCIÓN

El estudio de las distracciones ha sido considerado por muchos autores una alternativa útil para el estudio de los procesos de control exógeno. Y es que los estímulos que sobresalen del contexto tienden a “capturar” nuestra atención, al menos de manera inicial, sin que aparentemente necesitemos dirigirla intencionadamente. Según William James “En la atención involuntaria de tipo sensorial inmediata los estímulos son bien una impresión sensitiva, muy intensos, voluminosos, o repentinos; o bien son estímulos instintivos, o percepciones la cuales, por su naturaleza más que por la mera fuerza, apelan a algunos de nuestros impulsos congénitos... estos estímulos varían entre especies diferentes, y los más destacados en los humanos son: cosas extrañas, en movimiento, animales salvajes, cosas brillantes, cosas bonitas, cosas metálicas, soplidos, sangre, etc.” (James, 1890) (citado en Corbetta & Shulman, 2002). Quizá una de las tareas más empleadas para estudiar los mecanismos de orientación exógena no espacial de la atención, sean los paradigmas *oddball* de tres estímulos, y en particular, los paradigmas *oddball* de la novedad en sus diferentes variantes.

Dichos paradigmas son una modificación de las tareas *oddball* de detección de estímulos clásicas, en las que se presenta a los sujetos un estímulo frecuente o “estándar” que debe ser ignorado, y un estímulo diana infrecuente (*oddball*) al que los sujetos deben responder. En las tareas *oddball* de novedad entra en juego un tercer estímulo infrecuente denominado “novedoso”, que aparece de forma inesperada en medio de la secuencia de estímulos estándar y *oddball*, y sobre el cual no se había advertido a los sujetos (Polich, 2003b).

La publicación a mediados de los años 70 de dos trabajos (Courchesne et al., 1975; Squires et al., 1975), desveló la relación entre un componente de los PE y la ocurrencia de eventos

novedosos en el ambiente. En el estudio de Courchesne (1975), los autores descubrieron que la presentación aleatoria de estímulos visuales irreconocibles en mitad de una secuencia de estímulos diana familiares infrecuentes y de estímulos estándar familiares frecuentes evocaron un potencial positivo de latencia en torno a los 300 ms, y que por ello fue denominado P3 (Courchesne et al., 1975). Esta respuesta cerebral se distribuía en el cuero cabelludo por las regiones fronto-centrales, en comparación con el componente P300 evocado por los estímulos diana cuya distribución era eminentemente parietal (Sutton, Braren, Zubin, & John, 1965). Mientras que el componente P300 generado por los estímulos diana fue relacionado con la puesta en marcha de las operaciones necesarias para la toma de decisiones y la generación de las respuestas, el potencial “P3 de novedad” fue interpretado como la respuesta involuntaria de orientación de los lóbulos frontales ante eventos inesperados. Un segundo ejemplo de componente P3 con distribución fronto-central denominado “P3a” fue el medido por estos mismos autores en la modalidad auditiva durante la ocurrencia de variaciones improbables de la intensidad o la frecuencia de estímulos intercalados durante una tarea *oddball* (Squires et al., 1975). Los autores diferenciaron entre un componente “P3a” temprano (con una latencia media de 240 ms) generado por la aparición de los cambios infrecuentes e impredecibles de la estimulación física, y un componente “P3b” tardío (con una latencia media de 350 ms) que ocurría sólo cuando los sujetos atendían de forma activa a los tonos (Squires et al., 1975).

A partir de estos estudios, los investigadores han venido aceptando la idea de que tanto la respuesta P3a, como la P3 de novedad reflejan la activación de un red cerebral implicada en algún aspecto de la respuesta de orientación dirigida por los estímulos distractores (Friedman et al., 2001; Polich, 2003a; Soltani & Knight, 2000). La evidencia directa sobre la relación de identidad entre estos dos componentes (P3a y *Novelty* P3) procede de estudios como el de Simons (2001) donde el uso de los paradigmas originales de Courchesne y colaboradores (1975) y de Squires y colaboradores (1975) con la metodología del análisis factorial, sustenta la idea de que se trataría de la misma respuesta cerebral. En la caracterización de la respuesta P3a se ha señalado la presencia de, al menos, dos sub-componentes de aparición sucesiva. El primero sería más temprano y mostraría una distribución fronto-central (aspecto anterior de la P3a), y el segundo sería más tardío y se distribuiría sobre regiones centro-parietal (aspecto posterior de la P3a). Ambos sub-componentes parecerían modularse de forma relativamente independiente lo que ha llevado a proponer que ambos aspectos reflejarían procesos cognitivos distintos (Fabiani &

Friedman, 1995; Friedman et al., 2001; Katayama & Polich, 1998; Knight, 1996; Polich, 2003a; Simons et al., 2001; Soltani & Knight, 2000; Spencer, Dien, & Donchin, 2001).

La localización de los generadores neurales de la respuesta P3a y, por extensión, de los procesos cognitivos subyacentes al procesamiento de los estímulos distractores y novedosos, ha sido abordada a partir de una extensa gama de procedimientos experimentales. Entre ellos destacan los estudios de análisis de las fuentes generadoras de los PE (Spencer, Dien, & Donchin, 1999), estudios de PE en sujetos con lesiones cerebrales (Daffner et al., 2000; Daffner et al., 2003; Knight, 1984; Knight, 1996; Knight, Scabini, Woods, & Calyworth, 1989), estudios de registro de los PE intracraniales (Baudena, Halgren, Heit, & Clarke, 1995; Halgren, Baudena, Clarke, Heit, Liegeois et al., 1995; Halgren, Baudena, Clarke, Heit, Marinkovic et al., 1995), o a través de la obtención de mapas de densidad de corriente (Fabiani & Friedman, 1995; Schroger, Giard, & Wolff, 2000; Yago, Escera, Alho, Giard, & Serra-Grabulosa, 2003). Como resultado de estos trabajos, recientes revisiones han señalado la existencia de una red fronto-parietal implicada en la generación de la respuesta P3a. Entre otras estructuras, juegan un papel muy relevante la circunvolución frontal inferior, la corteza cingulada anterior, el hipocampo y la unión tèmpero-parietal (Friedman et al., 2001; Soltani & Knight, 2000). Por su parte, los estudios de neuroimagen funcional durante el procesamiento de distractores han venido replicando este patrón de resultados (Friedman et al., 2001; Herrmann & Knight, 2001; Polich, 2003b; Soltani & Knight, 2000).

A modo de ejemplo, mencionaremos los resultados de un reciente estudio en el que el uso combinado de PE y RMf durante la ejecución de una tarea *oddball* visual de tres estímulos, ha permitido establecer la relación entre los resultados electrofisiológicos y los de neuroimagen funcional (Bledowski, Prvulovic, Goebel, Zanella, & Linden, 2004). Los estímulos diana, distractores y estándar empleados por estos autores fueron presentados de manera aleatoria con probabilidades de 0.05, 0.05 y 0.9, respectivamente. La tarea de los sujetos consistió en responder a los estímulos diana infrecuentes tan rápido como fuera posible mediante la pulsación de un botón. En concordancia con los estudios previos, los resultados del análisis de los PE mostraron la aparición de un componente P3a en respuesta a los estímulos distractores con un máximo de activación en torno a las regiones fronto-centrales. En cambio, los estímulos diana generaron un componente P3b cuya distribución alcanzó su máximo en las regiones posteriores (Bledowski et al., 2004). Los

datos de RMf indicaron que los estímulos con menor probabilidad de aparición (distractores y dianas) generaron un patrón de activación común en torno a las regiones frontales y parietales inferiores (circunvolución frontal inferior/media y lóbulo parietal inferior/unión tèmoro-parietal). Además, cuando los distractores fueron comparados con los estímulos diana desvelaron la implicación específica de córtex prefrontal dorsolateral, la corteza prefrontal ventro-lateral, los campos frontales oculares y porciones del lóbulo parietal superior.

En conclusión, los autores señalan que los resultados apoyan la existencia de una red cerebral fronto-parietal ventral, implicada en la detección de eventos raros en la que entre otras regiones, cobrarían especial importancia porciones del córtex prefrontal ventral y la unión tèmoro-parietal. Los procesos cognitivos responsables de esta red estarían en relación con la respuesta de orientación. Esta es definida como un mecanismo atencional involuntario (reflejo) que se activaría cuando un estímulo es evaluado como nuevo/saliente o altamente significativo. Por su parte, la implicación de estructuras como la corteza cingulada anterior en los estudios de RMf con este tipo de paradigmas ha sido vinculada bien con los procesos de iniciación o bien de inhibición de las respuestas motoras (Clark, Fannon, Lai, Benson, & Bauer, 2000; Kiehl, Laurens, Duty, Forster, & Liddle, 2001).

Pero el estudio del significado funcional preciso de la activación de esta red procede en buena medida de los trabajos con PE en los que se ha tratado de relacionar las distintas manipulaciones experimentales de la tarea con la forma en que se modulan los distintos aspectos espaciales (distribución o amplitud) y temporales (latencia) de la respuesta P3a.

De acuerdo a algunos autores, los intentos explicativos sobre el significado funcional de la respuesta de este sistema podrían resumirse en cuatro: La explicación de la novedad, la del cambio atencional, la de la inhibición y la del cambio de tarea (Dien, Spencer, & Donchin, 2004). Revisaremos a continuación las aportaciones de las tres primeras explicaciones, para abordar en detalle la explicación del cambio de tarea en el Capítulo 3. La explicación de la novedad, es probablemente una de las primeras y más extendidas. En ella se presenta el componente P3a como parte de un mecanismo general de la respuesta de orientación automática ante estímulos novedosos inesperados. Los paradigmas *oddball* de novedad han sido los más frecuentemente empleados desde esta perspectiva funcional de la P3a (Fabiani & Friedman, 1995; Knight, 1996). Tanto el decremento de la amplitud del aspecto anterior

de la onda P3a, como el incremento de su aspecto posterior con la repetición continuada de los estímulos novedosos, son consistentes con la visión de que una vez que un estímulo ha sido categorizado como novedoso la respuesta de orientación hacia el mismo no será necesaria en lo sucesivo o será requerida en menor medida (Courchesne, 1978; Friedman et al., 2001). Debe señalarse que el concepto de novedad desde esta perspectiva enfatiza los aspectos físicos de la estimulación.

En segundo lugar, la explicación del cambio atencional, puede ser considerada una sofisticación de la explicación de la novedad, en la medida en que aporta información del significado cognitivo de este componente. En particular, para los autores centrados en este enfoque, la P3a podría reflejar el cambio involuntario de la atención o la captura dirigida por los estímulos (*bottom-up*) hacia eventos llamativos, contextualmente inesperados, o estímulos novedosos complejos (Escera, Alho, Winkler, & Naatanen, 1998; Escera, Corral, & Yago, 2002; Escera, Yago, & Alho, 2001; Schroger, 1996). Una de las evidencias en favor de esta interpretación procede de la observación de un incremento lineal de la P3a en función de la magnitud del cambio de las propiedades físicas de los estímulos irrelevantes de la tarea (Yago, Corral, & Escera, 2001). Pero incluso en ausencia de cambios físicos de la estimulación, los estímulos infrecuentes pueden evocar actividad P3a cuando resulta difícil discriminar entre el estímulo diana y el estímulo estándar del paradigma *oddball* (Comerchero & Polich, 1998, 1999; Katayama & Polich, 1998). Estos resultados serían compatibles con una explicación de la P3a en términos de interrupción, o cambio del foco de la atención desde una tarea principal hacia un estímulo distractor, incluso cuando este estímulo no resulta físicamente novedoso.

En tercer lugar, la explicación de la inhibición ha aparecido ligada a otra de las variantes de los paradigmas *oddball* también denominados paradigmas *Go /No Go*. En estas tareas, la probabilidad de aparición de los estímulos diana suele ser mucho mayor que la de las dianas en las tareas *oddball* convencionales. De esta forma, la tendencia de respuesta de los sujetos aumenta, p.ej., con un ratio de 50/50 % de estímulos estándar (*No Go*) y diana (*Go*). Los estímulos *No Go* típicos, frecuentes y fáciles de reconocer tienden a generar un potencial P3a con amplitud máxima sobre las regiones fronto-centrales, en comparación con el componente P3b parietal generada por los estímulos *Go* frecuentes (Falkenstein, Koshlykova, Kiroj, & Hoormann, 1995; Kok, Ramautar, De Rooter, Band, & Ridderinkhof, 2004; Pfefferbaum, 1985; Tekok-Kilic, Shucard, & Shucard, 2001). En estos estudios

normalmente el componente P3a se denomina “*No Go P3*”, ya que los sujetos no deben responder a los estímulos que elicitán el componente. De este modo, una posibilidad es que la P3a esté reflejando la puesta en marcha de algún mecanismo inhibitorio de la estimulación distractora o de las tendencias de respuesta erróneas.

CAPÍTULO 3

PARADIGMAS DE CAMBIO DE TAREA

CAPÍTULO 3. PARADIGMAS DE CAMBIO DE TAREA

Frente a los paradigmas clásicos empleados para el estudio de diferentes procesos de control cognitivo, el resurgimiento relativamente reciente de los paradigmas de cambio de tarea, ha despertado un gran interés por parte de los estudiosos de los procesos de control cognitivo como una vía alternativa de indagar en las bases cerebrales de estas operaciones. A lo largo de la primera sección del presente capítulo describiremos las principales características de estos paradigmas y el tipo de operaciones de control implicadas en su ejecución. En la segunda sección de este capítulo se revisarán algunos de los principales resultados de activación cerebral de los estudios que han empleado estas tareas experimentales, lo cual permitirá establecer el marco histórico y conceptual de la presente investigación.

3.1.- CONCEPTO DE SET DE TAREA

Cada objeto y evento de nuestro entorno suscita un amplio repertorio de respuestas posibles. La adecuación de nuestras potenciales respuestas varía en función de la tarea que estemos desempeñando en cada momento y de cuáles sean nuestras metas. Adoptar un *set* de tarea consiste, por tanto, en la formación de la intención de poner en marcha una de esas posibles respuestas, independientemente de lo amplio que sea el rango de alternativas (Rogers & Monsell, 1995), y para muchos esta capacidad de selección constituye una de las mejores evidencias de la existencia de mecanismos de control (Meiran, 2000). Esta reflexión pone de manifiesto que nuestras acciones no son exclusivamente controladas por los estímulos ambientales, sino que a menudo nuestras metas, incluso aquellas metas de las que no somos plenamente conscientes, son capaces de dirigir la forma particular en la que interactuamos con el ambiente. Un *set* de tarea familiar puede ser establecido desde la memoria como en el caso de una tarea de denominación de objetos. Un *set* de tarea novedoso necesita ser especificado mediante instrucciones u otros tipos de entrenamiento. En un laboratorio de Psicología Experimental el investigador suele pedir a sus sujetos que adopten *sets* de tarea novedosos, y en muchas ocasiones arbitrarios. En la ejecución de este tipo de tareas los sujetos deben secuenciar y configurar un conjunto apropiado de operaciones vinculando ciertos elementos de la “entrada” sensorial o estímulos, con otros elementos de la “salida” motora o respuestas.

Fuera del laboratorio a menudo es nuestra capacidad de representación del contexto la que nos ayuda a generar un *set* de tarea. Lo que quiere decir que siempre actuamos bajo la dirección de algún *set* de tarea. El contexto en el que un estímulo determinado ocurre es el que determinaría la predisposición a responder de una u otra forma ante cualquier estímulo concreto (Yantis, 2000). Según esta idea, el establecimiento de un *set* no tendría por qué ir asociado con una intención consciente o voluntaria, pues el contexto podría modificar una estrategia o tendencia de respuesta de forma inadvertida o inconsciente para el sujeto que responde. En este sentido los mecanismos de control no tendrían por qué ir necesariamente vinculados con nociones como la de voluntario o consciente.

3.2.- FENÓMENOS BÁSICOS DEL CAMBIO DE TAREA Y TIPOS DE PARADIGMAS

Los paradigmas de cambio de tarea han sido considerados herramientas útiles para el estudio de algunos de los mecanismos y operaciones de control necesarias para la reconfiguración de los *sets* cognitivos que conducen a la adaptación flexible de la conducta. La principal característica de un paradigma de cambio es que los sujetos deben alternar entre la ejecución de dos o más tareas. La ejecución durante las fases de cambio es comparada con la ejecución durante las fases de repetición de tarea. Un reciente trabajo de revisión ha resumido algunos de los fenómenos más comunes asociados a la ejecución de estos paradigmas experimentales (Monsell, 2003). Pese a que algunos de estos paradigmas ya han sido mencionados y otros serán mencionados en detalle en las secciones sucesivas, a continuación pasaremos a resumirlos. Uno de los fenómenos centrales descritos en los paradigmas de cambio de tarea es el denominado “coste del cambio”. Consiste en que, por lo general, las respuestas son más lentas y los errores más probables durante los ensayos de cambio que durante los ensayos de repetición. El segundo fenómeno importante descrito en relación a estas tareas es el denominado “efecto de preparación”. Si se proporciona por anticipado la información sobre la próxima tarea a realizar y el tiempo suficiente que permita la preparación, el promedio de los costes de cambio se reducirá notablemente. Un tercer efecto relacionado con el anterior es el “coste residual”, y consiste en que incluso bajo condiciones de preparación óptimas el coste de cambio no desaparece completamente. Un cuarto efecto referido en la literatura hace referencia a los “costes mixtos”. Aunque la

ejecución se recupera de forma rápida después de un cambio, las respuestas a una tarea dada en el contexto del cambio de tarea, se mantienen por lo general más lentas que cuando la misma tarea es ejecutada bajo condiciones de ausencia de cambio. Por último, uno de los efectos recientemente descritos es el “coste de reinicio” o “coste del primer ensayo”. En los paradigmas en los que los cambios son indicados mediante señales que sólo son presentadas al inicio de una serie de dianas, tanto los primeros ensayos de cambio como los primeros ensayos de repetición de las series experimentan un incremento en los tiempos de reacción respecto del resto de ensayos de la serie. Este coste de reinicio suele ser mayor sin embargo en los ensayos de cambio.

Existe toda una familia de paradigmas experimentales derivados de los experimentos originales de Jersild (1927) y Spector y Biederman (1976). A continuación mencionaremos algunas de las categorías básicas establecidas por los autores para clasificar los distintos paradigmas, así como las principales variables que estas tareas suelen manipular. Pese a que en general se ha asumido que el tipo de procesos subyacentes a todas ellas podrían ser los mismos, la utilidad de algunos de estos paradigmas está en entredicho (Logan & Bundesen, 2003). En el desarrollo del apartado siguiente comprobaremos que cada tipo de diseño presenta sus propias ventajas y limitaciones. Por este motivo, será el conjunto de datos derivados de todos los paradigmas estudiados lo que nos permitirá obtener un panorama completo a la hora de esclarecer qué aspectos podían ser responsables de la modulación de los parámetros conductuales durante el cambio de tarea. En última instancia, la vinculación entre los efectos conductuales de las manipulaciones y los patrones de activación cerebral observables en los estudios neurofisiológicos, permitiría establecer las bases anatómicas de tales operaciones. Así pues, los principales parámetros que diferencian a los distintos paradigmas serían:

Estimación del coste: En los primeros estudios de cambio de tarea la estimación del coste del cambio se realizó mediante el uso de bloques independientes de cambio y de repetición (procedimiento llamado “de tareas sucesivas”). Mientras que en unos bloques los sujetos realizaban una sola de las tareas (i.e., AAAA ó BBBB), en el otro alternaban entre dos o más tareas de manera consecutiva (i.e., ABAB). Los costes se estimaban restando el tiempo en realizar los bloques simples del tiempo empleado en realizar los bloques de cambio. Un método alternativo vino de la mano de Rogers (1995) quien introdujo el paradigma de series alternantes (del inglés *Alternating-runs paradigms*), en el que los sujetos realizaban los

cambios y las repeticiones dentro del mismo bloque de ensayos siguiendo la secuencia: AABBAABB. Esta versión permitiría estimar los costes dentro de la misma secuencia, y evitando diferencias debidas a otras variables como asimetrías en la dificultad de los bloques.

Predicción del cambio: La frecuencia del cambio de tarea dentro de una serie de ensayos consecutivos puede venir impuesta de manera fija y predecible (i.e., “cambia cada dos ensayos”), o de manera impredecible. En el segundo caso se hace necesario introducir algún tipo de evento para informar al sujeto de cuándo debe cambiar de tarea, como es el caso de las señales contextuales.

Uso de señales: Los paradigmas de cambio predecible pueden incorporar o no señales contextuales exógenas que informen a los participantes cuándo se requiere un cambio. Sin embargo, los paradigmas de cambio impredecible requerirían necesariamente de la presentación de estas señales. En general los paradigmas con señales contextuales han venido denominándose “de señalización de tarea” (del inglés *Task-cueing paradigms*).

Tipos de señales: Una de las posibles formas de clasificar el tipo de señal suministrada a los sujetos está en función de la manipulación de la cantidad de información que proporcionan estas señales sobre la siguiente tarea a realizar. En este sentido se habla de señales contextuales explícitas, cuando indican de forma inequívoca la tarea que debe realizarse a continuación (i.e., “clasifica por color”). Por su parte, las señales implícitas informan de la necesidad de implementar un cambio sin que estas proporcionen información concreta sobre la tarea que debe ser implementada (i.e., “cambia”). Tanto las señales explícitas como las implícitas pueden variar en el grado de abstracción de la información que proporcionan. No sería lo mismo que la tarea de clasificar los estímulos por su color se indicara mediante la palabra “COLOR”, que con la inicial de la palabra color, “C”, que mediante una asociación arbitraria como una señal espacial o un signo abstracto, i.e., “X”.

Modo de presentación de las señales: Los paradigmas de señalización pueden presentar una señal en cada ensayo (señalización continua), o bien una señal por cada grupo de ensayos (señalización intermitente).

Tipo de cambio a realizar: En un reciente trabajo de meta-análisis se hace mención a cinco tipos diferentes de cambios en el contexto de estos paradigmas en función del tipo de operaciones que demanden (Wager, Jonides, & Reading, 2004): Cambios en la localización, cambios entre objetos, entre atributos de los objetos, en las reglas de mapeo entre estímulos-respuestas, y cambio entre tareas. La primera categoría hace referencia a estudios en los que se comparan cambios en localizaciones espaciales frente a condiciones control comparables de no cambio. Los cambios de objeto hacen referencia a tareas en las que sólo se cambió el grupo de estímulos, o el objeto relevante al que responder (i.e., tarea de letras o tarea de números). Los cambios entre atributos hacen referencia a tareas en las que se presentan los mismos estímulos pero el cambio indica procesar una característica diferente (i.e., color o forma). Los cambios de regla incluirían aquellos cambios en los que se debe invertir el patrón de asociaciones entre los estímulos y las respuestas, pese a que tanto unos como otros sean los mismos. Por último, los cambios de tarea hacen mención a los experimentos en los que sólo cambian el tipo de respuestas a emitir o el tipo de operaciones aplicadas a los estímulos manteniéndose los mismos estímulos. Este sería el caso de la tarea de cambio tipo Stroop en la que los cambios implicarían bien leer la palabra, o bien nombrar el color de la tinta.

En las secciones sucesivas, y siguiendo la recomendación de algunos autores, se establece una distinción simple entre los conceptos de “cambio de tarea” y “cambio de *set*”. En este trabajo emplearemos el término cambio de tarea para hacer referencia al conjunto de manipulaciones experimentales previamente mencionadas. Por su parte el concepto cambio de *set* se empleará para hacer referencia a los procesos mentales responsables de implementar los cambios de tarea (Ruthruff, Remington, & Johnston, 2001). En los apartados que lo requieran se mencionará de forma explícita el tipo de manipulación específico empleado por cada autor.

3.3.- DE LOS INICIOS A LOS (MICRO) MODELOS TEÓRICOS

Una de las primeras aproximaciones a los paradigmas de cambio de tarea fue la realizada por Jersild (Jersild, 1927) al comparar los efectos de realizar listas de ensayos mixtas (con dos o más tareas), frente a realizar listas puras (con una sola tarea). En estas listas el autor presentaba a los sujetos, por ejemplo, una lista con pares de dígitos. En la condición de lista pura, los participantes debían aplicar la misma operación matemática a cada pareja de

números de la lista (p.ej., suma). En la condición de lista mixta los participantes debían alternar entre dos operaciones diferentes (p.ej., suma y resta). El resultado desveló que los participantes tardaban más tiempo en completar las listas mixtas que las listas puras, fenómeno al que se denominó “coste del cambio”. Sin embargo, este efecto de coste sólo aparecía en las listas mixtas donde los estímulos para la realización de una y otra tarea eran los mismos (p.ej., sumar y restar 3 a los dígitos) frente aquellas en las que los estímulos de las tareas eran distintos (p.ej., siendo una de las tareas sumar 3 al dígito presentado y la otra nombrar el opuesto de un adjetivo). En estos primeros trabajos ya se sugería que el tiempo extra requerido en las listas mixtas podía deberse a algún tipo de mecanismo de control ejecutivo, como la activación de las reglas usadas para realizar dos tareas sucesivas que compartieran los mismos recursos de procesamiento.

Spector y Biederman (1976) introdujeron algunos cambios en el procedimiento de “tareas sucesivas” de Jersild ampliando sus hallazgos. Estos autores describieron una disminución del tamaño del coste del cambio mediante la introducción de señales visuales que informaban a los sujetos sobre qué tarea debía ser realizada a continuación. En uno de sus experimentos los autores compararon la ejecución en una tarea en la que los sujetos debían, o bien sumar 3 a los números de dos dígitos presentados en columnas, o bien restar 3 a dichos números, o bien alternar entre sumas y restas de un ensayo al siguiente. En otro experimento, los autores añadieron señales visuales explícitas junto a los números (p.ej., “+3” o “-3”) indicando qué operación aritmética debía ser realizada en cada ensayo. Pese a que en ambos experimentos la condición de alternancia entre tareas consumió más tiempo que las condiciones puras, los costes del cambio en el experimento que empleó señales se vieron sustancialmente reducidos frente al experimento en el que los sujetos debían recuperar de su memoria la operación a realizar.

Autores como Alan Allport y colaboradores (1994) han propuesto explicaciones alternativas al fenómeno del coste del cambio. De acuerdo a la hipótesis de la “Inercia del Set de Tarea” (TSI), la presencia del coste del cambio deriva de la activación persistente de los procesos establecidos durante la ejecución de los ensayos de la tarea anterior. Este modelo propone que los costes de cambio dependen más de la tarea desde la que se cambia, que de la tarea hacia la que se cambia. Desde esta perspectiva el coste del cambio reflejaría un tipo de interferencia pro-activa de los mapas estímulo-respuesta establecidos durante la tarea previa, y que interferirían con la realización de la tarea en curso. De la

misma manera, el coste del cambio se vería reducido con el incremento del intervalo de preparación entre estímulos debido a la disipación pasiva o a la debilitación de la representación del *set* de tarea previo, más que a los procesos de reconfiguración activa. Uno de los hallazgos más sorprendentes en apoyo de esta hipótesis en los experimentos de Allport y colaboradores (1994) fue que el tamaño del coste observado cuando los participantes cambiaban entre dos tareas que implicaban estímulos diferentes (p.ej., nombrar palabras y nombrar dígitos) dependió de si los participantes habían realizado recientemente otra tarea distinta que implicara los mismos estímulos. Por ejemplo, cambiar entre las tareas de nombrar dígitos y nombrar palabras apenas produjo costes, a menos que los sujetos hubieran realizado antes una tarea de cambio distinta en la ya se presentaron dichos dígitos o palabras. La segunda evidencia a favor de la hipótesis de la interferencia procedió de la manipulación de los intervalos entre estímulos de cambio (de 20 a 1100 ms). Si el coste refleja el tiempo consumido por los procesos de reconfiguración, cabría esperar una reducción del coste durante los intervalos largos, en los que hay tiempo para reconfigurar en anticipación del siguiente estímulo de cambio, frente a los ensayos cortos. Los resultados mostraron la ausencia de diferencias de preparación entre los costes del cambio entre ensayos con intervalos cortos y largos.

Sin embargo, el procedimiento de tareas sucesivas plantea al menos dos inconvenientes derivados del hecho de que las condiciones de cambio y repetición son medidas en listas independientes. En primer lugar, resulta difícil determinar en qué medida los costes del cambio en las listas mixtas son debidos al coste del cambio *per se*, o al mantenimiento de ambos *sets* activos al mismo tiempo. En segundo lugar, el uso de listas separadas deja abierta la posibilidad de que los participantes adopten diferentes estrategias bajo condiciones de cambio y de repetición, o que simplemente una de las tareas requiera más esfuerzo que la otra (Rogers & Monsell, 1995). Con el fin de evitar estos problemas, Rogers y Monsell (1995) introdujeron el “paradigma de series alternantes” donde las condiciones de cambio y repetición se alternan dentro del mismo bloque de ensayos. Para ello los sujetos realizan un conjunto o serie de ensayos de una de las tareas (tarea A), seguido de otra serie de ensayos de la otra tarea (tarea B), así por ejemplo, AABBAABB, etcétera. De este modo, se conseguía que la mitad de los ensayos de la serie fueran de cambio (**ABBAABB**), y la otra mitad de repetición (**ABBAABB**). Los resultados obtenidos mediante distintas manipulaciones de este nuevo paradigma replicaron el fenómeno del coste del cambio, atribuido a las operaciones de control capaces de establecer y deshacer

conexiones entre módulos de procesamiento, y/o la reconfiguración de los mapas entrada-salida, de manera que el mismo tipo de entrada pudiera ser procesada de forma diferente de acuerdo a la nueva tarea. Esta idea ha recibido el nombre de hipótesis de la “reconfiguración del *set* de tarea” (TSR) (Monsell, 2003).

La hipótesis TSR concibe la reconfiguración como una “herramienta mental de cambio” que debe ponerse en marcha antes de que el proceso específico de ejecución de la tarea pueda proceder. La reconfiguración podría incluir operaciones como el cambio de la atención entre distintos atributos o elementos de la estimulación, o entre distintos criterios conceptuales, recuperando o eliminando metas o reglas condición-acción en la memoria operativa procedimental, activando diferentes *sets* de respuesta y ajustando los criterios de respuesta. Una consecuencia intuitiva de esta concepción es que el coste del cambio reflejaría el tiempo consumido por estas operaciones de control. Una de las principales evidencias en apoyo de esta hipótesis procede del ya mencionado efecto de preparación. Cuando los sujetos pueden anticipar un cambio de tarea, podrían hacer uso del intervalo entre estímulos iniciando la activación y desactivación de los *sets* relevantes e irrelevantes para la tarea siguiente, respectivamente, antes de que se presentara el siguiente estímulo para la siguiente tarea. Rogers y Monsell (1995) llamaron a esto el “componente endógeno” de la reconfiguración. Si la reconfiguración del *set* de tarea refleja un mecanismo de preparación de tipo ejecutivo, más que otro tipo de preparación más genérica e inespecífica, como la preparación motora, entonces debería afectar de forma específica a los ensayos de cambio y no a los ensayos de repetición. Esta predicción implica que el aumento del intervalo entre los estímulos debe bastar para reducir el coste del cambio. Mientras que esto resultó cierto para manipulaciones del intervalo entre bloques con diferentes intervalos (Rogers y Monsell, 1995), no se produjo preparación cuando los intervalos se manipularon dentro del mismo bloque, tal cual había sido descrito con anterioridad por Allport y colaboradores (1994). Rogers y Monsell atribuyeron esta diferencia a un efecto estratégico. Cuando el intervalo entre estímulos varía de forma aleatoria entre ensayos consecutivos los participantes renunciarían a reconfigurar por anticipado el *set* de tarea en previsión de que el intervalo sea demasiado corto, produciéndose una desaparición del efecto de preparación. Además, estos autores demostraron que en circunstancias en las que los estímulos contenían atributos asociados a una tarea previa distinta, dichas asociaciones afectaron por igual a los ensayos de cambio y a los de repetición. Este efecto fue interpretado como la tendencia de los estímulos a activar *sets* de tarea asociados a ellos. Pese a que el incremento

del intervalo entre estímulos redujo el coste del cambio, éste se estabilizó asintóticamente en torno a un ISI de 600 ms. A partir de ese punto, el empleo de intervalos más largos, incluso superiores al propio coste de respuesta, no redujo significativamente los tiempos de reacción de los ensayos de cambio. Este efecto ha sido denominado “coste residual”, y fue atribuido por Rogers y Monsell (1995) a un segundo componente de control ejecutivo denominado “exógeno”. Según esta hipótesis, la reconfiguración no estaría completada hasta que el estímulo apropiado entrara en juego, permitiendo la puesta en marcha de este mecanismo ejecutivo exógeno post-estímulo.

Rubinstein y colaboradores (2001) articularon de manera más explícita aún el tipo de operaciones de procesamiento que podrían dar cuenta de estos dos tipos de componentes de control endógeno y exógeno propuestos por Rogers y Monsell (1995). En la base del modelo se sitúan diferentes niveles de reglas de producción. La ejecución durante las tareas de cambio implicaría dos tipos complementarios de estadios de procesamiento pero de naturaleza diferente: Los procesos propios de la tarea y los procesos de control ejecutivo. Los procesos de tarea son aquellos implicados en la realización de cada una de las dos o más tareas perceptivo-motoras y cognitivas simples que el sujeto debe realizar en las tareas de cambio. Estos procesos de tarea implican tres estadios principales:

(a) identificación de los estímulos: consiste en la codificación de las características físicas de la estimulación y la ubicación de éstas en la memoria operativa declarativa para que esté accesible durante los siguientes estadios;

(b) selección de respuestas: la codificación de los estímulos es convertida a códigos de respuesta abstractos en la memoria operativa procedimental mediante algoritmos. Se trataría de reglas de producción capaces de especificar las acciones que deben realizarse cuando las condiciones prerrequisito se correspondan con los contenidos de la memoria operativa declarativa;

(c) producción de movimientos: los códigos de respuesta abstractos generados en la fase previa se transforman en órdenes motoras que generan acciones observables. La cantidad y complejidad de estas reglas dependerá de los mapas estímulo-respuesta de cada tarea, afectando la duración del estadio de selección de respuesta.

Por su parte, los procesos de control ejecutivo serían dos: procesos de cambio de metas y procesos de activación de reglas. Ambos estadios asegurarían que tanto los contenidos de la memoria operativa declarativa como procedimental, estuvieran configurados de manera adecuada para realizar la tarea en curso:

(a) cambio de metas: permitiría la actualización de los contenidos de la memoria operativa declarativa insertando y eliminando metas en función del seguimiento de cuáles son las metas presentes y las futuras. La existencia de estos “ítems meta” permite a otros componentes del sistema saber cuál es la tarea a implementar. El modelo asume que en función de los parámetros de la tarea, este estadio puede operar en distintos momentos de manera flexible (p.ej., en función de la presencia o no de señales);

(b) activación de las reglas: este estadio podría estar determinado de manera exógena. Tendría lugar durante la pausa entre el final de la identificación de estímulos y el comienzo de la selección de respuestas para la tarea actual, y una vez el cambio de metas ha finalizado (Figura 4).

Este modelo permite acomodar algunos de los efectos de las dos perspectivas previas (TSI vs. TSR) atribuyendo los distintos efectos conductuales a los diferentes estadios de procesamiento ejecutivos y propios de la tarea.

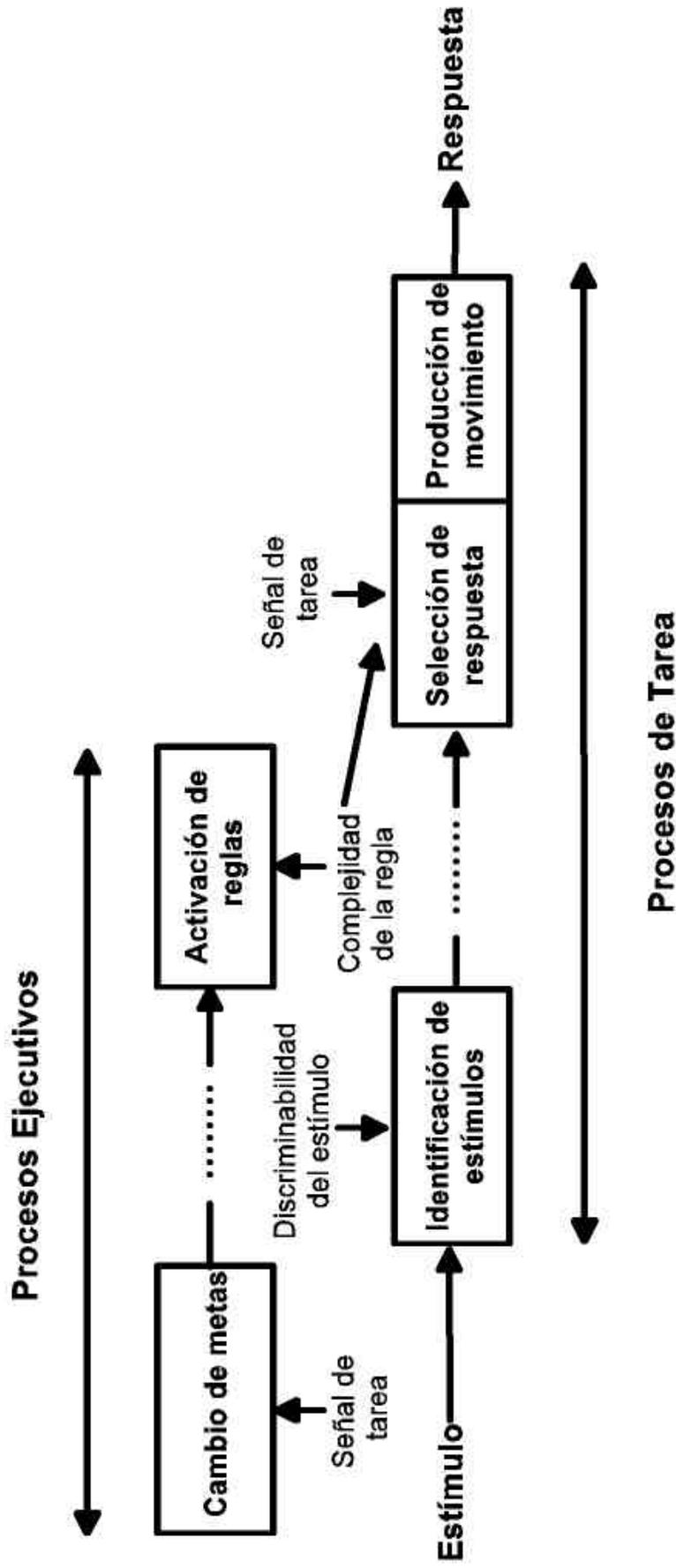


Figura 4. Secuencia de procesos de tarea y procesos ejecutivos durante los paradigmas de Cambio de tarea según Rubinstein et al. 2001.

3.4.- NUEVOS PARADIGMAS Y EXPLICACIONES INTEGRADORAS

La interacción entre los procesos de reconfiguración activa y los procesos de naturaleza más automática como la interferencia pro-activa, ha sido abordada mediante el empleo de otro tipo de paradigmas experimentales, denominados paradigmas de señalización de tarea. Por ejemplo, Meiran (1996; 2000) introdujo en los paradigmas de cambio impredecible señales contextuales que permiten manipular de forma independiente los procesos de reconfiguración y de disipación pasiva del *set* previo. Para este autor, una de las fuentes de confusión en los estudios previos es el empleo de paradigmas de cambio predecible sin señales. La manipulación de los intervalos entre la respuesta del sujeto y la aparición del siguiente ensayo diana (RTI, del inglés *Response-to-Target Interval*) hace imposible diferenciar qué parte de los costes es debida a los procesos de interferencia, y qué parte es producida por los procesos de reconfiguración activa. En el mejor de los casos podría pensarse que la manipulación del RCI representa una combinación de ambos procesos, aunque no existe garantía del momento temporal en el que el sujeto comienza a prepararse para el cambio. La razón es que en las tareas con cambios predecibles los participantes podrían haber comenzado a prepararse para el cambio en cualquier momento previo a la respuesta, o incluso mientras ejecutan la tarea previa. En contraste, los paradigmas de cambios impredecibles con señales, ofrecen importantes ventajas. En concreto, la manipulación del intervalo entre la respuesta del sujeto y la aparición de la señal (RCI del inglés *Response-to-Cue Interval*) permitiría manipular la cantidad de disipación pasiva sin influencia de los procesos de reconfiguración. La lógica de este argumento es que el sujeto no sabe si debe o no debe cambiar de regla hasta que aparece la siguiente señal contextual. Por su parte, la manipulación independiente del intervalo entre la señal y la diana (CTI del inglés *Cue-to-Target Interval*) permitiría manipular el tiempo de que el sujeto dispone para la preparación del siguiente ensayo. Los resultados indicaron que el incremento tanto del RCI como del CTI logran reducir una parte del coste de respuesta, confirmando así que tanto de la interferencia pro-activa como la reconfiguración activa juegan un papel importante en la modulación de los costes de respuesta. Estos autores demostraron, además, que los procesos de reconfiguración no son la consecuencia de procesos de preparación de tipo genérico (i.e., alerta o capacidad de anticipar la aparición de la diana). Los datos aportaron evidencias de la disociación empírica entre, al menos, 3 componentes distintos a la hora de explicar los costes del cambio: un componente de preparación, un componente de

disipación y un componente residual. Mientras que el componente de disipación reflejaría procesos de tipo automático, el componente de preparación, y el componente residual podrían estar implicados en operaciones controladas (ver Sohn & Anderson, 2001, para explicaciones análogas).

Existen varias hipótesis para explicar los procesos subyacentes al coste residual (Nieuwenhuis & Monsell, 2002). La primera de estas hipótesis procede de los experimentos encaminados a contrastar la hipótesis TSI (Allport et al., 1994; Allport & Wylie, 2000; Mayr & Kliegl, 2000; Meuter & Allport, 1999; Wylie & Allport, 2000). De acuerdo a esta perspectiva, los diferentes *sets* de tarea compiten entre sí en función de su grado de activación, la cual puede persistir de un ensayo al siguiente. En los ensayos posteriores al cambio, el coste residual sería atribuido a la persistencia de la interferencia o *priming* positivo del *set* de tarea previo (y ahora irrelevante) en la selección de respuestas. En los ensayos previos al cambio, el coste residual se debería a la persistencia de la inhibición o *priming* negativo aplicada al *set* de tarea que ahora es relevante. La segunda explicación se deriva de la hipótesis de TSR (Rogers & Monsell, 1995; Rubinstein et al., 2001), y atribuiría el coste residual a una de las operaciones de control ejecutivo necesarias para la reconfiguración. Este componente no podría entrar en juego hasta la aparición del estímulo capaz de iniciar y/o completar la reconfiguración efectiva del nuevo *set*. La explicación del “fallo de enlace” (del inglés *Failure-to-Engage*, De Jong, 2000) atribuye el residuo a la duración de los procesos de control post-estímulo. Bajo esta perspectiva sólo existe un mecanismo de control preparatorio que el autor denomina “activación intencional” que, según las circunstancias, puede ocurrir antes o después de la presentación del estímulo. Según De Jong, para un cierto intervalo de preparación y dada la intención de los sujetos de prepararse, las operaciones de activación intencional sólo alcanzan el éxito en un porcentaje de las ocasiones. De esta forma el coste residual en el cálculo de los tiempos de reacción medios sería el resultado de una mezcla entre ensayos completamente preparados (sin coste) y ensayos no preparados (con coste debido a la activación de la intención durante la fase del estímulo). Nieuwenhuis y colaboradores (2002) emplearon una tarea con intervalos de preparación largos y motivantes incentivos económicos para estimular la preparación de los sujetos. Los resultados sugirieron que pese a que los costes residuales pueden ser parcialmente atribuidos a un fallo probabilístico en completar por anticipado la preparación, el uso de los incentivos no consiguió hacer desaparecer por completo el coste residual. Estos resultados fueron interpretados como un fallo intrínseco en la habilidad para

lograr una completa preparación endógena en ausencia del siguiente estímulo manteniéndose viable la explicación de un estadio de control exógeno.

Frente a las dos hipótesis principales sobre el origen de los costes del cambio (TSR y TSI) algunos autores han indicado que, al menos bajo determinadas circunstancias, los costes de respuesta podrían ser explicados en términos de procesos de acceso y activación en memoria de las representaciones de la tarea (Altmann, 2002; Logan & Bundesen, 2003). Una de las razones que justificó la utilización de los paradigmas de cambio de tarea con señales explícitas fue tratar de lograr un control experimental sobre el momento temporal cuando se produce el acto de control durante el cambio de tarea (esto es, en caso de existir dicho acto de control). En estos diseños las señales contextuales proporcionan información explícita sobre la tarea a realizar. Por ejemplo, en una tarea tipo Stroop la señal “C” podría indicar al sujeto que debe nombrar el color del estímulo diana, mientras que la señal “P” podría indicar al mismo sujeto que debe leer la palabra. Los ensayos de cambio y de repetición serían definidos *a posteriori* en función de la secuencia de señales: Mientras en los ensayos de repetición la señal sería la misma que en el ensayo anterior (i.e., **CCPPPPCCP**), en los de cambio la señal sería distinta (i.e., **CCPPPPCCP**). El resultado experimental típico es que las respuestas de los sujetos ante los ensayos de repetición suelen ser más rápidas que ante los ensayos de cambio. Logan y Bundesen (2003) han criticado la idea de que los paradigmas de cambio con señales explícitas proporcionen una medida honesta de los procesos de control ejecutivo. En particular, estos autores defienden la idea de que no existe un coste en los ensayos de cambio, sino un beneficio en los ensayos de repetición, y proponen un modelo que trata de explicar esta ventaja de los ensayos de repetición en base a procesos de memoria a corto plazo implicados.

En los paradigmas de cambio, la codificación de las señales contextuales tiene lugar bien cuando estas señales coinciden con una representación a largo plazo, o bien cuando lo hacen con una representación a corto plazo. En los *ensayos de repetición*, las señales contextuales emparejan ambas representaciones, de manera que el tiempo que tarda en procesarse la señal podría estimarse como la suma de los tiempos de comparación en memoria a corto y largo plazo. En los *ensayos de cambio*, la señal en curso no empareja ninguna representación a corto plazo, de manera que sólo cuenta con la representación a largo plazo. En consecuencia, este modelo predice tiempos de reacción más rápidos en los ensayos de repetición que en los de cambio, debido a sencillos procesos de codificación, y

sin necesidad de recurrir a mecanismos de control intencional. La simplicidad de este modelo supone una rotunda crítica a la implicación de procesos de control activo durante las tareas de cambio con señales explícitas. Sin embargo, el modelo no realiza asunciones acerca del tipo de operaciones que tendrían lugar durante los paradigmas de cambio con señales implícitas. Las señales contextuales implícitas son aquellas que indican a los sujetos solamente si deben cambiar o no de tarea, pero no proporcionan ninguna información acerca de cuál es la nueva tarea. De esta forma, un estímulo como la letra “C” podría indicar a los sujetos “cambiar” de tarea y una letra “R” “repetir” la tarea, independientemente de cuál fuera la tarea que viniera realizándose. Una posible secuencia implicaría la sucesión de cambios consecutivos mediante el uso de la misma señal de cambio (i.e., RRCCRRRC...etc). La evidencia procedente de paradigmas como el MCST (ver más abajo) en donde la misma señal de cambio se presenta en ensayos de cambio consecutivos sin que los costes se disipen, haría insuficiente una explicación del coste en términos de codificación en memoria de las señales (Barceló, Munoz-Céspedes, Pozo, & Rubia, 2000; Barceló et al., 2002). Aunque pudiera hallarse un efecto de facilitación durante la codificación en memoria de la segunda señal de cambio consecutiva, dicha facilitación no elimina los costes en los segundos ensayos de cambio, si los comparamos con los costes de respuesta al segundo ensayo de repetición consecutivo (Barceló et al., enviado).

Tras varias décadas de trabajo en los modelos cognitivos del cambio de tarea, podría decirse que se han logrado resolver muchas de las cuestiones planteadas respecto al tipo de procesos que modulan los costes del cambio y los costes residuales. No obstante, la aparición de nuevos paradigmas y nuevos efectos conductuales han planteado nuevos retos a los modelos existentes y han surgido nuevas tentativas explicativas en relación directa con los objetivos del presente trabajo. Uno de los paradigmas de cambio de tarea con señales de más reciente aparición son los denominados paradigmas de instrucciones intermitentes (Altmann, 2004; Allport & Wylie, 2000; Gopher, Armony, & Greenspan, 2000; Monsell, Sumner, & Waters, 2003). A diferencia de los paradigmas de “señalización” mencionados previamente, en las tareas de instrucciones intermitentes se presenta una serie de ensayos que resulta interrumpido ocasionalmente por la aparición de una señal contextual que indica la tarea a realizar en la siguiente serie de ensayos, i.e., $I_A A A A A I_B B B B B$, donde I_A e I_B son señales contextuales con las instrucciones, y A y B son las tareas. Las señales contextuales en este paradigma pueden indicar un cambio o una repetición de la tarea. Un efecto descrito en este tipo de tareas es la presencia del “coste de reinicio” en los ensayos

posteriores a la señal contextual, independientemente de la instrucción de cambio o repetición de la señal contextual. Dicho coste de reinicio, también llamado “coste del primer ensayo”, tiende a ser mayor en los ensayos de cambio que en los de repetición, y suele desaparecer tras el segundo ensayo de la serie. Para muchos autores, la combinación de los procesos subyacentes al coste del cambio y de reinicio podrían explicar una parte sustancial del coste residual en los paradigmas de señalización y en los de series alternantes (Allport & Wylie, 2000).

La interpretación de autores como Allport y Waszak (2000; 2003) ha indicado que la presencia del efecto de “reinicio” en las series en las que los sujetos realizan la misma tarea que en la serie anterior (repeticiones) refleja el reestablecimiento de la interferencia de la tarea competitiva realizada recientemente en respuesta a la presentación del mismo conjunto de estímulos. En este sentido, estos autores señalan que el coste del cambio y el coste de reinicio podrían estar causados por el mismo tipo de mecanismo. En particular, proponen que además de la inercia procedente de los ensayos sucesivos inmediatos (TSI), la activación/inhibición asociada con las demandas competitivas también podría recuperarse de la memoria facilitada por la presentación de estímulos previamente asociados a esas demandas (Waszak et al., 2003). En consonancia con esta línea argumental, otros autores han explicado los efectos hallados en los paradigmas de instrucciones intermitentes a partir de diferentes procesos de memoria. Los procesos de mantenimiento de las trazas de memoria de las señales durante la realización de series sin señales continuas, juegan un papel determinante en estos paradigmas dado que las señales contextuales con instrucciones I_A e I_B son las únicas fuentes de información sobre la tarea a realizar. En línea con la explicación de Allport y Waszak (2000; 2003), la “teoría del decaimiento u olvido funcional de la memoria de tareas” de Altmann (2002) propone que la interferencia es una restricción importante al control cognitivo. Sin embargo, frente a la idea de Allport (1994) de que la interferencia es fuente directa del coste del cambio, Altmann señala que la interferencia promueve adaptaciones cognitivas que acarrear costes conductuales. Una de esas adaptaciones es el olvido de la información sobre la tarea actual. En términos de la teoría de detección de señales, los autores proponen que un *set* de tarea pasa por tres fases diferentes durante su vida útil: Activación/refuerzo, Uso y Desuso:

1. Al inicio de una serie de ensayos, el *set* de tarea necesita ser activado mediante algún proceso de codificación. Esta activación inicial es rápida puesto que el sistema

“presta atención” a la señal que marca la tarea, y ningún otro elemento consume recursos. La ausencia de otros procesos hace que se pueda “reparar” de manera ininterrumpida esta información reforzando su nivel de activación (un repaso cada 100 ms). Al finalizar esta fase la activación del *set* alcanza su nivel máximo.

2. La aparición de las dianas daría comienzo a la fase de uso. En esta etapa el *set* de tarea sería recuperado cada vez que resultara necesario recordar qué tarea debe realizarse (en cada ensayo). Esto ocurriría después de que el sistema haya codificado el estímulo y antes de que se produzca la selección de respuesta. La necesidad de recuperación del *set* en esta fase es menos frecuente que en la anterior puesto que hay otros procesos en curso y la distancia entre ensayos lo dificultaría. Pese a que en cada ensayo el uso prolonga ligeramente la activación, el efecto general es de decaimiento progresivo de dicha traza de memoria dado que los repasos son infrecuentes respecto de la primera etapa de activación.
3. La aparición de un nuevo *set* (durante el cambio de tarea) hace que el *set* antiguo siga perdiendo activación al caer en desuso. Esta fase de desuso se solapará con las fases del nuevo *set* de tarea.

Según este modelo (Altmann, 2002), el coste de reinicio refleja la activación necesaria para que el *set* que debe emplearse esté accesible tanto si es de cambio como si es de repetición. El efecto del coste del cambio se interpreta como: (a) un efecto de *priming* perceptivo o el beneficio de repetir un *set* menos disipado o utilizado más recientemente; o (b) un efecto de la acción de cambiar entre el procesamiento de las señales contextuales y de los estímulos dianas. En conclusión, los efectos de preparación durante el cambio de tarea implicarían un proceso principal ligado a la activación en memoria de las tareas, y un segundo proceso ligado bien a procesos de reconfiguración, bien a procesos de *priming*. De cualquier forma, la relevancia del segundo proceso sería secundaria dado que el coste de reinicio tiende a ser mayor que el propio coste del cambio entre tareas .

Pese a que la explicación de Altmann (2002) resultaría plausible en el contexto de los paradigmas que emplean señales explícitas, esta explicación de los costes de respuesta en términos de *priming* perceptivo resultaría insuficiente para explicar los efectos del coste del cambio y coste de reinicio en los paradigmas de señales implícitas. En este sentido las

señales implícitas favorecen la presentación de señales de repetición sin que necesariamente la señal previa sea idéntica a la actual. Del mismo modo, los ensayos de cambio podrían ir precedidos de idénticas señales de cambio sin que esto afectara a la presencia de costes de respuesta. Pensamos que una de las claves en la explicación del significado de los costes de reinicio y de cambio en los paradigmas de instrucciones intermitentes, podría venir de la mano del tipo de procesos que realizarían los sujetos en circunstancias en las que es posible la organización de la ejecución a lo largo de bloques de ensayos durante la serie. Nos referimos a la existencia de otros procesos de cambio de orden jerárquico superior. En concreto un reciente estudio (Lien & Ruthruff, 2004) ha demostrado la existencia de efectos de organización jerárquica de tarea que podrían ayudar a reinterpretar el tipo de procesos subyacentes al cambio de tarea, y a comprender los distintos niveles en los que dichos procesos pueden operar. Los autores señalan que a diferencia de las tareas de cambio empleadas en el laboratorio, en la vida real los elementos de tarea tienden a estar organizados jerárquicamente. Esta organización tiende a darse cuando múltiples elementos sirven a la misma meta, y cuando existen contingencias entre unos y otros, p.ej., cuando la respuesta a un elemento marca el inicio de la acción siguiente. Por ejemplo, si la farmacia y el videoclub están situados cerca uno del otro, las acciones de comprar medicinas y alquilar un video podrían ser realizadas de manera próxima en el espacio y en el tiempo de forma que estuvieran relacionadas en un nivel de organización jerárquica superior.

Una de las evidencias de la realización de este tipo de operaciones durante el cambio de tarea procede de los experimentos de De Jong (1995). Este autor presentaba dos tareas (A y B) dentro del mismo ensayo, bien en orden AB o BA. Dentro de cada bloque el orden podía ser fijo (AB-AB-AB... donde el guión indica un descanso), o alternante (AB-BA-AB...). El resultado más llamativo en este diseño fue que la Tarea 1 (aquella realizada en primer lugar dentro de cada ensayo) fue significativamente más lenta en la condición alternante que en la condición fija. Dicha evidencia contradice muchas de las ideas sustentadas hasta el momento sobre el funcionamiento de los sujetos en tareas de cambio. En particular, las respuestas a la Tarea 1 fueron más rápidas cuando suponían un cambio de tarea (AB-~~AB~~-AB...) que cuando suponían una repetición (AB-~~BA~~-AB...). Si uno considera el cambio de tarea tan sólo a nivel de los elementos individuales que conforman la secuencia de ensayos, entonces este beneficio durante el cambio resulta opuesto a la mayoría de los resultados previos mediante el empleo de estructuras de tarea fijas. Sin embargo, la consideración de los costes del cambio dentro de un nivel jerárquico superior ofrece una

explicación alternativa plausible. (En el ejemplo anterior, el nivel de análisis sería el de las parejas de elementos o “ensamblados”). Mientras que en la secuencia fija, la Tarea 1 (AB-AB-AB...) supone un cambio a nivel de los elementos individuales, también podría ser considerada como una repetición a un nivel superior de ensamblado (es decir, si consideramos el conjunto AB como una sola tarea de jerarquía superior). En el caso de la secuencia alternante, la Tarea 1 supondría una repetición a nivel de los elementos individuales (AB-BA-AB...), pero representa un cambio dentro del nivel superior de ensamblado. Visto desde esta perspectiva las respuestas a la Tarea 1 fueron más rápidas en la tarea de orden fijo porque el ensamblado se repetía, y en cambio, fueron más lentas en el orden alternante por que el ensamblado cambiaba. En el experimento de Lien y colaboradores (2004) los autores estudian bajo qué circunstancias los sujetos manejan el nivel de organización jerárquico y de qué manera dicho nivel interactúa con el nivel de los elementos. Los resultados del uso de distintos métodos de agrupación (de acuerdo a distintos parámetros temporales y espaciales), y ensamblados de distinta longitud (de 2 ó 3 tareas), indicaron que los efectos del cambio a nivel de ensamblado dominaron sobre los efectos del cambio a nivel de los elementos. Existen dos formas en las que podría eliminarse el efecto del cambio a nivel de los elementos: (1) las repeticiones podrían perder su beneficio; (2) los cambios podrían perder su coste. El análisis a nivel de los elementos mostró que la desaparición del efecto de coste a nivel de los elementos fue debida a un incremento de los tiempos de reacción en las condiciones de repetición, y por lo tanto, a una pérdida del beneficio de repetir.

Consideramos que estas evidencias podrían ayudar a explicar el tipo de procesos implicados en la ejecución de los paradigmas de instrucciones intermitentes. La forma de presentación de las señales en estas tareas podría favorecer la generación por parte de los sujetos de una organización de la tarea en términos de series precedidas por una señal. En el momento de aparición de las señales los sujetos programarían su conducta para la ejecución de toda la serie de dianas siguiente. Tanto las señales de cambio como las de repetición pondrían en funcionamiento procesos de activación de meta que operarían de manera relativamente independiente de los cambios a nivel de las tareas individuales. Este proceso estaría representado por los costes de reinicio. Sin embargo, los cambios a nivel de las tareas individuales se añadirían de forma aditiva a los mecanismos de reconfiguración necesarios para la implementación del nuevo *set* de asociaciones entre estímulos y respuestas. Este

proceso lo reflejaría el coste del cambio. El segundo experimento de este trabajo de investigación trató de clarificar esta y otras cuestiones relacionadas.

El gran interés suscitado por los paradigmas de cambio de tarea también ha captado la atención de la neurofisiología y la neuroimagen funcional. Pese a que para muchos la descripción de los correlatos espacio-temporales de la actividad cerebral durante estas tareas podría reducirse a la mera descripción topográfica o temporal de las regiones cerebrales implicadas, consideramos que la observación de dichos correlatos podría contribuir al esclarecimiento de las operaciones componentes de los procesos de cambio. Pero antes de emprender el estudio de los correlatos cerebrales de estos procesos resultará de gran ayuda la consideración de algunas limitaciones puestas de manifiesto por los estudios de conducta. A modo de ejemplo cabría señalar que el empleo de paradigmas con cambios predecibles en general resulta contraindicado en combinación con los diseños ligados a eventos de algunas de las técnicas revisadas (PE, MEG, o *event-related* RMf). Tal como se comentó en los apartados previos, las secuencias de cambio predecibles pueden resultar en una desincronización entre la aparición de los estímulos que pretenden generar activación y la aparición del proceso cognitivo de interés. En el apartado siguiente se hará mención a algunos ejemplos que ilustran este tipo de situaciones.

3.5.- CORRELATOS NEUROFISIOLÓGICOS DEL CAMBIO DE TAREA

A pesar de la gran cantidad de estudios neurofisiológicos y de neuroimagen metabólica existentes centrados sobre el estudio de los correlatos de activación cerebral de los procesos de control de la atención en los paradigmas de orientación espacial y de distracción, hasta la fecha muy pocos estudios han descrito los correlatos neurales de los mecanismos de control postulados durante el cambio de tarea. En parte, esta situación podría ser atribuible a la relativa novedad del empleo sistemático de estas tareas (Allport et al., 1994; Rogers & Monsell, 1995).

El test de clasificación de cartas de Wisconsin (WCST) es una de las pruebas de referencia en el estudio de los procesos de cambio de *set*. La prueba fue diseñada a finales de los años cuarenta para la evaluación del razonamiento abstracto, la capacidad de formación de conceptos y la habilidad de cambiar las estrategias cognitivas en respuesta a contingencias ambientales cambiantes (Berg, 1948; Grant & Berg, 1948; Lezak, 1995). Sin embargo, fue

Brenda Milner en el año 1963 quien contribuyó de forma decisiva a establecer el WCST como instrumento de evaluación de las alteraciones en el control ejecutivo de la atención secundarias a las lesiones en los lóbulos frontales (Milner, 1963). Desde entonces puede decirse que el WCST es una de las pruebas neuropsicológicas más empleadas para la evaluación de la función frontal. Muchos autores también la han considerado un paradigma válido para el estudio de los procesos de cambio de tarea y de cambio de *set* atencional (Barceló & Knight, 2002; Barceló et al., 2000; Konishi et al., 1998; Monchi, Petrides, Petre, Worsley, & Dagher, 2001; Nagahama et al., 2001; Rubinstein et al., 2001; Wang, Kakigi, & Hoshiyama, 2001). La tarea de los sujetos consiste en emparejar consecutivamente las tarjetas de un mazo con una de las cuatro tarjetas de referencia que permanecen a la vista, atendiendo a una de tres posibles dimensiones estímulares: color, número, o forma de los elementos de las tarjetas (ver Figura 5). Cada respuesta del sujeto va seguida de una señal de *feedback* que informa sobre si la regla empleada sigue siendo válida o no. El cambio de tarea tiene lugar cuando tras emparejar un número determinado de tarjetas de acuerdo a uno de los criterios, la señal informa a los sujetos que deben cambiar la regla de clasificación que venían empleando. Estas señales no informan de manera explícita sobre cuál es la siguiente regla a emplear, sino que los sujetos deben ir descartando alternativas hasta encontrar la regla correcta.

En un trabajo pionero, Stuss y Picton emplearon una modificación del WCST con el fin de clarificar los correlatos electrofisiológicos de la formación de conceptos en sujetos humanos (Stuss & Picton, 1978). Los autores describieron un aumento de la amplitud de dos ondas positivas tardías de los PE en relación a la aparición de los estímulos de *feedback* negativo que indicaron a los sujetos que debían clasificar tarjetas en relación a un concepto diferente al que venían usando en los ensayos previos. El primero de los componentes en mostrar diferencias entre los ensayos de *feedback* negativo y *feedback* positivo fue un pico denominado “P3”, con un máximo de activación sobre las regiones centrales en torno a los 355 ms. El segundo componente sensible a dicha comparación se denominó “P4”, y manifestó un máximo a los 647 ms sobre las regiones posteriores (estas distribuciones deben ser tomadas de manera orientativa debido al escaso número de sensores empleados en este estudio). Mientras la onda “P3” central fue relacionada con el valor informativo del *feedback* negativo, la “P4” posterior se vinculó con “el empleo de la información proporcionada por el *feedback* para modificar los procesos perceptivos visuales” o “la generación de ajustes perceptivos en las cortezas de asociación parietal”.

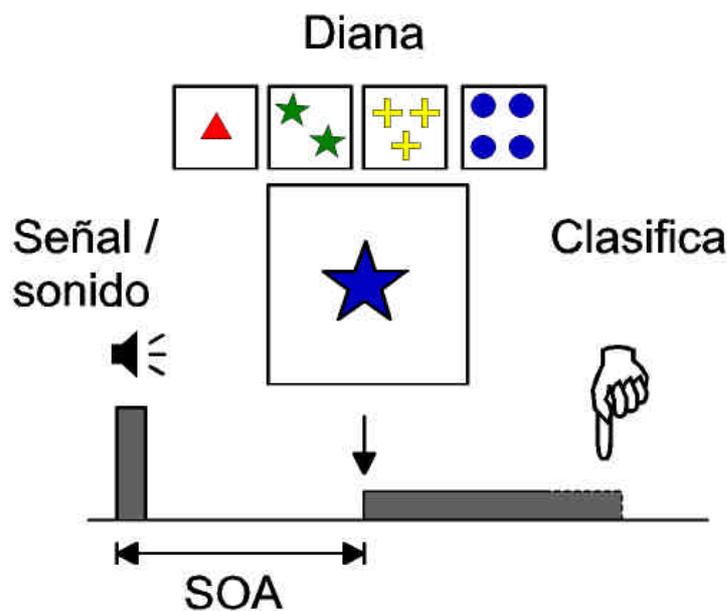


Figura 5. Secuencia de eventos de los ensayos del MCST

Veinticuatro años después, el uso de una versión de la prueba especialmente diseñada para el registro simultáneo de los PE nos ha permitido demostrar la relación entre los aspectos anterior y posterior del componente P3a (375-600 ms) generados por la aparición de las señales contextuales de cambio, y los procesos de control ejecutivo subyacentes (Barceló et al., 2002). El protocolo experimental utilizado, bautizado con el nombre de *Madrid Card Sorting Test* (MCST), empleó 24 de las 64 tarjetas de clasificación del WCST convencional con el fin de eliminar la ambigüedad respecto a la regla que el sujeto había empleado en cada ensayo. En particular, se eliminaron aquellas tarjetas que podían emparejarse con las tarjetas de referencia de acuerdo a más de una regla de clasificación (p.ej., un triángulo verde puede emparejarse con la primera tarjeta de referencia de la izquierda tanto por su forma como por el número de sus elementos). Estas 24 tarjetas de clasificación fueron presentadas en dos bloques de 137 ensayos cada uno, y organizados en 18 series. Tanto el criterio de clasificación correcto en cada una de las series como la duración de las mismas fue manipulado de manera aleatoria (cada serie contenía entre seis y ocho ensayos). De esta forma los sujetos no pudieron predecir ni el momento en el que cambiaba la regla, ni cuál sería la nueva regla de clasificación. La información sobre la regla a emplear en el siguiente ensayo fue proporcionada mediante dos señales contextuales auditivas que se presentaron después de cada respuesta, y antes de la aparición de la siguiente tarjeta. Un tono simple de 1000 Hz indicaba a los sujetos que debían “repetir” la regla empleada en el ensayo previo, y

un tono simple de 500 Hz indicaba que debían “cambiar” dicha regla. Los participantes fueron explícitamente informados al inicio de la sesión sobre las reglas que debían emplear para clasificar. Debido a la existencia de tres reglas, los sujetos en algunas series (aproximadamente la mitad) reciben dos señales de cambio consecutivas hasta que encuentran la nueva regla de clasificación correcta. Esta circunstancia nos permitía comparar la respuesta cerebral a ensayos consecutivos con las mismas demandas de cambio, pero distintas demandas de memoria operativa (puesto que el número de reglas a considerar en el segundo ensayo de cambio consecutivo es menor que en el primero) (Barceló, 2003; Konishi et al., 1998).

El análisis de los tiempos de reacción y del número de errores cometidos durante la realización del protocolo MCST permitió confirmar la presencia de un coste de respuesta durante los ensayos de cambio en comparación con los ensayos de repetición. En correspondencia con los datos de conducta, el análisis de los PE mostró un incremento en la amplitud de la respuesta P3a (375-400 ms) registrada en las regiones anteriores del cuero cabelludo durante la ocurrencia de las señales que indicaron a los sujetos la necesidad del cambio de regla en comparación con las señales de repetición. Por un lado, la amplitud de este componente anterior sólo se vio incrementada 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, el componente P3a experimentó un brusco decremento en el primer ensayo de repetición, y estuvo virtualmente ausente durante el resto de ensayos de la serie. Este patrón de diferencias permitió vincular la modulación del aspecto anterior de la P3a con los procesos de reconfiguración necesarios para el cambio de tarea. La señal contextual de cambio también generó un aumento en la amplitud de la onda P3a en las regiones posteriores del cuero cabelludo (550-600 ms). A diferencia de la onda P3a anterior, la amplitud de su aspecto posterior fue sensible a la variación en el número de reglas que debían manipularse en la memoria operativa (en concreto, esta sensibilidad se apreció al comparar la 1^o vs. 2^o señales de cambio). De este modo las condiciones de tarea que demandaron la manipulación en memoria operativa de un mayor número de reglas, generaron componentes P3a de mayor amplitud. Al igual que ocurrió con la onda P3a anterior, su aspecto posterior se mostró ausente después de la primera señal de repetición (ver Figura 6).

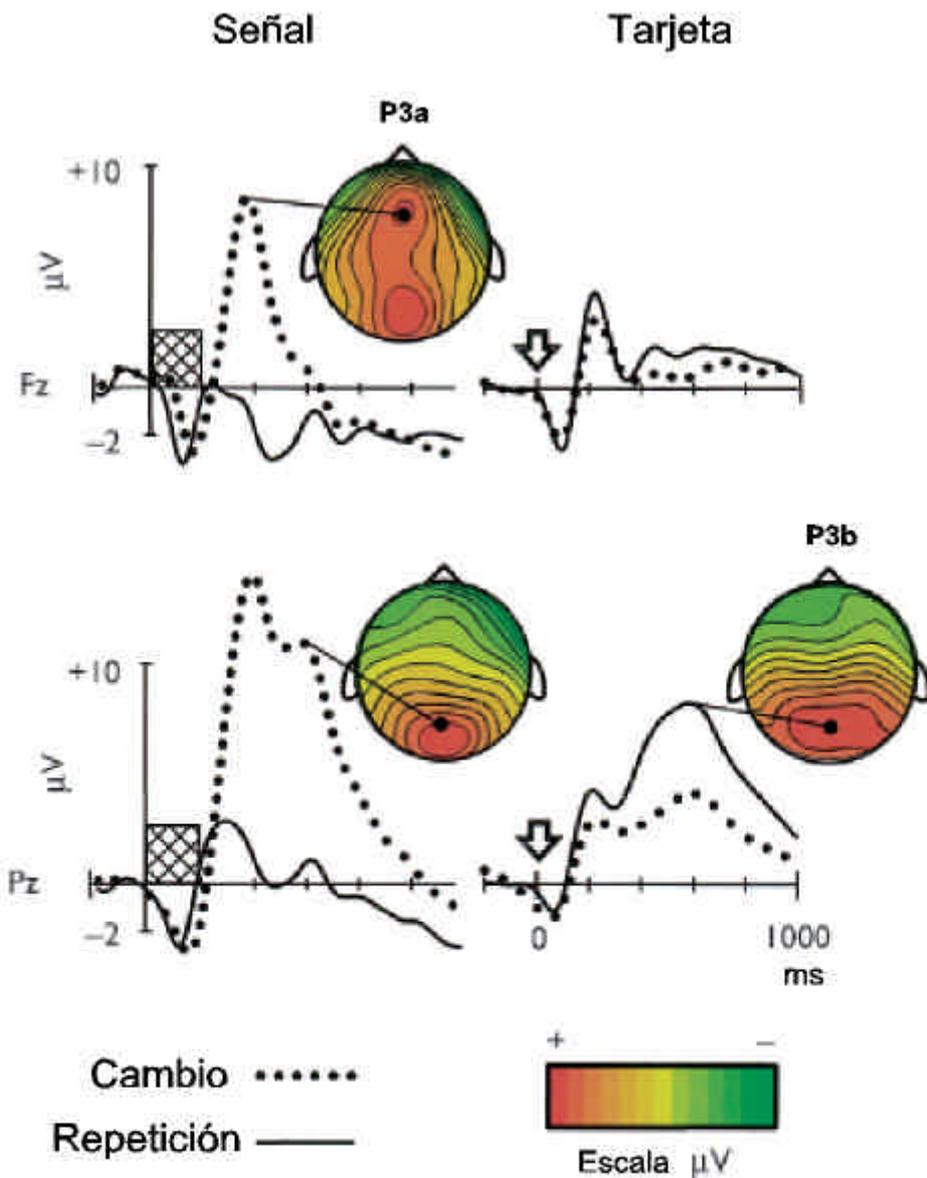


Figura 6. Respuestas cerebrales a las señales y las tarjetas durante la ejecución del MCST. Promedios de grupo de los PE registrados en respuesta a las señales de cambio (línea punteada) y de repetición (línea continua). Los topogramas de voltaje muestran la distribución del campo eléctrico en la latencia de la P3a anterior y posterior durante las señales de cambio, y la P3b durante la aparición de las tarjetas.

Resumiendo, parecería que los aspectos anterior y posterior del componente P3a evocado por las señales contextuales de cambio podría reflejar la activación de una red antero-posterior implicada en el cambio de tarea. Los aspectos P3a anterior y posterior parecen actuar de forma coordinada para preparar al sistema atencional para responder al cambio de las demandas del entorno. Una explicación plausible del significado funcional de este patrón de activación postula que la red anterior dirige la activación en memoria operativa de las reglas almacenadas en memoria a largo plazo (red posterior) con el fin de que resulten accesibles durante el siguiente emparejamiento (Barceló et al., 2002). El análisis de las respuestas evocadas por los estímulos diana a lo largo de la serie desveló la presencia de un componente P3b asociado a la presentación de las tarjetas de respuesta. El estudio de los efectos seriales sobre dicha respuesta mostró un aumento progresivo de su amplitud a lo largo de ensayos sucesivos de la serie, así como una brusca disminución del mismo tras la ocurrencia del primer ensayo de cambio. Dicha modulación fue seguida de una mejora progresiva en la eficacia y la velocidad en las respuestas conductuales de los sujetos. De este modo, y a diferencia del aspecto posterior del componente P3a en respuesta a las señales de cambio, la P3b en respuesta a las dianas podría interpretarse como un indicador de los procesos de establecimiento y consolidación de las reglas de clasificación en los circuitos de memoria operativa del córtex de asociación posterior. La hipótesis planteada en relación al componente P3a y a los procesos mentales a los cuales se le ha venido asociando, es que este componente podría ser el correlato cerebral de un mecanismo genérico de flexibilidad cognitiva implicado en el procesamiento de la novedad contextual, bien sea ésta inducida por la novedad de los estímulos, como por la novedad de la tarea.

Una de las preguntas suscitadas por los datos originales fue que si el componente P3a generado por los estímulos distractores novedosos de los paradigmas *oddball* era realmente comparable a la respuesta P3a generada por las señales contextuales de cambio en nuestro paradigma de cambio de tarea. En un estudio posterior (Barceló et al., enviado), la comparación directa de las respuestas cerebrales producidas por sonidos novedosos y señales auditivas de cambio de tarea durante la ejecución del MCST ha proporcionado evidencia directa sobre la existencia de solapamiento entre las redes neurales implicadas en el procesamiento de ambos tipos de estímulos. Los sonidos novedosos fueron presentados de manera súbita y aleatoria durante el transcurso de la tarea de clasificación de tarjetas. Dichos eventos generaron un potencial P3 de novedad con un máximo en torno a las regiones fronto-centrales en su latencia típica (344 ms en Cz). El análisis de las señales de

cambio de tarea evidenció la presencia de un componente P3a de morfología, topografía y latencia similar. Por su parte, la amplitud de la respuesta P3a a las señales de cambio sobre las regiones frontales fue comparativamente inferior a la generada por los estímulos novedosos. Sin embargo estas señales no mostraron diferencias en torno a las regiones posteriores. Los análisis topográficos de los PE generados por las señales en el paradigma de cambio mostraron que tanto los ensayos de cambio como los de repetición se asociaron a la aparición de un campo frontal negativo que no se registró durante los estímulos novedosos. Cuando este campo negativo fue abstraído por procedimientos estadísticos independientes (análisis de covarianza y análisis de componentes principales), la topografía de los mapas de voltaje de la P3 no mostró diferencias entre las señales de cambio y los estímulos novedosos. La Figura 7 muestra una representación esquemática de un ensayo de cambio indicado por una señal auditiva durante la ejecución de la tarea. La comparación de los potenciales evocados medidos en el vertex (Cz) muestra la representación de ambas respuestas evocadas. Como puede observarse a la derecha de la figura, los sonidos novedosos y las señales de cambio produjeron topogramas similares una vez abstraída la influencia del componente frontal negativo (factor “F110”) (Barceló et al., enviado).

De manera similar, otros autores han descrito modulaciones de los PE análogas a las mencionadas mediante el uso de paradigmas con diferentes demandas de cambio. Por ejemplo, (Rushworth, Passingham, & Nobre, 2002) emplearon una tarea donde dos símbolos (“+” y “x”) presentados únicamente al principio de la serie, indicaron a los sujetos si cambiar o repetir el *set* de respuesta empleado a lo largo de la serie anterior (paradigma de instrucciones intermitentes). De esta manera los ensayos de “cambio intencional” (*vs.* atencional) demandaron la inversión de la regla de selección de respuestas (cambio en la asignación de dedos a los botones de respuesta). Los estímulos diana en este caso fueron figuras geométricas centradas en la pantalla (triángulos o cuadrados) a los que los sujetos respondieron a uno u otro mapeo en función de las señales. Los resultados desvelaron la implicación de una red fronto-parietal durante las fases de cambio de regla que comenzó con un pico máximo en las regiones anteriores (400-440 ms) y que se desplazó hacia regiones centro-parietales alcanzando un máximo entre los 600-640 ms.

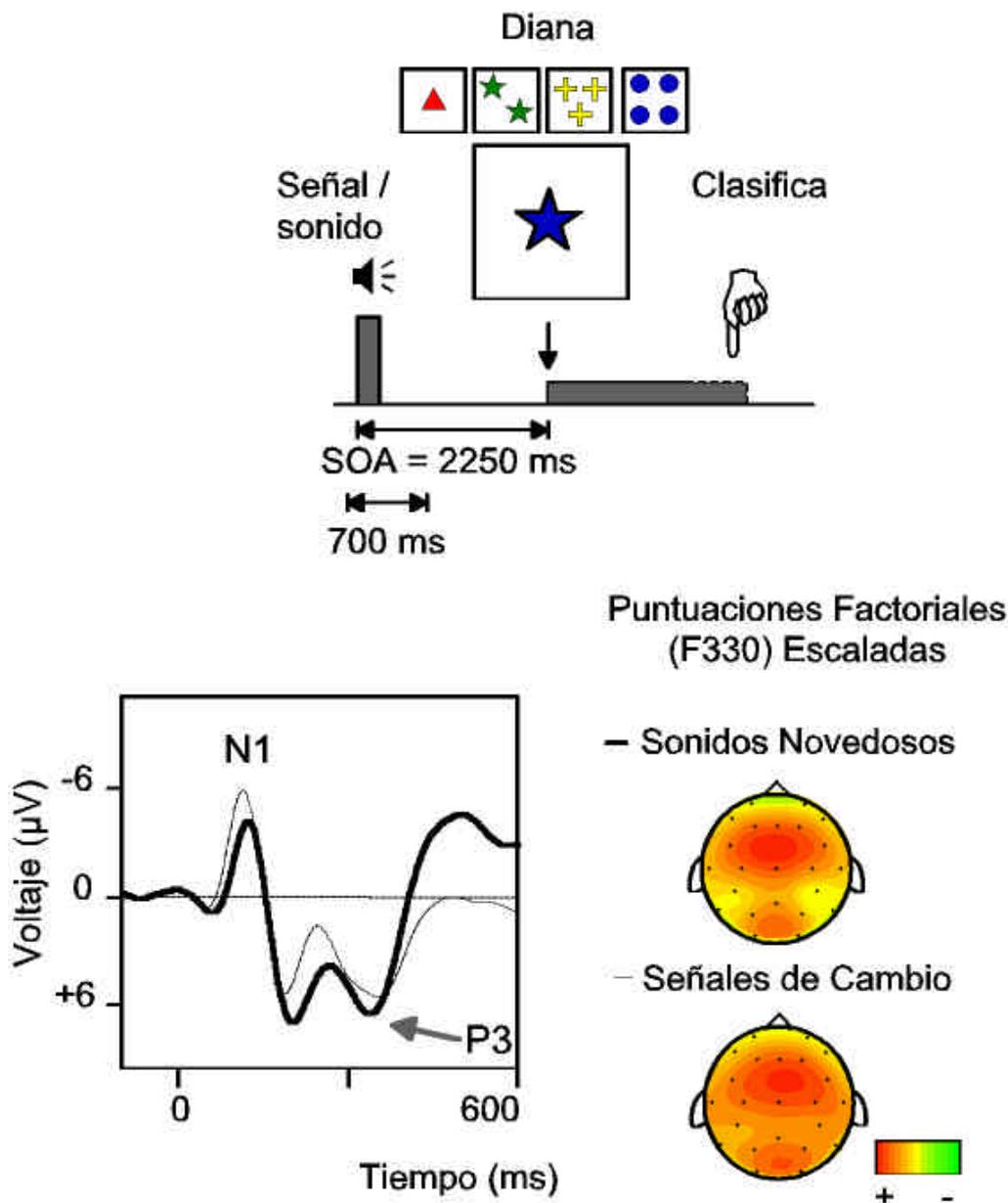


Figura 7. PE durante la realización de un paradigma de cambio de tarea. Panel superior: Representación esquemática de una versión de la tarea de clasificación de tarjetas de Wisconsin (MCST) y de la ventana de análisis empleada para el estudio de los procesos de cambio de tarea durante la presentación de señales de cambio. Panel inferior: A la izquierda representación del componente P3 medido en vertex (Cz) durante las señales de cambio (línea gruesa) frente al componente P3 ante por lo estímulos novedosos intercalados durante la realización del MCST. A la derecha se muestra la similitud de la distribución del componente P3 producido por ambos tipos de estímulos eliminado el componente frontal negativo durante la tarea de cambio.

En un trabajo reciente estos mismos autores han ampliado la información sobre los componentes de los PE implicados en los procesos de cambio entre dimensiones estímulares atendidas (o cambios atencionales) (Rushworth, Passingham, & Nobre, 2005). En este paradigma la presentación de señales implícitas (“+” y “x”) presentadas en anticipación de una serie de estímulos diana, sirvió para indicar cambios entre el color y la forma de los estímulos diana. Dichos estímulos consistieron en la presentación simultánea de dos figuras geométricas a la izquierda y la derecha de la pantalla, que diferían en color y forma. Durante las series de color la mitad de los sujetos respondieron al estímulo rojo, y la otra mitad al verde. Durante las series de forma, la mitad de los sujetos respondieron a las formas triangulares y la otra mitad a los cuadrados. Los resultados de conducta confirmaron la presencia de un coste de respuesta entre ensayos de cambio y repetición, así como entre los ensayos del principio de ambas series, frente a los ensayos del final. El análisis de los PE por las señales desveló que los cambios comenzaron generando diferencias en un componente negativo distribuido por las regiones fronto-temporales entre los 360-440 ms, cuyas fuentes se situaron en torno a las cortezas fronto-temporales. Sin embargo el componente que mostró diferencias de amplitud más llamativas entre las condiciones de cambio y repetición fue un pico positivo en torno a los electrodos centrales 600-640, que se desplazó con posterioridad a las regiones parietales (700-740 ms). El análisis de la respuesta a las dianas mostró las primeras diferencias entre cambios y repeticiones en torno a los 120 ms. Además estos datos confirmaron el patrón descrito con anterioridad en relación a la reducción del componente P3 entre 300 y 400 ms en respuesta a las dianas precedidas de un ensayo de cambio. Los autores concluyen que los procesos de preparación para cambio atencional ante la presentación de las señales darían comienzo en las regiones frontales antes de la presentación de las dianas. Esta modulación frontal iría seguida de la activación de las regiones centrales y posteriores del cuero cabelludo. Por su parte la comparación de las señales de cambio en el paradigma de cambio intencional y el de cambio atencional, no mostró diferencias salvo en un componente positivo de distribución fronto-central en la ventana entre los 400 y 560 ms asociado a las señales que indicaron un cambio a nivel motor. Dicha diferencia se atribuyó a implicación de las regiones fronto-mediales en la resolución de conflicto motor.

Otro reciente trabajo con PE ha corroborado la implicación de los componentes P3a y P3b en los procesos de cambio de tarea inducidos por las señales y las dianas. Los autores

emplearon una tarea en la que los sujetos debían responder si la pareja de estímulos presentada a la derecha y a la izquierda de la pantalla coincidían o no, de acuerdo a una de las reglas previamente señalizadas (Kieffaber & Hetrick, 2005). En su diseño los sujetos debían realizar cambios de tarea entre dos dimensiones visuales (forma y tamaño de los estímulos visuales, representando estos 2/3 de los de los 480 ensayos) y una dimensión auditiva (tono, representando el tercio restante). La regla a emplear en cada uno de los ensayos vino determinada por la presentación de una palabra en la modalidad auditiva indicando cuál sería la próxima tarea a realizar (i.e., “forma”, “tamaño” o “tono”). Las señales de cambio se presentaron de manera impredecible tras 1, 2 ó 4 ensayos consecutivos de repetición. Además los sujetos realizaron una tarea control igual que la anterior pero en la que los estímulos diana fueron reemplazados por flechas centrales indicando que botón debía pulsarse. El análisis de los tiempos de reacción desveló la presencia de un coste de respuesta asociado a los ensayos de cambio. Sin embargo dicho coste fue mayor durante los cambios en la modalidad visual (~ 100 ms) que durante los de la modalidad auditiva (~ 50 ms). El análisis de los resultados electrofisiológicos mostró que tanto la onda P3a como la onda P3b (o aspecto posterior del complejo P3a) evocadas por las señales en la tarea de cambio fueron mayores que aquellas producidas por la tarea control. Los efectos de modalidad interactuaron con el factor cambio/repetición.

En correspondencia con los resultados de estudios previos, los datos de Kieffaber & Hetrick (2005) mostraron que la amplitud del componente P3a anterior fue mayor durante la ocurrencia de señales que indicaron cambios dentro de la misma modalidad (entre tareas visuales). Sin embargo las señales que indicaron un cambio a la tarea auditiva, generaron el patrón inverso. El análisis del componente P3a posterior (o P3b a las señales) se mostró sensible a los procesos subyacentes al cambio en todas las tareas experimentando un incremento de su amplitud en los ensayos de cambio frente a los de repetición en ambas modalidades. Los resultados del análisis de las dianas replicaron los resultados mencionados con anterioridad, i.e., disminución de la P3b posterior en respuesta a los ensayos de cambio. Pese a que el patrón general de resultados de este estudio confirmó la relación entre los componentes P3a y P3b con los procesos de cambio de tarea, el hallazgo de actividad P3a de mayor amplitud durante las repeticiones de la tarea auditiva, fue interpretada por los autores como evidencia de la ausencia de actividad frontal específica modulada por las señales de cambio. Si, tal cual postulamos, el componente P3a guarda alguna relación con los procesos de reconfiguración propuestos para explicar el coste del

cambio, cabría esperar que los cambios en el patrón conductual fueran seguidos de cambios en el patrón de activación. El hecho de que la disminución de los costes del cambio durante la tarea auditiva se relacionara con un cambio en el patrón de actividad P3a, no sólo no justifica la ausencia de relación entre la P3a y el cambio, sino que podría interpretarse como evidencia de la existencia de relación entre costes conductuales y costes fisiológicos. El hecho de que los costes tienden a disminuir e incluso desaparecer entre tareas que no comparten estímulos o respuestas entre si ha sido establecido en los estudios de conducta (Allport et al., 1994; Allport & Wylie, 2000). En nuestra opinión este último dato en relación a la tarea auditiva resulta difícil de interpretar por varias razones. La primera es la existencia de una posible confusión entre los efectos del cambio de tarea y los del cambio de modalidad sensorial. La segunda viene marcada por el hecho de que la tarea auditiva fuera menos frecuente que las dos tareas visuales.

Pese a estas evidencias convergentes otros trabajos no han conseguido reproducir estos patrones de activación (Karayanidis, Coltheart, Michie, & Murphy, 2003). Este hecho ha sido atribuido al empleo del “paradigma de series alternantes” en el que los ensayos de cambio y de repetición son presentados de forma completamente predecible (Rogers & Monsell, 1995). Se ha sugerido que bajo estas circunstancias los sujetos podrían poner en marcha los mecanismos de cambio incluso antes de terminar de responder al ensayo previo al cambio (Meiran et al., 2000; Monsell et al., 2003; Rubinstein et al., 2001). Con el empleo de técnicas neurofisiológicas ligadas a eventos, este confundido podría estar impidiendo la medición del proceso cerebral asociado al cambio de tarea. En este sentido podría producirse una desincronización entre el momento de aparición del estímulo que pretende iniciar el cambio y el momento real de ocurrencia de éste.

3.6.- OTROS RESULTADOS DE NEUROIMAGEN FUNCIONAL

En general los estudios de PE han servido para establecer la presencia de modulaciones en la actividad cerebral de una red antero-posterior asociados al cambio de tarea con una gran precisión temporal. Además existen ya algunas hipótesis de trabajo sobre el papel que diferentes componentes o focos de activación podrían estar desempeñando respecto de las operaciones que conducirían al cambio de *set*. Sin embargo, a la hora de establecer disociaciones entre el papel que diferentes áreas cerebrales podrían desempeñar durante el cambio de tarea, es necesario acudir a técnicas con mayor resolución espacial. Desde la

neuroimagen funcional se han venido empleando tanto versiones del WCST (p.ej., Monchi et al., 2001) como otros paradigmas de cambio (p.ej., Dove, Pollmann, Schubert, Wiggins, & von Cramon, 2000) para examinar las bases cerebrales de las diferentes operaciones que conducen a la adaptación flexible de la conducta.

Existe una importante cantidad de estudios que han tratado de establecer los correlatos de activación cerebral durante la ejecución del WCST. En un trabajo de revisión sobre estudios neuropsicológicos de pacientes con lesiones cerebrales y de neuroimagen funcional, los autores concluyen que el WCST, lejos de producir una activación específica, genera la puesta en marcha de una extensa red de áreas distribuidas por todo el encéfalo (Barceló, 2001; Barceló & Santomé, 2000). Una de las explicaciones sobre la gran diversidad de resultados, a parte de las limitaciones en el diseño de la tarea convencional (Barceló, 2003; Barceló & Knight, 2002; Periañez & Barceló, 2001), podrían atribuirse, por un lado, a la ausencia de diseños experimentales capaces de aislar algunos de los subprocessos implicados en la tarea (procesamiento de la señal de cambio *vs.* procesamiento del estímulo a clasificar). Y por otro, a la escasa resolución temporal de las técnicas de neuroimagen empleadas para analizar los correlatos neurofisiológicos de los procesos cognitivos rápidos que tienen lugar durante la ejecución del WCST.

Una de las notables excepciones a este respecto lo constituye el detallado estudio mediante RMf ligada a eventos realizado por Monchi y colaboradores (2001) durante la realización de una versión del WCST. El diseño de los autores permitió diferenciar cuatro fases diferentes durante la ejecución del test: la recepción del *feedback* positivo indicando repetir la regla, la recepción del *feedback* negativo indicando un cambio de regla, la clasificación de la tarjeta tras el *feedback* positivo y la clasificación de la tarjeta tras el *feedback* negativo. La activación específica de los ganglios basales, las regiones mediales del córtex prefrontal ventro-lateral (AB 47/12), y el córtex parietal posterior (AB 7 y 40) durante la recepción de *feedback* negativo, podría estar reflejando las operaciones específicas relacionadas con el cambio de *set* ante las nuevas demandas de la tarea. La activación del córtex cingulado anterior (AB 32) en esta misma condición se vinculó a la detección del conflicto entre vías de procesamiento competitivas. Por su parte la región medial del córtex prefrontal dorsolateral (AB 46, 9/46) resultó activada tanto en relación a la recepción de *feedback* positivo como a la del *feedback* negativo. En opinión de los autores, esta región podría estar implicada en los procesos de monitorización de los contenidos de la memoria operativa o el proceso de comparación del

acontecimiento que acaba de ocurrir y los eventos almacenados en memoria operativa con anterioridad. Además se registró activación de la corteza prefrontal posterior (AB 44/8A), y parietal posterior (AB 40) durante las cuatro fases analizadas. Dicha activación fue interpretada en términos de la necesidad constante de seleccionar las reglas o mapas de asociación entre estímulo-respuestas, lo cual no implica que estas regiones fueran responsables de el establecimiento o el mantenimiento de dichas reglas.

Los efectos de diferentes tipos de cambio sobre el patrón de activación cerebral han sido estudiados comparando condiciones en las que los sujetos debían cambiar entre atender a distintos atributos perceptivos y condiciones en las que los cambios se producían entre diferentes mapas estímulo-respuesta. Un buen ejemplo es el estudio de Nagahama y colaboradores (2001) en el que los autores emplearon tarea similar al WCST bajo diferentes instrucciones de cambio. Cada ensayo consistía en la aparición en una pantalla de dos tarjetas de referencia en la parte superior y una tarjeta de clasificación en el centro. Las dos tareas (cambio atencional y cambio motor) presentaron estímulos idénticos y variaron en las instrucciones que los sujetos recibieron al inicio de la sesión. En la tarea de cambio atencional los sujetos debían alternar entre clasificar las tarjetas de respuesta de acuerdo a su color o a su forma. En la tarea de cambio motor, los sujetos alternaron entre responder al estímulo que presentaba el mismo color que la tarjeta de referencia y responder al estímulo que presentara un color distinto. Las mismas señales de cambio y repetición indicaron cuando cambiar de tarea en la condición atencional (“color” o “forma”) y en la condición motora (“color igual” o “color distinto”). El análisis de la señal de RMf se centró sobre la fase de preparación para el cambio marcado por la aparición de la señal de *feedback*. Por un lado los tiempos de reacción fueron mayores en la condición de cambio atencional que en la de cambio motor. La condición de cambio atencional fue la única en manifestar un coste de respuesta claro en comparación con la condición motora. Los resultados de activación mostraron la implicación de regiones frontales como la parte antero-dorsal (AB 46) y postero-ventral (AB 8/44) del córtex prefrontal, áreas pre-rolándicas, corteza cingulada anterior y los campos oculares frontales. Entre las regiones posteriores destacó la activación del surco intraparietal y la circunvolución angular/supramarginal, y lóbulo parietal superior. La comparación entre la tarea atencional y la motora reveló la implicación específica de la región antero-dorsal prefrontal y el lóbulo parietal medial superior en la tarea de cambio atencional (Nagahama et al., 2001).

Pero las evidencias de la implicación de una red fronto-parietal durante el cambio de tarea también ha venido de la mano de otros paradigmas experimentales diferentes al WCST. Por ejemplo (Dove et al., 2000) emplearon un paradigma de cambio impredecible en el que los sujetos debían invertir su patrón de respuesta motora a dos estímulos (“+” ó “-”) en función del color que estos presentaran (las señales). Cuando los estímulos fueron verdes los sujetos respondieron al signo “+” con el botón izquierdo y al signo “-” con la derecha. Las respuestas correctas fueron las inversas cuando el color del estímulo era rojo. Los resultados de activación durante el cambio involucraron al surco frontal inferior y surco precentral bilateral (AB 9/6/44), la ínsula anterior bilateral (44/45), el surco intraparietal izquierdo y el *cuneus* (AB 40 y 7), el área motora suplementaria y pre-suplementaria (AB 32/6) y el tálamo. Sin embargo atendiendo a las indicaciones de los modelos teóricos del cambio de tarea, la presentación solapada de señales y dianas, o de estímulos diana que contienen en sí mismos las señales contextuales como en el estudio de Dove y colaboradores (2000), podría generar confusiones a la hora de vincular patrones de activación con operaciones ejecutivas diferentes, i.e., mientras las señales inducirían procesos de cambio de metas, las dianas promoverían la activación de reglas (Rubinstejn et al., 2001).

Estudios como el de Luks y colaboradores (2002) han empleado tareas de señalización de tarea separando las fases de presentación de las señales explícitas y presentación de las dianas. Los estímulos diana fueron números del 1 al 9 (sin incluir el 5) a los que los sujetos debían responder siguiendo las reglas “par/impar” o “mayor/menor que 5”. Las señales explícitas abstractas presentadas antes de cada diana (rombo centrado en la pantalla) indicaron mediante su color cuál de las dos tareas debía realizarse en cada ensayo. El uso de una señal neutra de color distinto proporcionó una condición control de señal “no informativa”. En estas ocasiones fue el dígito el que apareció coloreado. Los análisis de la activación producida por las señales informativas frente a las neutras desvelaron la implicación del córtex cingulado anterior (AB 32), el giro frontal inferior/ínsula (AB 44/45) y el córtex parietal (AB 40). La comparación de las condiciones de cambio y repetición generó un patrón específico de diferencias en torno al córtex cingulado anterior durante la condición de cambio, atribuida a los procesos monitorización preparatoria de la dirección atencional para resolver conflictos a nivel de los *sets* atencionales alternativos (o vías de procesamiento perceptivo en competición). La posibilidad de conflicto en situaciones de cambio es mayor que en caso de las repeticiones, en el sentido de las vías de

procesamiento de ambas tareas estarían activadas. El cíngulo actuaría organizando los procesos de potenciación de la vía o *set* atencional correcto. Por su lado, la activación del córtex prefrontal dorso-lateral en respuesta a los tres tipos de señales (informativas y no informativa) se interpretó en referencia al papel de esta región en el mantenimiento activo de la información sobre las metas que deben alcanzarse. Por último la contribución del córtex frontal inferior se relacionó con el mantenimiento de las instrucciones verbales en memoria operativa y el mantenimiento de las reglas mediante sub-vocalizaciones durante el intervalo señal-diana.

CAPÍTULO 4

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

CAPÍTULO 4. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA, OBJETIVOS E HIPÓTESIS

4.1.- PLANTEAMIENTO GENERAL DEL PROBLEMA

Sin duda el estudio de los procesos de control cognitivo es uno de los temas más recurrentes en la investigación sobre la conducta y sus correlatos cerebrales. Durante los años ochenta los principales modelos cognitivos del control de la atención para la acción, como el de Norman y Shallice (1986), ya señalaban la necesidad de distinguir entre mecanismos de selección de acciones de carácter automático para situaciones rutinarias (*contention scheduling*) frente a otros responsables de responder a situaciones novedosas o de conflicto en las que diversas respuestas podían ser empleadas (SAS). La observación de los efectos de las lesiones cerebrales llevó a algunos modelos posteriores al establecimiento de relaciones entre dichos procesos de control y determinadas estructuras cerebrales entre las que los lóbulos frontales desempeñarían un papel clave (Duncan, 1986). La incorporación de datos de fisiología a estas concepciones ha llevado al establecimiento de un conjunto de principios de funcionamiento por los que las cortezas frontales y en particular de las prefrontales serían capaces de coordinar la activación de millones de neuronas a lo largo del cerebro para la consecución de una conducta adaptada y flexible. Uno de los principales mecanismos prefrontales responsables de dicha coordinación sería la producción de señales de potenciación sobre las vías de procesamiento alternativas que competirían por manifestarse conductualmente (Miller, 2000). Además estos mismos datos han proporcionado evidencias de que diferentes regiones prefrontales estarían desempeñando distintas funciones en la consecución de la adaptación conductual al entorno (Miller & Cohen, 2001).

En la literatura se han establecido diferentes niveles de control cognitivo a partir de las evidencias de distintos paradigmas experimentales: los mecanismos de control exógeno y los mecanismos de control endógeno. Durante muchos años el estudio de los mecanismos de control exógeno por los que los estímulos del ambiente serían capaces de dirigir nuestras acciones de manera más o menos automática (*bottom-up*) y los de mecanismos de control endógeno por los que nuestra conducta obedecería a nuestras metas e intenciones (*top-down*), ha discurrido por caminos separados. El estudio de los procesos de control de la atención constituye un buen ejemplo de esta separación tangible tanto a nivel de los

modelos teóricos, como en la práctica al considerar los procedimientos experimentales empleados por unos y otros investigadores. Uno de los ejemplos paradigmáticos respecto del tipo de tareas empleadas para explorar los correlatos conductuales y neurofisiológicos de los procesos de control *top-down* procede de los paradigmas de orientación espacial endógena de la atención. La lógica subyacente a este procedimiento experimental es que la atención puede ser dirigida de manera controlada hacia una u otra localización de manera “endógena” p.ej., mediante una flecha centrada en la pantalla señalizando el lugar que debe atenderse, frente a situaciones de orientación “exógena” p.ej., cuando un destello de luz aparece en la localización que debe atenderse. En paralelo a estos diseños, los paradigmas de distracción representan una de las formas clásicas de evaluar el modo en que los estímulos del entorno podrían dirigir de manera exógena los procesos cognitivos (*bottom-up*). En ellos, distintos tipos de estímulos irrelevantes, son presentados de manera sorpresiva e infrecuente durante la realización de una tarea principal con el fin de desviar la atención de los sujetos. Recientemente el esfuerzo de algunos autores ha llevado a tratar de conciliar estos dos aspectos del control cognitivo en la formulación de un modelo anatómico funcional inspirado en la existencia de dos redes cerebrales fronto-parietales independientes pero interconectadas (Corbetta & Shulman, 2002). El modelo puede considerarse heredero de dos fuentes fundamentales. Por un lado, esta propuesta recogería el legado conceptual de dos teorías clásicas en neurociencia cognitiva sobre la organización funcional de los procesos cognitivos en el cerebro y en particular la de los procesos atencionales: el modelo de los sistemas atencionales de Posner y Petersen (1990), y el modelo de redes cerebrales distribuidas de Mesulam (1990). Por el otro, el modelo recopila información de los datos de la neurofisiología animal y de la neuroimagen funcional en humanos durante la realización de los paradigmas de distracción y orientación espacial de la atención (Corbetta & Shulman, 2002). A la luz de estos antecedentes los autores señalan la existencia en el cerebro de dos redes de control bien diferenciadas: una red fronto-parietal dorsal implicada en los mecanismos de control endógenos dirigidos por las metas de los sujetos, y una fronto-parietal ventral involucrada en la implementación de los procesos de control exógenos dirigidos por los estímulos.

Si la utilidad de un modelo teórico está determinada por cantidad de datos que permite acomodar, se ha criticado que los paradigmas empleados por algunos de estos modelos para el estudio de los procesos de control endógeno incidan de manera excesiva sobre los aspectos del control espacial (Allport et al., 1994). Muchos autores han señalado la

necesidad de explorar los procesos de control endógeno bajo circunstancias no espaciales. En particular los paradigmas de cambio de tarea introducidos por Jersild (1927,) fueron recuperados por distintos grupos de investigadores a mediados de los noventa (Allport et al., 1994; Rogers & Monsell, 1995) con el objetivo de desentrañar la dinámica de estos “otros” procesos de control no espacial. Tal cual se ha venido exponiendo a lo largo del Capítulo 3 los sujetos en estas circunstancias deben reorganizar sus recursos mentales para adecuar su patrón de respuesta a las demandas cambiantes del entorno. Pese a la abundante cantidad de estudios conductuales centrados en estos paradigmas, hasta la fecha son muchos menos los que han explorado la dinámica de la activación cerebral durante el cambio de tarea.

Recientes evidencias electrofisiológicas han planteado la posibilidad de la existencia de un solapamiento entre las áreas cerebrales implicadas en el cambio de tarea y aquellas responsables del procesamiento de estímulos distractores (Barceló et al., 2002; Periáñez, 2002). En particular la presentación de señales endógenas que indicaban cambios de tarea modularon la activación de una red fronto-parietal frente a las señales que promovieron la repetición de la tarea. Sorprendentemente, las características de distribución, topografía y latencia de esta modulación correspondieron con el componente de los PE denominado P3a, tradicionalmente asociado a los cambios involuntarios de la atención (*bottom-up*) ante la aparición de estímulos distractores y novedosos. La confirmación directa del solapamiento de estas dos respuestas ha venido de la mano de un experimento en el que la realización de un paradigma de cambio de tarea se vio interrumpida por la aparición de estímulos novedosos (Barceló et al., enviado). La comparación de las respuestas cerebrales producidas por las señales y por los distractores mostró un alto grado de solapamiento, pese a la existencia de algunos efectos diferenciales. Con el fin de reconciliar ambos conjuntos de evidencias, la hipótesis de la “novedad de la tarea” explicaría el significado funcional de esta respuesta asumiendo que tanto los estímulos novedosos como las tareas novedosas detonarían la puesta en marcha de una red cerebral común implicada en la adaptación del organismo a las condiciones cambiantes del contexto. En los paradigmas de distracción los estímulos novedosos activarían este sistema de respuesta a modo de falsas alarmas. De hecho, mientras que la presentación sucesiva de estímulos novedosos conduce a la reducción del componente P3a, la presentación sucesiva de señales de cambio no produjo tal disminución ni entre ensayos de cambio consecutivos, ni entre bloques diferentes (Barceló et al., 2002). De este modo, este sistema actuaría siempre que existiera la

necesidad de reconfiguración de los recursos mentales disponibles (Barceló et al., enviado; Barceló et al., 2002; Periañez, 2002). Este sistema reflejaría la interacción de las áreas anteriores y posteriores del cerebro en el establecimiento de las metas a lograr y las vías de procesamiento que son relevantes para su consecución. La implementación efectiva del patrón de respuesta más adecuado en virtud de las metas establecidas residiría en las cortezas posteriores y su capacidad para integrar información sensorial de diversas fuentes.

Salvando las críticas a los diseños y las diferencias entre los paradigmas experimentales, podría decirse que a día de hoy existen al menos tres estudios diferentes que han reproducido parcialmente los efectos electrofisiológicos descritos por nuestro grupo en relación a la implicación de una red fronto-parietal durante el cambio de tarea (Kieffaber & Hetrick, 2005; Rushworth, Passingham et al., 2002; Rushworth et al., 2005). Por su parte, los trabajos de diversos grupos de investigación con otras técnicas de neuroimagen de mayor resolución espacial han aportado importantes evidencias sobre el papel que regiones como el córtex prefrontal lateral, el córtex cingulado anterior y el córtex parietal podrían estar desempeñando en los procesos de cambio de tarea (Dreher & Berman, 2002; Dreher & Grafman, 2003; Dreher, Koechlin, Ali, & Grafman, 2002; Rushworth, Hadland, Paus, & Sipila, 2002; Rushworth, Paus, & Sipila, 2001; Sohn & Anderson, 2001; Sohn, Ursu, Anderson, Stenger, & Carter, 2000). Pese a las diferencias en relación al tamaño de las regiones de interés (ROIs) entre los estudios y las propias de los diseños experimentales empleados en cada caso, parecería existir relativo acuerdo respecto de la implicación de la red fronto-parietal descrita en los estudios de PE. En este sentido se ha señalado que tanto el córtex prefrontal inferior (AB 44, 47/12) como el córtex cingulado anterior (AB 24, 32) desempeñarían papeles importantes durante el procesamiento de las señales de cambio y repetición. Por ejemplo, distintas porciones del córtex frontal inferior podría estar implicadas tanto en el “desenganche” del *set* previo como en las operaciones de subvocalización necesarias para el mantenimiento activo de las reglas de respuesta correctas. El cíngulo participaría en la monitorización del conflicto entre *sets* atencionales o bien entre alternativas de respuesta que compiten entre sí. La activación de la corteza prefrontal dorsolateral (AB 9/46) parecería especialmente relacionada con el mantenimiento de la información relevante para la tarea en curso. Por su parte las cortezas parietales superiores e inferiores parecerían cooperar con las regiones frontales en los procesos de control durante el procesamiento de señales y dianas. Mientras que para unos las cortezas posteriores serían el substrato “representacional” sobre el que operarían los

procesos de control, para otros estas regiones desempeñarían un papel más activo en el establecimiento de nuevas conexiones entre mapas preceptivos y respuestas motoras.

4.1.1.- Problema 1

Uno de los principales problemas que cabría plantear en este punto de la investigación es que, pese a la somera correspondencia entre los resultados de los estudios electrofisiológicos y los de neuroimagen funcional, la dinámica espacio-temporal de activación de la red fronto-parietal implicada en los procesos de control asociados a los paradigmas de cambio de tarea permanece poco explorada. De hecho, a pesar del gran interés por la fragmentación funcional del córtex prefrontal, hasta la fecha existe muy poca información sobre el curso temporal de la activación de las regiones prefrontales en relación con la actividad de otras regiones posteriores del cerebro durante las operaciones de cambio de *set*. La mayoría de los estudios de RMf con tareas de cambio o no proporcionan información acerca de las diferencias en el curso temporal de la activación de las regiones responsables del cambio o no tratan de dar cuenta en términos funcionales de dichas diferencias. Esta descripción anatómica carente de dimensión temporal a menudo favorece la noción de un modelo de procesamiento prefrontal en paralelo, donde aparentemente la activación simultánea de la red fronto-parietal reflejaría la ocurrencia de distintas operaciones concurrentes. Esta visión “en paralelo” de la función del córtex prefrontal contrasta plenamente con los modelos teóricos existentes sobre los procesos de cambio de tarea (Meiran et al., 2000; Pashler, Johnston, & Ruthruff, 2001; Rogers & Monsell, 1995; Rubinstein et al., 2001; Ruthruff et al., 2001), la evidencia los estudios electrofisiológicos (Barceló et al., enviado; Barceló et al., 2002; Kieffaber & Hetrick, 2005; Periañez, 2002; Rushworth, Passingham et al., 2002; Rushworth et al., 2005), y los resultados de algunos trabajos de neuroimagen funcional (Monchi et al., 2001; Nagahama et al., 2001). Cabría indicar que la consideración de una visión neuroanatómica que considere la dimensión temporal resultaría esencial para la comprensión de las dinámicas de actuación de los distintos sistemas cerebrales en relación a las operaciones que dichos sistemas sustentan. Al valor intrínseco de la descripción de la red implicada en tales procesos podría añadirse la utilidad de la información espacio-temporal en la validación de modelos de procesamiento sustentados a menudo en estadios seriales de procesamiento. A día de hoy sólo existen dos técnicas no invasivas capaces de describir con una precisión de milisegundos la rápida dinámica de las operaciones cerebrales durante la realización de

tareas cognitivas: la magnetoencefalografía (MEG) y la electroencefalografía (EEG). Sin embargo las propiedades de la señal magnética, así como de los modelos de localización de fuente utilizados en los estudios magnetoencefalográficos, dotan a la MEG de una resolución espacial muy superior al EEG (del orden de 4 mm para la actividad de superficie y de 1 cm en las fuentes profundas; Tarkiainen et al., 2003).

Hasta el momento sólo un trabajo previo ha abordado el estudio de los procesos de cambio de tarea mediante MEG (Wang et al., 2001). Sin embargo, tanto las limitaciones técnicas del equipo de registro como las del análisis de datos empleado podrían comprometer la generalización de dichos resultados. En primer lugar el uso de un sensor de 37 canales con un radio de 122 mm impidió la medición simultánea de la actividad en diferentes regiones del cráneo. Con el fin de cubrir la mayor superficie de cráneo posible el sensor fue reposicionado a lo largo de diferentes momentos de la sesión de registro. Pese al cambio de posición sólo se registró la actividad del hemisferio izquierdo. Por último, el algoritmo empleado inicialmente para localizar las fuentes (dipolo de corriente equivalente o ECD) no fue capaz de generar dipolos que cumplieran los requisitos del modelo (coeficiente de correlación > 0.95 y estacionamiento de la fuente durante al menos 10 ms). La localización de fuentes mediante este método requeriría que los 37 sensores empleados estuvieran localizados sobre el centro de la región activada. Tal y como muestran las curvas de campo magnético del estudio (ver Figura 3 de Wang et al., 2001) esto no ocurrió, dado que la forma de dichas curvas no presentó una configuración dipolar (entrada y salida de campo magnético) en la mayoría de los componentes de las tres localizaciones seleccionadas.

4.1.2.-Problema 2

El segundo problema estaría relacionado con el tipo de operaciones cognitivas involucradas en la activación de dicha red. Sabemos que existe un alto grado de solapamiento entre el componente fronto-parietal P3a de los PE asociados al cambio de tarea y el componente P3a evocado durante el procesamiento de los estímulos distractores (Barceló et al., enviado). En última instancia, la hipótesis de la novedad de la tarea (Barceló et al., 2002) estaría poniendo de manifiesto que el componente P3a, tradicionalmente asociado a los mecanismos de control exógeno ante la novedad de la estimulación, podría estar implicada en la puesta en marcha de mecanismos de control endógeno como aquellos postulados durante la reconfiguración de los *sets* cognitivos en los paradigmas de cambio. En este

sentido, y en relación con los citados modelos de funcionamiento prefrontal (Miller & Cohen, 2001), el aspecto anterior o frontal del componente P3a podría reflejar las señales de activación producidas por las cortezas prefrontales con el fin de potenciar los circuitos relevantes para el procesamiento de la nueva tarea (en competición con la activación de los circuitos responsables de la ejecución de la tarea previa). Por su parte, el aspecto posterior sería la manifestación de la llegada de dichas señales a las regiones con capacidad representacional suficiente para la implementación de los *sets* cognitivos (plantillas atencionales, asociaciones estímulo-respuesta,...etc.) que deberán actuar ante la aparición del siguiente estímulo diana. Sin embargo cabría preguntarse sobre si la presencia del componente P3a en los paradigmas de cambio no podría ser mejor explicada en términos de alguna de las propuestas interpretativas clásicas existentes en la literatura, sin necesidad de acudir a una explicación en términos de control endógeno. Hasta la fecha la hipótesis de la novedad de la tarea (Barceló et al., 2002) ha recibido tres críticas principales. Primero, se ha señalado que en el protocolo de cambio MCST en el que la P3a al cambio de tarea fue descrita, la ocurrencia de las señales no sólo informó del momento del cambio de regla sino también de la comisión de un error en el ensayo anterior (*feedback* negativo). En este sentido sería difícil establecer en qué medida los procesos evaluados durante la ocurrencia de las señales estaban relacionados con el *feedback* al ensayo anterior o con el cambio al ensayo siguiente. En segundo lugar, las respuestas P3a generadas por las señales de cambio podrían estar producidas por un efecto *oddball* de novedad estimular o rareza, dado que en comparación con las señales de repetición dichas señales sólo ocurrieron una de cada cinco ocasiones. En este sentido sería conveniente esclarecer la posible confusión existente entre las operaciones de cambio (cambio *vs.* repetición) y la probabilidad de las distintas señales (frecuentes *vs.* infrecuentes). Por último, se ha señalado que la complejidad de paradigmas como el WCST, con cambios entre tres tipos de tarea y señales que no indican con certeza cuál de éstas debe ser implementada, podría suponer la entrada en juego de otros muchos procesos que se entremezclarían con los propios de las tareas de cambio.

4.2.- OBJETIVOS GENERALES

El objetivo general de los dos experimentos presentados en este trabajo se centró en la profundización en el conocimiento de los procesos cognitivos implicados en la ejecución de los paradigmas de cambio de tarea y en la descripción de la dinámica funcional de la activación cerebral durante la ocurrencia de tales procesos. Este objetivo general se dividió

en dos objetivos específicos centrados en la resolución de los problemas planteados con anterioridad y de los que se tratará de dar cuenta en los dos experimentos que presentaremos.

4.2.1.- Objetivo del Experimento 1

El objetivo del primero de los experimentos se centró en la descripción de la dinámica espacio-temporal de la red cerebral implicada en los procesos de preparación para el cambio de tarea. La descripción de esta red podría ayudar a consolidar la hipótesis de la existencia de un mecanismo común implicado en el procesamiento de estímulos y tareas novedosas o hipótesis de la novedad de la tarea (Barceló et al., 2002). Pensamos que, por un lado, estos datos ayudarán a establecer una conexión entre los datos electrofisiológicos y los de neuroimagen funcional existentes sobre el funcionamiento de la red implicada en el cambio de tarea. La descripción de la secuencia temporal de activación de esta red podría mejorar la comprensión del papel funcional atribuido a diferentes estructuras frontales y parietales implicadas en el cambio de tarea. Por otro lado, la comparación del patrón de activación observado en los estudios sobre los generadores neurales de la P3a en paradigmas de distracción aportará una evidencia indirecta sobre la existencia de un solapamiento anatómico entre ambas redes.

Para la consecución de este objetivo y con el fin de poder establecer un paralelismo con los resultados de los estudios previos, se empleó un diseño experimental inspirado en la tarea de clasificación de tarjetas de Wisconsin (MCST) (Barceló, 2003; Barceló et al., 2000; Barceló et al., 2002) durante la medición de la actividad magnética cerebral. En este sentido, la magnetoencefalografía (MEG) es única entre las distintas técnicas de neuroimagen por su capacidad de proporcionar información sobre cuándo y dónde se produce la activación cerebral en relación con la ocurrencia de eventos discretos (Campo et al., 2004; Gomez et al., 2004; Maestú et al., 2002; Maestú et al., 2003). Además, tanto la similitud entre el tipo de señales captadas por los PE y la MEG como el grado de similitud en el proceso de análisis de ambos tipos de señales, eléctricas y magnéticas, representarían claras ventajas a la hora de justificar el empleo de esta técnica. El análisis de la señal MEG se restringió al periodo de presentación de las señales que indicaron la necesidad de cambio con el fin de explorar los procesos de preparación postulados por los modelos teóricos (Rogers and

Monsell, 1995; Meiran et al., 2000; Pashler et al., 2001; Rubinstein et al., 2001; Ruthruff et al., 2001). Las operaciones preparatorias de cambio de *set* pueden ser exploradas cuando son sincronizadas con la aparición de señales impredecibles (Ruthruff et al., 2001; Barceló et al., 2002). El principal propósito de este experimento fue describir el curso rápido de activación relacionada con el cambio de *set* cognitivo dentro de las regiones frontales y parietales descritas en otros trabajos (i.e., Dreher & Berman, 2002; Luks et al., 2002; Monchi et al., 2001; Rushworth, Hadland et al., 2002; Rushworth, Paus et al., 2001; Sohn & Anderson, 2001).

4.2.2.- *Objetivo del Experimento 2*

El segundo objetivo específico de este trabajo, en relación con el segundo experimento trató de clarificar el significado funcional del componente P3a de los PE en el contexto de los paradigmas de cambio de tarea. En primer lugar y en línea con las recientes críticas recibidas, tratamos de esclarecer la medida en que esta onda podría ser explicada en términos de otras interpretaciones funcionales existentes en la literatura. Alternativamente, los modelos del cambio de tarea han proporcionado diversas explicaciones respecto de los procesos de control *top-down* y *bottom-up* que podrían estar implicados. Nuestro segundo objetivo se centró en explorar los correlatos electrofisiológicos del “coste del cambio” y el “coste de reinicio” descrito en el paradigma de instrucciones intermitentes y la medida en que estos efectos podrían estar modulando los componentes de los PE.

Para la consecución de este propósito nuestro diseño empleó dos secuencias de estímulos idénticas con el fin de comparar los resultados de ejecución conductual y los patrones de activación cerebral bajo dos tipos de instrucciones: instrucciones *oddball* e instrucciones de cambio de tarea. Esta comparación no ha sido realizada en ningún estudio de PE previo, i.e., nadie ha comparado los cambios involuntarios de la atención ante estímulos distractores infrecuentes con los cambios voluntarios de la atención en respuesta a las mismas señales cuando éstas indicaron cambio y repetición de la tarea. Existen algunas diferencias entre el presente paradigma de cambio de tarea y el empleado en nuestros estudios anteriores: (1) Las señales de cambio y de repetición (símbolos “x” y “+” respectivamente) tuvieron la misma probabilidad de aparición durante la tarea; (2) Dichas señales fueron alternadas de manera aleatoria y sólo se presentaron tras la ocurrencia de

entre 4 y 7 ensayos consecutivos; (3) Los estímulos de *feedback* fueron eliminados con el fin de suprimir su potencial influencia en los procesos neurales que tuvieron lugar durante la fase de señalización; (4) El cambio se realizó entre dos tareas (i.e., tarea de discriminación del color y tarea de discriminación de la forma) en lugar de las tres empleadas en el protocolo MCST; (5) Tanto las señales como los estímulos diana fueron presentados en la misma modalidad (visual) con el fin de aislar los efectos del cambio de tarea de los posibles efectos de los cambios de modalidad sensorial (i.e., Kieffaber & Hetrick, 2005).

Además este diseño trató de paliar algunas de las deficiencias de otros trabajos anteriores. En concreto, los estímulos diana empleados consistieron en un único objeto centrado en la pantalla con el fin de evitar la presencia de cambios espaciales de la atención (frente a los diseños en que las dianas son presentadas a ambos lados de la pantalla simultáneamente; i.e., Kieffaber & Hetrick, 2005; Rushworth et al., 2005). El uso de señales implícitas (aquéllas que no informan explícitamente de la regla que debe ser puesta en juego) trató de evitar algunas de las críticas vertidas sobre la validez de los diseños de señalización del cambio (Logan & Bundesen, 2003).

4.3.- HIPÓTESIS

4.3.1.- Hipótesis del Experimento 1

Hipótesis Conductual:

1. La contabilización del número de errores durante las series no eficientes del paradigma MCST reflejará los efectos del coste del cambio, esto es, un aumento del número de errores en los ensayos posteriores al cambio de tarea (los del principio de la serie) frente a los ensayos de repetición (los del final de la serie).

Hipótesis Neurofisiológicas (MEG):

2. Si la ocurrencia de las señales contextuales de cambio promueven la puesta en marcha de mecanismos de preparación para el cambio de tarea, entonces éstas

producirán un incremento del número de fuentes de actividad magnética respecto de las señales de repetición en aquellas regiones responsables de dichos procesos.

3. Si tal cual muestran los estudios previos de potenciales evocados y de neuroimagen respectivamente, el curso de activación temporal durante el cambio es antero-posterior y las principales regiones cerebrales implicadas son el cíngulo, las cortezas frontales inferiores y las cortezas parieto-temporales de asociación, entonces se esperaría una activación MEG temprana de las regiones frontales frente a la activación más tardía de las cortezas asociativas posteriores resultado del cambio y la actualización de los *sets* de tarea.

4.3.2.- *Hipótesis del Experimento 2*

Hipótesis Conductuales:

4. En el paradigma de cambio de tarea las señales de cambio (símbolo “x”) producirán un mayor coste de respuesta (i.e., mayores tiempos de reacción y mayor número de errores) que las señales de repetición (símbolo “+”). En cambio, en el paradigma *oddball* no cabría esperar diferencias en respuesta a las dianas precedidas de los dos tipos de señales contextuales.
5. Si la aparición del coste de respuesta está específicamente asociada a los procesos de reconfiguración durante el cambio de tarea, entonces esperaríamos un aumento de los costes durante las primeras dianas de las series de cambio, tanto en comparación con las primeras dianas de las series de repetición, como en comparación con las dianas sucesivas de la serie de cambio (segunda y tercera).

Hipótesis Neurofisiológicas (PE):

6. Si los aspectos anterior y posterior del componente P3a reflejan en alguna medida los efectos asociados al cambio de tarea, entonces la ocurrencia de las señales visuales infrecuentes (símbolos “x” y “+”) producirá una respuesta P3a diferente en presencia y ausencia de demandas de cambio. En particular, las señales contextuales

en el paradigma con instrucciones de cambio generarán respuestas P3a de mayor amplitud que aquellas producidas por las mismas señales en el paradigma *oddball*.

7. Si los efectos del coste de respuesta están asociados al componente P3a, entonces se esperaría un aumento en la amplitud de los aspectos anterior y posterior del componente P3a en respuesta a las señales de cambio (símbolo “x”) comparadas con las señales de repetición (símbolo “+”).

8. Si el aumento en la amplitud de la onda P3b generada por los estímulos diana refleja la consolidación en memoria de los *sets* de tarea, entonces cabría esperar una disminución de la amplitud del componente tras las primeras dianas de las series de cambio al compararlas tanto con las primeras dianas de las series de repetición, como al compararlas con las dianas sucesivas de la serie (segunda y tercera).

CAPÍTULO 5

EXPERIMENTO 1

CAPÍTULO 5. EXPERIMENTO 1

5.1.- MATERIALES Y MÉTODOS

5.1.1.- Participantes

La muestra estuvo formada por dieciséis voluntarios (7 mujeres y 9 hombres) en su mayoría estudiantes de distintas carreras universitarias con edades comprendidas entre los 23 y los 31 años (Media = 26.4 ± 2.6 años). Todos tenían visión normal o corregida y no presentaban historial de problemas neurológicos o psiquiátricos. Los participantes fueron informados de todos los detalles de la investigación y manifestaron por escrito su consentimiento a tomar parte en el estudio. Se rechazaron los datos de 3 sujetos para la realización de los análisis, debido a una pobre ejecución de la tarea (1 sujeto), o a una señal MEG excesivamente ruidosa (2 sujetos). Los criterios conductuales y técnicos de exclusión serán explicados en detalle en las secciones sucesivas.

5.1.2.- Tarea experimental

La versión informatizada del WCST empleada en este experimento supone una simplificación del WCST convencional, y fue especialmente diseñada y adaptada para la evaluación de los procesos de cambio de tarea durante el registro de señales cerebrales electro-magnéticas evocadas por estímulos discretos (Barceló et al., 2003).

Al igual que en el WCST convencional, cada ensayo comenzó con la presentación de un estímulo visual complejo que consistía en las cuatro tarjetas de referencia centradas en la parte superior de la pantalla, junto a una tarjeta de respuesta situada en el centro (ver Figura 8). Las imágenes fueron proyectadas hasta el interior de la cabina de registro mediante un sistema de espejos que recogía las imágenes del vídeo proyector LCD (SONY VPL-X600E) conectado al PC de presentación de estímulos. Las tarjetas presentaron un ángulo visual pequeño de 4.6° horizontalmente, y de 3.5° verticalmente. Al principio de la sesión los sujetos fueron informados de que su tarea consistía en emparejar la tarjeta de respuesta situada en el centro de la pantalla con una de las cuatro tarjetas de referencia de la parte

superior. Para ello debían emplear uno de los tres posibles principios de clasificación: el color, la forma o el número de los elementos presentes en las tarjetas. Las respuestas fueron registradas mediante una botonera con cuatro pulsadores (dos pulsadores en cada mano), en correspondencia con las cuatro tarjetas de referencia (i.e. el botón de la izquierda emparejaba la tarjeta de respuesta con la tarjeta de referencia de la izquierda de la pantalla, etc.). El principio de clasificación correcto en cada ensayo debía ser determinado a partir de una señal auditiva previa a la aparición de cada tarjeta, que indicaría si la regla empleada en el ensayo previo debía cambiarse o repetirse (i.e., un tono de 500 Hz para las señales de cambio, y de 2000 Hz para las señales de repetición). Los tonos tenían una intensidad de 65 dB SPL, y una duración de 200 milisegundos. El intervalo entre la presentación de la señal auditiva y la aparición del siguiente panel de tarjetas de respuesta fue fijado en 1600 milisegundos.

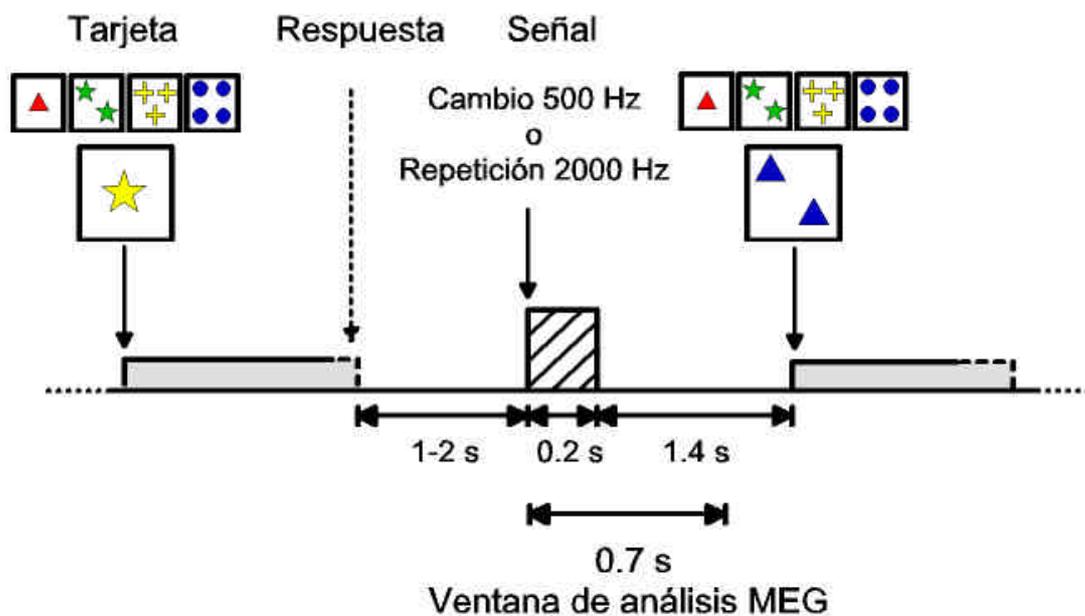


Figura 8. Diseño de la tarea y ventana de análisis MEG. La secuencia de eventos en las series del MCST comenzó con la aparición de una tarjeta de clasificación. La tarjeta permaneció en la pantalla hasta que el sujeto generó una respuesta. Tras cada clasificación, una señal auditiva indicó a los sujetos cuándo cambiar de regla o cuando usar la misma que en el ensayo anterior

La tarea constó de tres bloques con 36 series cada uno. Cada serie estuvo formada por un número variable de ensayos que debían ser clasificados en función de la misma regla (p.ej.,

color). La longitud de cada serie varió de manera aleatoria entre cuatro y seis ensayos (Pre, 1º, 2º, 3º, 4º y 5º). La respuesta al primer ensayo (pre) no se contabilizó dado que en este punto los sujetos no habían sido informados mediante la señal de cambio de que la regla había cambiado. Esta variación en el número de ensayos de cada serie tenía la intención de evitar que los sujetos pudieran anticipar el momento en el que se produciría el cambio de regla. La duración mínima de las series se estableció en cuatro ensayos (Pre, 1º, 2º, 3º) en función de los resultados de estudios neurofisiológicos previos (Barceló et al., 2000; Barceló et al., 2002). Ni los tiempos de reacción ni las medidas fisiológicas muestran cambios significativos tras el cuarto ensayo, lo que sugiere una rápida y eficaz adquisición de la regla de clasificación. El orden de presentación de las tarjetas de respuesta dentro de una serie fue determinado de manera aleatoria. En este protocolo se seleccionaron 24 tarjetas de respuesta no ambiguas de las 64 tarjetas del protocolo convencional. Las tarjetas ambiguas son aquellas que pueden ser emparejadas con una de referencia en función de dos o más reglas (p.ej., una tarjeta de respuesta con dos triángulos rojos puede ser emparejada correctamente con la tarjeta de referencia de la izquierda –un triángulo rojo- por la regla color, o por la regla forma). La eliminación de las tarjetas ambiguas resulta necesaria para proporcionar una medida sensible de la habilidad de cambio de regla de los sujetos (Barceló & Knight, 2002).

Se consideraron como series válidas para el análisis MEG aquellas que cumplieron los siguientes requisitos: (a) que la nueva regla de clasificación no fuese anticipada en el ensayo “Pre”; (b) que el sujeto encontrara la regla correcta tras la primera o la segunda señal de cambio (1º ó 2º ensayo); (c) que no se cometiera ningún otro error durante el transcurso de la serie. Debido a la existencia de tres reglas de clasificación y a la inespecificidad de las señales de cambio respecto de qué regla emplear, tras la primera señal de cambio los sujetos debían responder de acuerdo con una de las dos reglas restantes (es decir, una vez descartada la regla que venían empleando hasta el momento). En estas condiciones, un sujeto ideal tendría un 50 % de oportunidades de elegir la regla incorrecta tras la señal de cambio. Los errores cometidos tras la aparición de la primera señal de cambio (ensayos 1º) fueron definidos como “errores eficientes”, siempre que implicaran un cambio de regla respecto de las dos previamente empleadas, y siempre que los sujetos clasificaran la siguiente tarjeta de acuerdo al criterio correcto. De este modo las series eficientes que fueron empleadas en los análisis de activación MEG incluyeron como máximo un error eficiente en el ensayo 1º de la serie, seguido de emparejamientos correctos en el resto de

ensayos de dicha serie. Todas las series en las que ocurrieron errores distintos al error eficiente inicial fueron consideradas como series fallidas. Estas series fueron excluidas del análisis de la actividad cerebral, pero fueron consideradas en los análisis de los costes conductuales asociados a los distintos ensayos de la serie (ver sección de resultados conductuales).

Antes de la sesión de registro todos los sujetos realizaron un bloque de práctica para asegurar que habían entendido las instrucciones y que podían realizar la tarea correctamente. La práctica duró en torno a 10 minutos. La duración media de cada uno de los 3 bloques de ensayos administrados a los sujetos fue de 18 minutos. Entre bloque y bloque los sujetos realizaron un descanso de 10 minutos.

5.1.3.- Registros MEG y análisis de datos

Los registros MEG se realizaron utilizando un neuromagnetómetro holocraneal (Magnes 2500, 4-D Neuroimaging, Inc., San Diego, CA) compuesto por 148 magnetómetros. La señal se filtró *on-line* con un filtro paso-alto de 0.1 Hz, y se digitalizó durante 700 ms utilizando una tasa de muestreo de 254 Hz. Además, la señal se filtró utilizando un procedimiento automático que es parte del software de análisis de 4-D Neuroimaging. La activación MEG fue obtenida para las señales de cambio (tonos de 500 Hz) y de repetición (tonos de 2000 Hz) presentadas durante las series eficientes (ver la definición más arriba). Dado que las señales de cambio fueron menos frecuentes que las de repetición, y con el fin de evitar diferencias en el número de épocas utilizadas para computar los promedios de las señales MEG, se eliminaron del análisis las épocas producidas por la primera señal de repetición de cada serie. Las épocas con artefactos de parpadeo (indicadas por una amplitud pico a pico en el electro-oculograma superior a 50 μ V), u otros artefactos de movimiento también fueron excluidas en el cálculo de los promedios. Cada curva individual estuvo formada por un mínimo de 80 épocas, con un número medio de 125.5 épocas de cambio, y 147.1 épocas de repetición. Los datos de dos sujetos que obtuvieron menos de 80 épocas limpias de artefactos fueron descartados del análisis. Por último, se aplicó un filtro de paso bajo de 20 Hz con las épocas resultantes (Maestú et al., 2002).

Las fuentes de actividad se estimaron utilizando el algoritmo no lineal de Levenberg-Marquardt (Sarvas, 1987). En un periodo temporal específico se aplicó el algoritmo a las medidas de flujo magnético obtenidas por un grupo de 34-38 magnetómetros, siempre incluyendo ambos extremos del flujo magnético. Dicho algoritmo estima la fuente de actividad que con mayor probabilidad haya podido generar la distribución del campo magnético observado en un momento temporal concreto. Las soluciones de fuente fueron consideradas satisfactorias si cumplían los siguientes criterios: (1) un coeficiente de correlación de .90 entre la distribución magnética observada y la distribución magnética estimada; 2) una bondad de ajuste de .90 o superior (Simos et al., 1999). La estimación de la fuente se realizó sólo para aquellas latencias durante las cuales la distribución del flujo magnético presentara una morfología bipolar, formada por una región de entrada de campo y una región de salida. Este tipo de distribución de superficie indica usualmente la presencia de una única región cerebral activa subyacente que puede modelarse como un dipolo equivalente de corriente (de ahora en adelante 'fuente de actividad'). Ocasionalmente, pueden diferenciarse dos distribuciones de dipolos en un mismo instante, bien en uno (anterior y posterior), o bien en ambos hemisferios (izquierdo y derecho). En estos casos se realizó la estimación de fuente para ambas distribuciones independientemente. Con el fin de evitar errores de localización producidos por la contaminación del flujo magnético de una fuente en el flujo de la otra, se aceptaron sólo dos soluciones de fuente simultáneas si los dipolos correspondientes estaban separados entre sí al menos 5 cm. Con este método no se pueden estimar más de dos fuentes simultáneas, localizadas en áreas neuroanatómicas separadas, en un periodo de 4 ms.

A fin de determinar la localización neuroanatómica de las fuentes de actividad estimadas, las coordenadas de dichas fuentes se superpusieron sobre una RM potenciada en T1 de adquisición sagital 3D, con una serie de características técnicas específicas para hacerla compatible con el sistema de 4-D Neuroimaging (TR 13.6 ms; TE 4.8 ms; formato de imagen 256 x 256 pixels, 124 imágenes, y 1.4 mm de espesor de corte). La superposición MEG-RM se realizó utilizando el programa STAR que es parte del software de 4-D Neuroimaging (ver Maestú et al., 2002 para una descripción detallada del proceso). La identificación de las áreas cerebrales donde se observaron las fuentes de actividad se realizó utilizando como guía un atlas neuroanatómico estándar (Damasio, 1995). En el análisis de la señal MEG no se establecen regiones de interés a priori como en otras técnicas, por lo que la estimación de las fuentes de actividad se realiza únicamente sobre la base de la

distribución del flujo magnético sin hacer restricciones con respecto a la localización anatómica de las mencionadas fuentes de actividad subyacentes. Cuando las fuentes de actividad son corregistradas en RMs individuales, los patrones de activación resultantes se inspeccionan visualmente a fin de identificar las áreas cerebrales donde se localizan dichas fuentes de actividad de forma consistente en los distintos participantes. La suma de todas las fuentes aceptables localizadas en un área, comenzando a partir de los ~100 ms después de la aparición del estímulo, una vez que el campo evocado sensorial se ha disipado, es utilizada como medida del grado de activación de dicha área. Esta medida refleja directamente la cantidad de tiempo que la actividad neurofisiológica puede ser detectada y modelada en una región cerebral particular mientras los participantes procesan cada estímulo.

5.1.4.- Análisis estadísticos

Dado que la dinámica conductual durante el cambio de tarea en el protocolo MCST ha sido descrita con detalle en diversos trabajos previos y distintas muestras de sujetos sanos y con lesión cerebral (Barceló, 2003; Barceló et al., enviado; Barceló & Knight, 2002; Barceló et al., 2000; Barceló, Muñoz, Pozo, & Rubia, 1999; Barceló et al., 2002; Periañez & Barceló, 2001), los análisis conductuales aquí presentados se limitaron a confirmar la presencia de un coste de respuesta en términos del número de errores cometidos en los ensayos posteriores al cambio de tarea. Para ello se llevó a cabo un ANOVA de un factor en el que se incluyeron tres niveles en referencia a la posición de los errores en las series (1º, 2º y Último). En el cómputo de los errores en los ensayos 1º y 2º posteriores a la señal de cambio no se incluyeron aquellos errores de tanteo (errores eficientes) necesarios para identificar la nueva regla de clasificación. Por su parte, el cómputo de los errores en la categoría “Último” se realizó mediante el promediado del número de errores cometidos en los últimos ensayos de la serie, independientemente de que ocuparan las posiciones 3º, 4º o 5º.

Las regiones de interés (ROIs) se delinearon en la RM individual de cada sujeto a partir de plantillas obtenidas de un atlas de RM estándar (Damasio, 1995). Inicialmente estas ROIs consistieron en 17 territorios corticales en cada hemisferio entre las que figuraron la porción anterior de la circunvolución frontal inferior (CFIa), la porción posterior de la circunvolución frontal inferior (CFIp), la porción anterior de la circunvolución frontal

medial (CFMa), la porción posterior de la circunvolución frontal medial (CFMp), la circunvolución frontal superior (CFS), la circunvolución orbitofrontal (COrb), la corteza cingulada anterior (CCA), la corteza cingulada posterior (CCP), la circunvolución precentral (preC), la circunvolución postcentral (postC), el lóbulo parietal inferior (LPI), el lóbulo parietal superior (LPS), la circunvolución supramarginal (CSM), la circunvolución temporal inferior (CTI), la circunvolución temporal media (CTM), la circunvolución temporal superior (CTS) y el hipocampo (Hip). Los datos fueron inicialmente analizados mediante un ANOVA de medidas repetidas con el fin de determinar cuales de las ROIs descritas mostraban un patrón de diferencias estadísticamente significativas entre las condiciones de cambio y repetición de regla. Los tres factores intra-sujeto fueron: Tarea (Cambio *vs.* Repetición), Hemisferio (Derecho *vs.* Izquierdo) y ROI (las 17 regiones corticales).

El curso temporal de la actividad MEG fue explorado con posterioridad en aquellas regiones que mostraron diferencias significativas en el número de fuentes de activación entre la condiciones de cambio y repetición. De esta forma, la dinámica temporal de dichas regiones fue examinada mediante la distribución de la actividad observada en seis periodos temporales de 100 milisegundos desde los 100 a los 700 milisegundos posteriores a la aparición de la señal. El empleo de un ANOVA de medidas repetidas permitió explorar la presencia de una interacción triple entre los factores Tarea, ROI y Ventana de latencia. Una serie de pruebas *a priori* de diferencia de medias servirían para corroborar qué ventanas de latencia específicas mostraban las diferencias predichas entre las dos condiciones en las tres regiones exploradas.

5.2.- RESULTADOS

5.2.1.- Resultados conductuales

Los sujetos realizaron la tarea de manera eficiente cometiendo menos de un 15 % de errores a lo largo de la sesión (excepto un sujeto que fue descartado del análisis). El porcentaje medio de series eficientes completadas fue del 91.5 % de un total de 108 series. La Figura 9 muestra el número medio de errores cometido por los sujetos durante los ensayos 1º, 2º y Último de las series no eficientes. En correspondencia con los estudios

previos realizados con este protocolo (Barceló, 2003; Barceló et al., enviado; Barceló & Knight, 2002; Barceló et al., 2000; Barceló et al., 1999; Barceló et al., 2002; Periañez & Barceló, 2001) y otros paradigmas de cambio (Monsell, 2003; Rogers & Monsell, 1995; Rubinstein et al., 2001), los resultados del ANOVA confirmaron la presencia de un coste de respuesta en términos de una menor eficacia en las clasificaciones al inicio de las series y tras la ocurrencia de las señales de cambio de regla (Media \pm Error Estándar 1^o = 6,6 \pm 1,3; y 2^o = 7.5 \pm 1.4), en comparación con los ensayos de repetición del final (Últimos = 2,3 \pm 0.5) [F(1,12)= 27.8; p< 0.0001; para el efecto principal Ensayo].

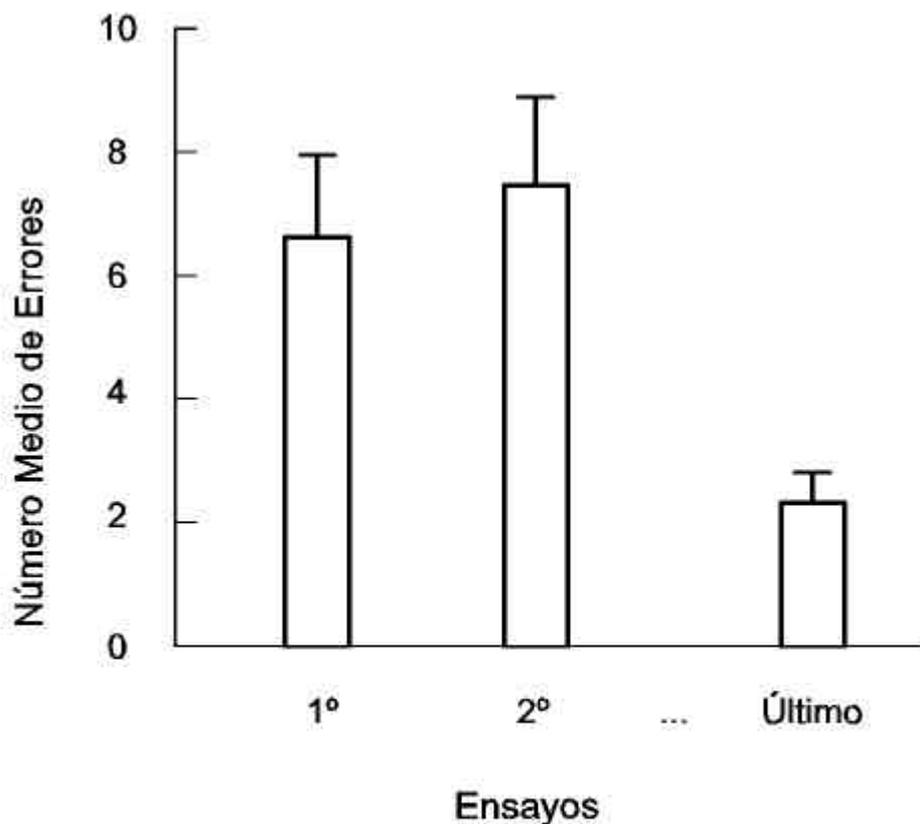


Figura 9. Representación del número de errores cometidos en las series eficientes durante los ensayos próximos al cambio (1^o y 2^o) frente a los ensayos de repetición del final de la serie (Último).

5.2.2.- Resultados MEG

Efectos de Tarea, Hemisferio y ROI: La presencia del efecto principal del factor Tarea [F(1,12)= 6.4; p< 0.027; HF= 1], indicó que los ensayos de cambio generaron un mayor número de

fuentes de actividad comparados con los ensayos de repetición (Media \pm Error Estándar = 91.5 ± 6.4 vs. 72.7 ± 3.1 para los ensayos de cambio y repetición, respectivamente). Más aún, la presencia del efecto principal del factor ROI [$F(16,192) = 6.5$; $p < 0.0001$; $HF = 0.3$], así como la interacción entre Tarea y ROI [$F(1,12) = 2.0$, $p < 0.013$, $HF = 0.5$], sugirieron que las diferencias entre los ensayos de cambio y los de repetición variaron en función de la localización cerebral de las fuentes. La Tabla 1 presenta los resultados de las pruebas *post-hoc* que sirvieron para clarificar cuáles de las áreas incluidas en el análisis eran responsables de la interacción doble Tarea x ROI. Al menos tres regiones resultaron responsables de las diferencias entre las condiciones de cambio y repetición: la porción anterior de la circunvolución frontal inferior (CFIa), el córtex cingulado anterior (CCA) y la circunvolución supramarginal (CSM) (ver Figura 10).

ROIs	Áreas Brodmann	Cambio	Repetición	Significación
SFG	(6, 8, 9)	3.7 ± 1	3.9 ± 1.2	n.s.
MFGa	(9/46, 10)	7.9 ± 2.5	4.4 ± 0.2	n.s.
MFGp	(8, 8/9)	2.8 ± 1.2	2.2 ± 1.2	n.s.
IFGa	(45, 47/12)	5.3 ± 1.2	1.7 ± 0.6	0.01
IFGp	(44, 44/8/6)	5 ± 1.5	2.6 ± 0.8	n.s.
OrbG	(11)	5.3 ± 2.3	3.8 ± 1.5	n.s.
ACC	(24, 32)	11.4 ± 1.9	6.7 ± 1.4	0.01
PreCG	(4)	2 ± 0.7	2.6 ± 0.9	n.s.
SPL	(5, 7)	0.5 ± 0.4	0.7 ± 0.4	n.s.
IPG	(7/39)	2.8 ± 0.7	4.6 ± 1.2	n.s.
SMG	(40)	8.3 ± 2.2	2.8 ± 1.4	0.05
PCC	(23, 31)	1.5 ± 0.7	2.9 ± 1.1	n.s.
PostCG	(1, 2, 3)	2.5 ± 1.2	1.5 ± 0.7	n.s.
STG	(41, 42, 22, 22/38)	8.5 ± 1.7	14.7 ± 2.7	n.s.
MTG	(21, 21/37)	10.1 ± 2.8	9.8 ± 2.7	n.s.
ITG	(20, 20/38)	5.6 ± 1.5	3.8 ± 1.4	n.s.
Hip	-	9.9 ± 2	6.7 ± 1.7	n.s.

Tabla 1. Número medio de fuentes de activación en la muestra de participantes y nivel de significación de las comparaciones entre condiciones experimentales (cambio vs repetición) en cada una de las 17 regiones descritas.

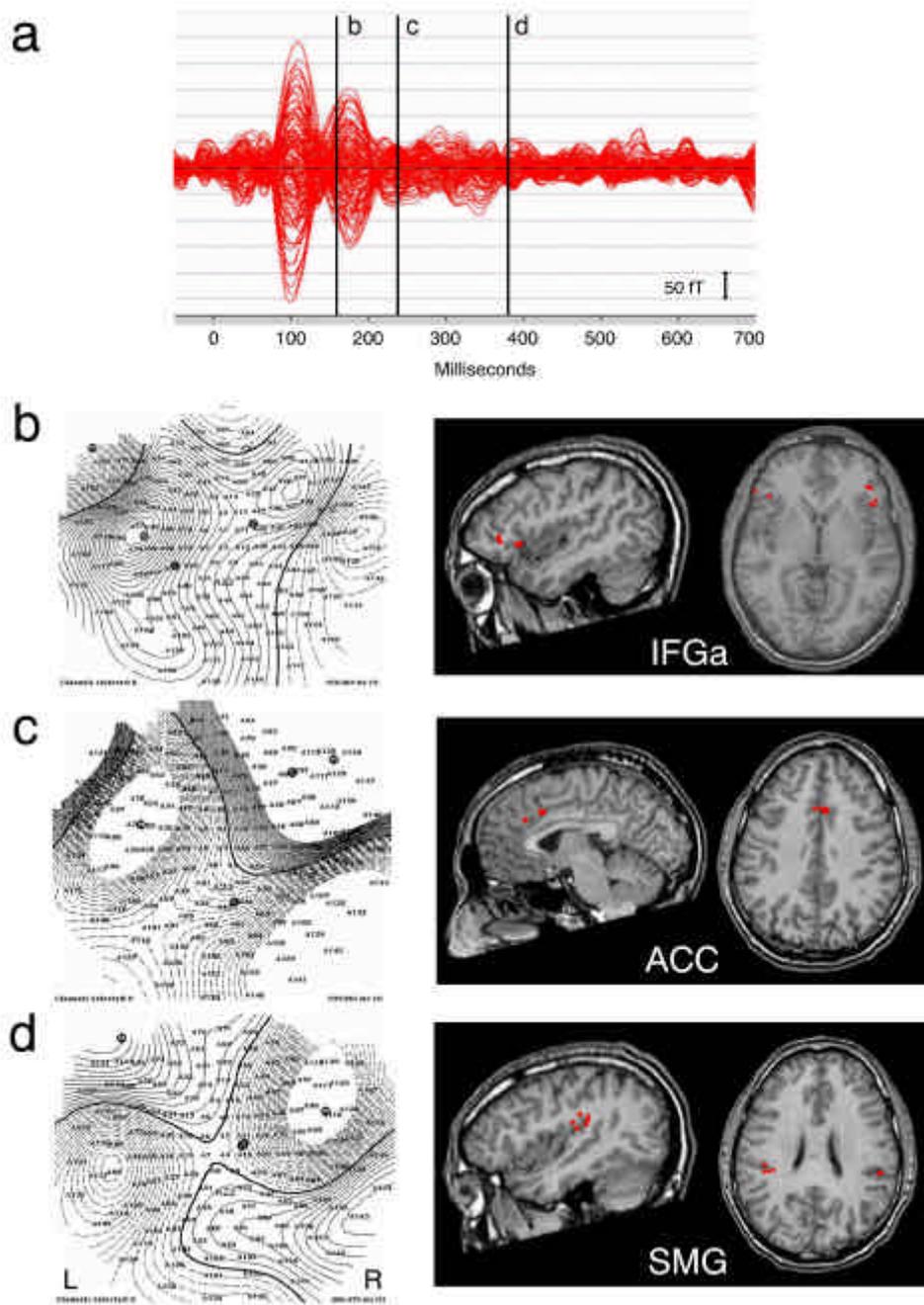


Figura 10. (a) Campo evocado de un participante representativo durante la presentación de las señales de cambio. Los mapas de isocampos (b, c y d, izquierda) muestran la distribución del flujo magnético registrado por los 148 magnetómetros del sistema holocraneal en tres momentos temporales diferentes. En ellos se registraron fuentes de actividad en las tres regiones que mostraron diferencias entre las condiciones (derecha): circunvolución frontal inferior (IFGa), córtex cingulado anterior (ACC), y circunvolución supramarginal (SMG). La actividad dipolar calculada sobre la base de los datos de 37 magnetómetros, aparece representada con puntos rojos en los cortes sagital y horizontal de la imagen de resonancia magnética (derecha).

Efectos de Tarea, ROI y Ventana Temporal: El ANOVA realizado para explorar el curso temporal de la actividad registrada en estas tres regiones a lo largo de las seis ventanas temporales seleccionadas (de 100 ms cada una) mostró la existencia de una interacción triple entre los factores Tarea, ROI y Ventana Temporal [$F(9, 114) = 1.98, p < 0.04; HF = 0.9$]. Estos resultados señalaron la presencia de un incremento de la actividad MEG durante los ensayos de cambio que varió a lo largo de la ventana de análisis. Una serie de pruebas *t a priori* fue empleada con el fin de describir en qué latencias específicas se registraban tales cambios entre las dos condiciones experimentales. La porción anterior de la circunvolución frontal inferior mostró diferencias marginalmente significativas en la dirección predicha, en torno a las ventanas temporales comprendidas entre los 100-200 ms y los 200-300 ms posteriores a la aparición de las señales de cambio ($t(12) = 1.72; p < 0.055$ y $t(12) = 1.7, p < 0.057$ respectivamente; ver Figura 11a). Las diferencias alcanzaron valores significativos [$t(12) = 2.89, p < 0.01$] cuando estas dos ventanas temporales fueron colapsadas en una sola de 200 ms de duración (i.e., de 100 a 300 ms). La corteza cingulada anterior (CCA) mostró diferencias significativas de activación en torno a dos ventanas temporales separadas en el tiempo: 200-300 ms y 400-500 ms [$t(12) = 2.64, p < 0.01$ y $t(12) = 2.41, p < 0.02$, respectivamente; ver Figura 11b]. Por su parte, la circunvolución supramarginal mostró diferencias entre condiciones en torno a las ventanas temporales comprendidas entre los 300-400 ms y 500-600 ms tras el inicio de la señal auditiva [$t(12) = 2.11, p < 0.03$ y $t(12) = 2.46, p < 0.02$, respectivamente; ver Figura 11c].

Con el fin de explorar posibles diferencias en el curso temporal de activación de regiones que, pese a no mostrar diferencias de activación global entre condiciones, sí mostraron un elevado número de fuentes, se procedió a realizar una serie de pruebas *t* en las distintas ventanas de latencia de dos de dichas regiones, i.e., CFMa e Hipocampo (ver Figura 12). En particular, el análisis comparó el número de fuentes durante las condiciones de cambio y repetición en las distintas ventanas de latencia. Los resultados de las pruebas *t* de comparación de medias para muestras relacionadas mostraron diferencias significativas en la activación del CFMa en la ventana comprendida entre los 600-700 ms [$t(12) = 2.4; p < 0.03$, contraste bilateral]. Por su parte, la comparación del patrón temporal de activación del hipocampo mostró diferencias significativas en torno a la ventana entre los 300-400 ms [$t(12) = 2.3; p < 0.05$, contraste bilateral].

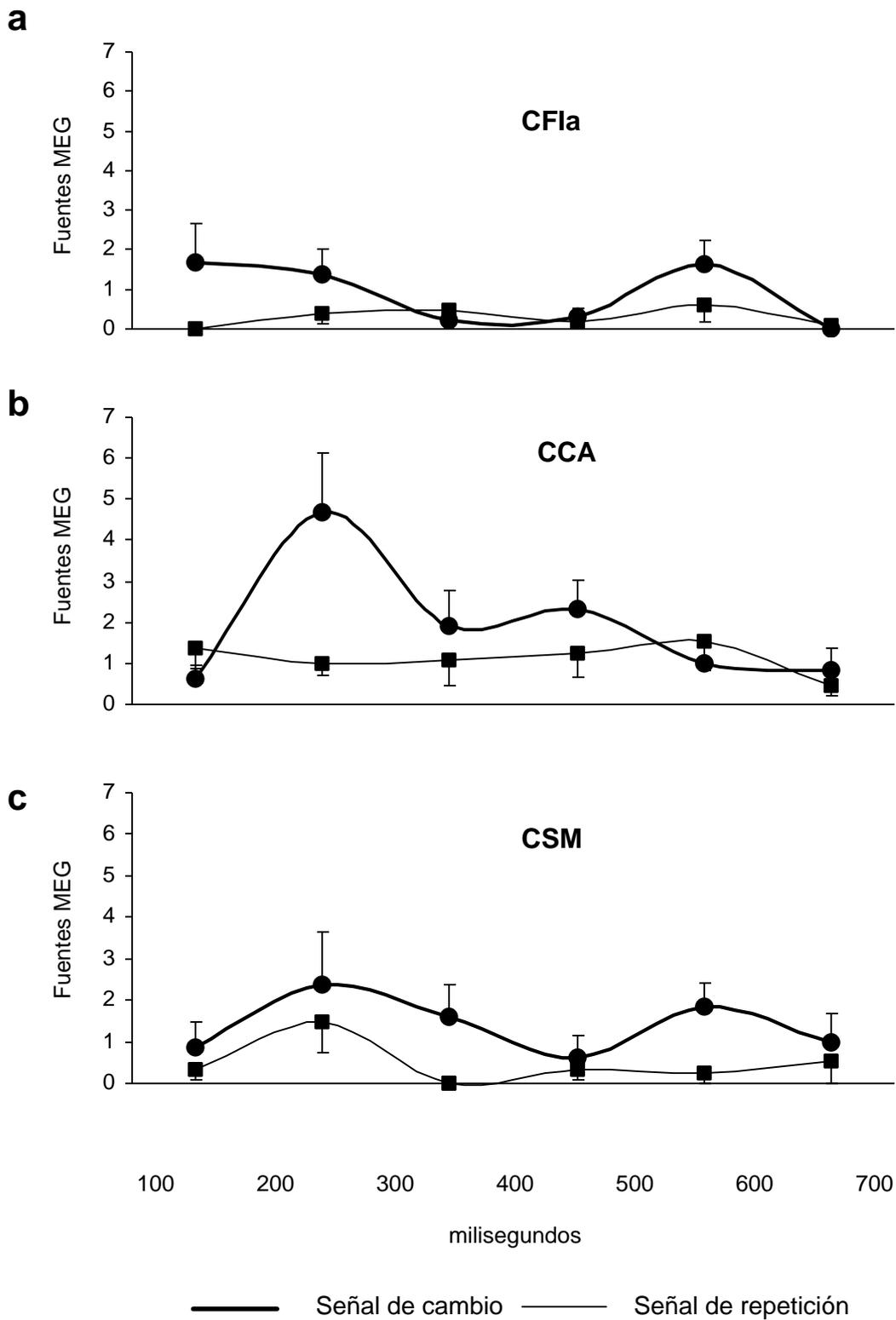


Figura 11. Patrón de activación temporal registrado en la porción anterior de la circunvolución frontal inferior (CFIa) y el cíngulo (CCA) y la circunvolución supramarginal (CSM) tras la aparición de las señales de cambio (línea gruesa) y repetición (línea fina).

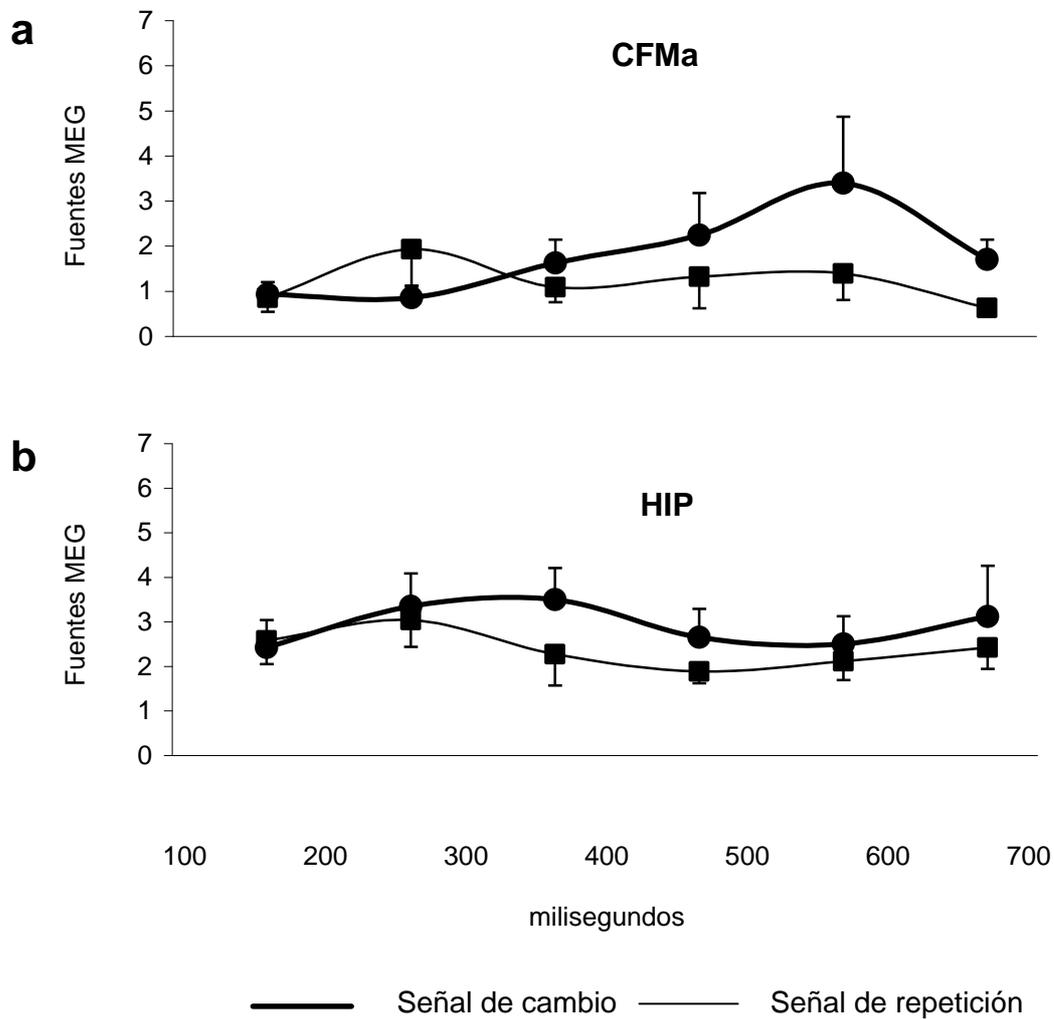


Figura 12. Patrón de activación temporal registrado en la porción anterior de la circunvolución frontal media (CFMa) y el hipocampo (Hip) tras la aparición de las señales de cambio (línea gruesa) y repetición (línea fina).

5.3.- DISCUSIÓN DEL EXPERIMENTO 1

Hasta la fecha éste es el primer estudio que ha empleado un equipo MEG holocraneal para explorar la dinámica espacio-temporal de las operaciones subyacentes a la operación de cambio de tarea. En este experimento se empleó una versión modificada de la tarea de clasificación de tarjetas de Wisconsin para explorar los correlatos de activación cerebral mediante MEG en respuesta a señales auditivas que indicaron si repetir o cambiar de tarea. Los estudios de neuroimagen metabólica publicados hasta la fecha han sugerido que este tipo de procesos mentales depende de una red neural distribuida desde las regiones prefrontales a las cortezas de asociación posterior (Dove et al., 2000; Dreher & Berman, 2002; Luks et al., 2002; Monchi et al., 2001; Rushworth, Ellison, & Walsh, 2001; Rushworth, Hadland et al., 2002; Sohn et al., 2000). Por su parte, los estudios electrofisiológicos y en particular los estudios de PE han replicado *grosso modo* estos resultados anatómicos aportando una mayor resolución temporal de la dinámica de esta red (Barceló et al., enviado; Barceló et al., 2000; Barceló et al., 2002; Rushworth, Passingham et al., 2002). Los resultados presentados podrían ser de gran utilidad a la hora de establecer una correspondencia entre los recientes resultados de RMf y PE sobre las bases neurales del cambio de tarea en sujetos humanos.

En resumen, los resultados del análisis conductual confirmaron la presencia del coste del cambio al comparar los ensayos del principio de la serie precedidos por señales de cambio con los ensayos del final precedidos de señales de repetición. Además, los ensayos de cambio de tarea evocaron un mayor número de fuentes de activación en comparación con los ensayos de repetición, tal como se predijo en la hipótesis de partida. De este modo 11 de las 17 ROIs estudiadas mostraron un mayor número de fuentes de activación en respuesta a las señales de cambio. Sin embargo, sólo en tres de dichas regiones las diferencias de activación alcanzaron valores estadísticamente significativos (ver Tabla 1). Las diferencias de activación se produjeron en torno a una red fronto-parietal ventral. En concreto dos regiones prefrontales mostraron un mayor número de fuentes de activación en respuesta a las señales de cambio comparadas con las señales de repetición: la circunvolución frontal inferior (CFIa; AB 45, 47/12), y la cara fronto-medial de la corteza cingulada anterior (CCA; AB 24, 32). En las regiones posteriores el mayor incremento en el número de fuentes MEG relacionado con la señal de cambio se registró en la

circunvolución supramarginal (CSM; AB 40). Tal y como se esperaba, el curso temporal de activación de estas regiones mostró una contribución temprana de las regiones CFIa y CCA (en torno a los 100-300 ms), seguida de la activación posterior de la CSM y el CCA (en torno a los 300-600 ms).

CFIa: Las señales de cambio evocaron un patrón de activación diferencial respecto de las señales de repetición de manera temprana (100-300 ms tras la aparición de la señal). Esta activación se corresponde con los hallazgos de otros estudios similares y se ajusta a varios modelos explicativos. En primer lugar, existe evidencia de estudios con primates no humanos de que las áreas prefrontales ventrolaterales (áreas de Brodmann 45, 47/12), pueden ejercer un control modulador de tipo *top-down* sobre la actividad de las regiones post-rolándicas. El propósito de tal actividad sería el establecimiento de una comparación de los estímulos representados en la memoria operativa, la codificación, y la recuperación de dicha información (Petrides & Pandya, 2002). En segundo lugar, en estudios de neuroimagen funcional con sujetos humanos se ha descrito una red fronto-parietal ventral, donde la CFI desempeña un papel clave en la generación de un “cortocircuito” de la actividad cognitiva en curso en caso de detección de un estímulo potencialmente relevante. La activación de esta región parece estar presente cuando determinadas señales de baja frecuencia, inesperadas o previamente aprendidas interrumpen el curso de la tarea que venía realizándose con el fin de preparar al sujeto para hacer algo potencialmente distinto (Corbetta et al., 2000). Algunos autores han aportado interpretaciones alternativas al rol funcional de la activación de CFI durante los periodos posteriores a la presentación de señales de cambio en paradigmas de cambio de tarea similares al que hemos empleado (Luks et al., 2002). Por ejemplo, Luks y colaboradores (2002) observaron una activación significativa de la CFI y de la Ínsula (AB 44/45) tanto durante la ocurrencia de las señales de cambio, como durante las señales de repetición. La ausencia de diferencias de activación entre las condiciones de cambio y repetición fue interpretada en relación con las operaciones de subvocalización de las instrucciones de los sujetos para el mantenimiento de la información de la tarea en memoria operativa durante el intervalo entre la señal y el estímulo diana.

A pesar de que parece razonable pensar en la presencia de operaciones de tipo fonológico subvocal en el intervalo entre la señal y la diana, los resultados muestran una implicación de la CFIa durante la realización de operaciones específicas de cambio de tarea. La aparente

falta de consistencia entre estos dos estudios podría ser atribuida a las diferencias en el tamaño de las ROIs de ambos estudios. Así pues, en el estudio de Luks y colaboradores (2002) no se diferenció entre la porción anterior y posterior de la CFI, y se incluyeron en esta ROI algunas porciones de la Ínsula. La mayor precisión de análisis anatómico en nuestro experimento, nos permitió evidenciar la presencia de un incremento de activación en esta región durante las fases de cambio. Adicionalmente, los resultados mostraron que la región posterior de la CFI (AB 44, 44/8/6) presentó un patrón de activación similar durante la presentación de las señales de cambio y de repetición, lo cual podría ser interpretado como el reflejo de actividad fonológica para el mantenimiento de la información en memoria operativa hasta la aparición del estímulo diana (Poldrack et al., 1999). La interpretación de la activación de la CFIa en relación con las operaciones de cambio de tarea es consistente con los resultados de estudios de RMf previos que han empleado versiones del WCST similares a la aquí descrita (Monchi et al., 2001).

CCA: Tal como se esperaba, el córtex cingulado anterior (AB 24, 32) también mostró un patrón de activación MEG diferencial al compararse las condiciones de cambio y de repetición. En particular, dichas diferencias ocurrieron en las ventanas temporales comprendidas entre los 200-300 ms y los 400-500 ms tras la aparición de los estímulos. Dos explicaciones alternativas han sido propuestas para explicar la implicación del CCA en tareas tipo Stroop y en los paradigmas de cambio de tarea. Por un lado, algunos autores han señalado que el CCA, junto con otras regiones prefrontales, desempeñaría un papel clave en el control atencional de tipo *top-down*. En su modelo de monitorización del conflicto Carter y colaboradores sugieren que el CCA proporciona una señal de conflicto en tiempo real que indica al sistema la necesidad de activar otras regiones cerebrales para implementar procesos de tipo estratégico (Carter, Botvinick, & Cohen, 1999; Carter et al., 1998). Por otro lado, algunos autores han hecho énfasis en el papel del CCA en los procesos de respuesta como la resolución de la competencia entre respuestas motoras alternativas, minimizando su implicación en las fases tempranas de la modulación *top-down* (Bunge, Hazeltine, Scanlon, Rosen, & Gabrieli, 2002; Milham, Banich, Claus, & Cohen, 2003; Paus, 2001).

La separación en el experimento de una fase de preparación para el cambio (la señal) y de una fase de ejecución, o de implementación del cambio, permite medir la actividad cerebral durante ensayos con diferentes demandas de conflicto, minimizando así la influencia de

procesos relacionados con la ejecución de respuestas. Durante la presentación de la señal de cambio, las vías de procesamiento implicadas en la realización de la tarea anterior deben ceder preferencia en favor de las vías implicadas en la ejecución de la nueva tarea. En consecuencia, cabría esperar mayor competencia entre la activación de las vías de procesamiento “inapropiadas” durante los ensayos de cambio que durante los ensayos de repetición. Los modelos de monitorización del conflicto y de monitorización de las respuestas conducirían a predicciones opuestas acerca del posible papel del CCA en nuestra tarea experimental. De acuerdo con el marco de la monitorización del conflicto, cabría esperar mayor activación del CCA durante la aparición de las señales de cambio en comparación con la aparición de las señales de repetición. Por el contrario, de acuerdo al modelo de resolución del conflicto el CCA debería estar igualmente activado durante las señales de cambio y repetición, dado que las señales en esta tarea de cambio no demandaron respuesta alguna ni los sujetos podían anticiparlas hasta la aparición de la siguiente tarjeta, puesto que cualquiera de los cuatro botones de respuesta era potencialmente válido. En línea con los estudios previos con la prueba WCST (Monchi et al., 2001), así como otros estudios donde se emplearon tareas de cambio similares (Rushworth, Hadland et al., 2002), encontramos un incremento bilateral del número de fuentes de activación del CCA durante la fase de preparación para el cambio de tarea. Estos resultados suponen un apoyo para la interpretación de que el CCA estaría implicado en el control ejecutivo de la atención cuando se produce competición entre vías de procesamiento alternativas (Bush, Luu, & Posner, 2000; Carter et al., 1998; Luks et al., 2002; van Veen, Cohen, Botvinick, Stenger, & Carter, 2001). De cualquier modo, podría pensarse que el CCA podría estar monitorizando el conflicto en diferentes niveles del procesamiento de la información, i.e., a nivel de los *sets* atencionales como en el caso de las señales o a nivel de esquemas motores como en el caso de las respuestas.

CSM: Las señales de cambio también produjeron un incremento del número de fuentes de activación MEG en la circunvolución supramarginal (CSM; AB 40) durante dos ventanas temporales comprendidas entre los 300-400 ms y los 500-600 ms posteriores a las señales de cambio. Este patrón de activación espacio-temporal resulta coherente con los resultados de PE previos, donde el número de tareas que los sujetos debían mantener en memoria operativa durante la fase de preparación para el cambio (las señales) moduló la amplitud de la respuesta P300, cuyo máximo de activación se registró sobre las cortezas de asociación posteriores en torno a los 500-600 ms tras la aparición de las señales de cambio (Barceló et

al., 2002). Este componente del PE se interpretó originalmente como el reflejo de la recuperación y la actualización de la información de las reglas de clasificación en las redes de memoria posteriores. Dicha interpretación es consistente con otros estudios de neuroimagen y de pacientes con lesión cerebral en los que se muestra la implicación de la CSM en la respuesta cerebral a la ocurrencia de eventos novedosos, y en la rápida recuperación y actualización de las reglas de la tarea en la memoria operativa (Ardekani et al., 2002; Downar, Crawley, Mikulis, & Davis, 2000; Knight et al., 1989; Linden et al., 1999). Otros estudios han descrito un patrón similar de activación bilateral de la CSM y de otras cortezas asociativas parietales, tanto durante la realización del WCST (Monchi et al., 2001) como de otras tareas de cambio de regla (Rushworth, Paus et al., 2001). De este modo, la activación observada en la CSM podría estar relacionada con la recuperación y actualización de la información de las reglas de clasificación en memoria operativa dirigida por la aparición de las señales que demandaron un cambio de tarea.

Otras regiones activadas: Se observó activación MEG en otras regiones cerebrales frontales, orbitofrontales, parietales y temporales, aunque no se registraron diferencias entre condiciones (ver Tabla 1). La activación de estas regiones no puede ser específicamente relacionada con los procesos de cambio de tarea. Sin embargo, parece razonable suponer que estas regiones podrían estar implicadas en la realización de otro tipo de operaciones necesarias tanto para la correcta ejecución de los ensayos de cambio, como para la de los ensayos de repetición. Por ejemplo, resulta importante destacar la activación de las regiones prefrontales dorsales (CFMa AB 9/46, 10), que han sido propuestas como responsables de la supervisión de los contenidos de la memoria operativa o del mantenimiento de las instrucciones de la tarea (i.e., “el tono agudo significa repite y el tono grave significa cambia”) (MacDonald et al., 2000; Petrides, Alivisatos, & Frey, 2002; Petrides, Alivisatos, Meyer, & Evans, 1993; Stern et al., 2000). Los resultados respecto de la activación de la CFM son coherentes con otros estudios de RMf en los que se señala un patrón de activación común del córtex prefrontal dorsolateral (AB 9/46) tanto en respuesta a las señales de cambio como a las de repetición (Luks et al., 2002; Monchi et al., 2001). Sin embargo, y pese a que a nivel global esta región no mostrara diferencias de activación, el análisis por ventanas temporales mostró variaciones en el patrón temporal de activación del CFMa entre ensayos de cambio y repetición. En particular, mientras que el máximo de activación durante las repeticiones se manifestó en torno a los 200-300 ms, los ensayos de cambio registraron un máximo en torno a los 600 ms resultando significativas las

diferencias de activación en este punto respecto de las repeticiones. De la misma manera, y pese a la homogeneidad en la activación de regiones como el hipocampo en torno a los 200-300 ms, la condición de cambio evocó un máximo de activación entre los 300-400 ms que resultó significativo respecto de la activación durante las señales de repetición.

¿Respuestas cerebrales a las señales, al feedback, o preparación para el cambio? Los modelos teóricos elaborados en torno al cambio de tarea han estado, por lo general, basados en paradigmas conductuales más simples en los que sólo se alterna entre dos tareas (o dos reglas de clasificación). De este modo, la presencia de dos tareas alternativas no ofrece dudas respecto de qué regla emplear cuando la señal indica el cambio de tarea. El empleo de paradigmas de más de dos tareas suele ir acompañado de señales explícitas que informan de manera clara sobre qué regla emplear durante la siguiente serie de ensayos reduciendo al mínimo la incertidumbre durante el intervalo de preparación (Rubinstein et al., 2001). Por el contrario, la estructura de tres reglas en el WCST fuerza a los sujetos a tantear entre las dos posibles reglas antes de cambiar a una de ellas en las clasificaciones posteriores a la señal de cambio. Esto es, nuestros sujetos tuvieron que tomar una decisión entre dos posibles alternativas antes de cambiar a una de ellas. En aquellos casos en los que su primera elección no fue la correcta (lo cual podía ocurrir en el 50 % de las ocasiones), una segunda señal de cambio indicó la necesidad de volver a cambiar a la regla restante. A los sujetos sanos les resulta relativamente sencillo mantener este patrón de ejecución altamente eficiente recordando en cada momento cuáles fueron las reglas ya descartadas para poder encontrar la regla correcta. Dicho patrón de ejecución favorece que, tras la aparición de la segunda señal de cambio, no haya incertidumbre alguna sobre cual será la regla correcta en la siguiente serie. Los efectos conductuales y fisiológicos de la incertidumbre entre la aparición de la primera y la segunda señal de cambio han sido analizados recientemente (Barceló & Knight, 2002; Barceló et al., 2000; Barceló et al., 2002). Aunque tanto los tiempos de reacción como la activación de las regiones posteriores fue mayor durante la ocurrencia de la primera señal de cambio (con incertidumbre) en comparación con la segunda señal de cambio consecutiva (sin incertidumbre), los dos tipos de señales elicitaron respuestas cerebrales idénticas sobre las regiones anteriores (Barceló et al., 2002). De este modo, el hecho de que las señales de cambio empleadas en este experimento no fueran informativas respecto a la regla que debía ser usada en la clasificación siguiente, no es necesariamente incompatible con la presencia de operaciones de preparación para el cambio. El hecho de que los sujetos logaran alrededor de un 90 % de series correctas,

podría ser tomado como evidencia de la presencia de operaciones de preparación eficientes promovidas por la aparición de las señales de cambio. Incluso en ausencia de señales explícitas respecto de qué regla se debe emplear, los sujetos mantuvieron la incertidumbre al mínimo para prepararse a realizar la siguiente tarea. El modelo de dos fases para el cambio de tarea propuesto por Rubinstein y colaboradores (Rubinstein et al., 2001) podría explicar parte de los mecanismos de preparación para el cambio que se pondrían en marcha tras la aparición de las señales de cambio en nuestro paradigma experimental. Según estos autores, al oír la señal de cambio, los sujetos deben mantener activa la información de la tarea presente y de la futura, insertando y eliminando sus metas en la memoria operativa declarativa en función de las necesidades de la situación.

En la versión estandarizada del WCST las señales suelen proporcionar información sobre las acciones pasadas (*feedback*), indicando si la ejecución fue o no correcta en el ensayo anterior. En el MCST los procesos relacionados con el *feedback* fueron minimizados (Barceló, 2003), puesto que en las instrucciones iniciales se indica a los participantes que deben considerar las señales en términos de “cambio” o de “repetición”. De otra forma, la información de las señales de la versión empleada en este experimento indicó a los sujetos sobre “qué hacer a continuación” y no sobre “cómo lo hice antes”. Sin embargo, y dado que el *feedback* de “incorrecto” también promueve un cambio de regla, resultaría de interés en futuros estudios la comparación directa entre las señales de cambio y las señales de *feedback* incorrecto que promueven la puesta en marcha de mecanismos de corrección.

CAPÍTULO 6

EXPERIMENTO 2

CAPÍTULO 6. EXPERIMENTO 2

6.1.- MATERIALES Y MÉTODOS

6.1.1- Participantes

La muestra estuvo formada por treinta voluntarios jóvenes (24 mujeres y 6 hombres) en su mayoría estudiantes de primer curso de Psicología (media de años de escolarización 13.2 ± 1.8) con edades comprendidas entre los 18 y los 27 años (19.8 ± 2.2). Todos los sujetos tenían visión normal o corregida a normal, y no presentaban historial de problemas neurológicos o psiquiátricos. Los participantes fueron informados de todos los detalles de la investigación y manifestaron por escrito su consentimiento a tomar parte en el estudio.

6.1.2.- Tarea experimental

A su llegada al laboratorio los participantes fueron asignados de manera aleatoria a una de las dos condiciones experimentales (15 sujetos por grupo) consistentes en la exposición a la misma tarea experimental administrada bajo dos conjuntos de instrucciones diferentes. En ambas condiciones experimentales, los participantes realizaron la tarea sentados en una silla confortable situada en el interior de una cabina Faraday eléctricamente aislada del exterior y con una iluminación tenue. Los estímulos fueron presentados en la pantalla de un PC situada a un metro de distancia del rostro del sujeto. La tarea consistió en la presentación visual de una serie de formas geométricas, cuya probabilidad de aparición variaba de frecuentes a infrecuentes. Los estímulos frecuentes consistían en un círculo o un cuadrado que podían ser de color rojo o azul. Dichos estímulos se presentaron centrados en la pantalla del ordenador con unas dimensiones físicas de 6.5 x 6.5 cm ($3.8^\circ \times 3.8^\circ$ de ángulo visual). Cada una de las cuatro posibles combinaciones de color y forma apareció con la misma probabilidad de ocurrencia a lo largo de la serie. Los estímulos infrecuentes consistieron en los símbolos “+” y “x” centrados en la pantalla con una probabilidad de aparición del 5 % cada uno comparados con el resto de estímulos frecuentes de la secuencia. La probabilidad global de los estímulos frecuentes e infrecuentes fue respectivamente del 90 % y del 10 %. En cada ensayo se presentó uno solo de estos

eventos. Los ensayos fueron ordenados en series semi-aleatorias cumpliendo las siguientes tres condiciones: (a) cada serie de ensayos siempre comenzaba con la presentación de uno de los estímulos infrecuentes (“+” ó “x”), que se alternaron de forma aleatoria durante la tarea; (b) la presentación del estímulo infrecuente fue sucedida por una serie variable de entre 4 y 7 estímulos frecuentes; (c) el primer y último ensayo de cada serie eran siempre un círculo azul o un cuadrado rojo (esta condición resultaba necesaria para una corrección adecuada de la tarea; ver explicación más abajo). La asincronía entre el inicio de los estímulos (SOA; del inglés *Stimulus Onset Asynchrony*) se estableció de manera aleatoria entre 1500 y 1560 ms para todos los estímulos de la secuencia. La duración de los estímulos en la pantalla fue de 150 ms (ver Figura 13). Los sujetos realizaron un total de 770 ensayos, distribuidos en dos bloques con una duración aproximada de 15 minutos por bloque. Tal y como se indicó, los dos grupos de sujetos visualizaron exactamente los mismos estímulos organizados en la misma secuencia con el fin de evitar diferencias entre tareas debidas a la estructura de dicha secuencia. La principal diferencia entre las dos condiciones experimentales residió en las instrucciones que recibió cada uno de los dos grupos de sujetos al inicio de la sesión.

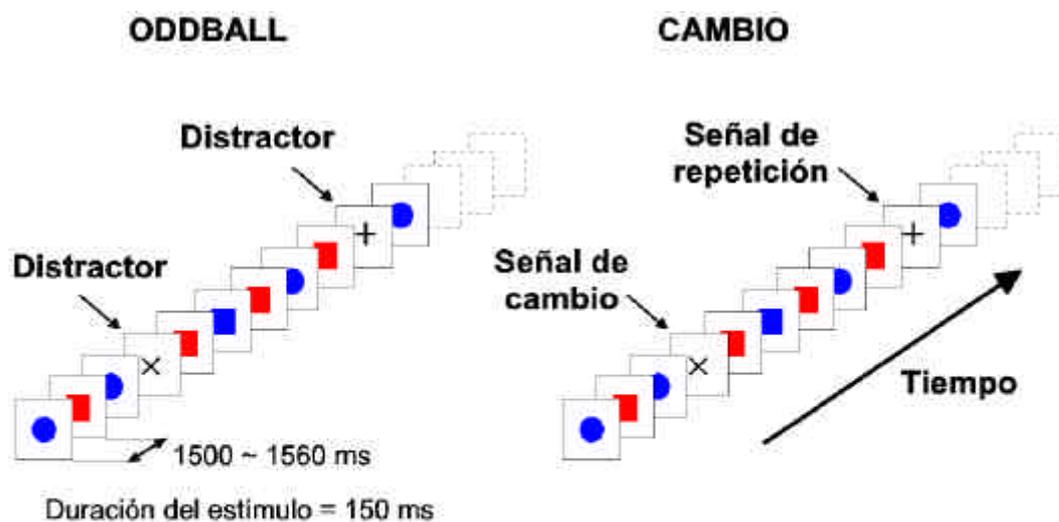


Figura 13. Ejemplo de la secuencia de estímulos empleada durante la tarea *Oddball* y la tarea de *Cambio*. Ambas secuencias fueron idénticas salvo en lo referente a las instrucciones que los sujetos recibieron al principio de la sesión.

Tarea de Cambio

En la condición de cambio de tarea los sujetos realizaron una variante del paradigma de cambio de tarea señalizado, que se ha denominado “paradigma de instrucciones intermitentes” (Altmann, 2002, 2004; Gopher et al., 2000; Monsell et al., 2003; Nessler, Friedman, Johnson, & Bersick, 2004; Rushworth, Passingham et al., 2002). Los sujetos debían responder a los estímulos visuales de acuerdo a su forma (círculo y cuadrado), o a su color (rojo y azul). Cuando la tarea consistía en clasificar por color, los sujetos debían pulsar el botón de la izquierda del teclado (con el dedo índice izquierdo), para responder en caso de que el estímulo de la pantalla fuera rojo; y debían pulsar el botón derecho (con el dedo índice derecho) en caso de que el estímulo fuera azul. Cuando la tarea consistía en clasificar por forma, los sujetos debían pulsar el botón de la izquierda del teclado (con el dedo índice izquierdo) para responder en caso de que el estímulo fuera un círculo y debían pulsar el botón derecho (con el dedo índice derecho) en caso de que el estímulo fuera un cuadrado. Por lo tanto, cada respuesta requería una decisión veloz basada en una única dimensión perceptiva que había de ser recordada hasta el final de la serie. En este punto los dos signos “x” ó “+” (las señales contextuales de cambio o repetición) indicaban si debían repetir (símbolo “+”) o cambiar (símbolo “x”) la regla que habían empleado en la serie previa. Este emparejamiento de estímulos y respuestas generaba dos tipos de ambigüedad en las respuestas, que deben ser tomados en cuenta a la hora de valorar la ejecución conductual en el cambio de tarea. Los ensayos ambiguos tienen lugar cuando una respuesta dada se corresponde con dos reglas de clasificación diferentes (i.e., la pulsación del botón izquierdo ante un círculo rojo se corresponde tanto con el criterio de color, como también con el criterio de forma). Para evitar esta ambigüedad, el primer y último ensayo de cada serie de clasificación consistieron siempre en los estímulos no ambiguos “círculo azul” o “cuadrado rojo”. De este modo, la aparición de estímulos no ambiguos al final de la serie, permitieron saber con certeza qué regla venía empleando el sujeto antes de la aparición de la señal. Así mismo, los estímulos no ambiguos en el inicio de la serie permitieron saber de forma inequívoca si el sujeto había seguido las instrucciones de la señal contextual (cambio o repetición) dentro de cada serie de clasificación (ver Figura 13).

Tarea Oddball

El objetivo de la condición *oddball* fue el de disponer de una línea base de comparación adecuada para la condición de cambio de tarea, que permitiera clarificar si las explicaciones existentes en la literatura sobre el componente P3a son compatibles con los resultados de

los estudios de cambio de tarea. De este modo, en la tarea *oddball* se mantuvieron constantes parámetros tales como las propiedades físicas de los estímulos, la probabilidad de ocurrencia de cada evento, la estructura secuencial de la tarea, y la posición de cada tipo de estímulo en la secuencia. Por lo tanto, la principal diferencia entre las dos condiciones experimentales fueron las instrucciones recibidas por los sujetos al inicio del experimento. Al igual que en la mayoría de las tareas *oddball* de tres estímulos, los participantes debían responder a los estímulos diana (con una probabilidad de ocurrencia del 45 %) y debían ignorar el resto de estímulos (es decir, tanto los estímulos “estándar” parecidos a las dianas, y los distractores infrecuentes “+” y “x”, con una probabilidad de ocurrencia del 45 %, 5 % y 5 %, respectivamente). Los estímulos diana fueron todos los azules en uno de los bloques, y todos los cuadrados en el bloque restante. El orden de presentación de cada uno de estos bloques fue contrabalanceado entre los sujetos. Todas las respuestas fueron emitidas mediante la pulsación de un botón del teclado con el dedo índice de la mano derecha. En la tarea *oddball* los sujetos no fueron informados de la presencia de estímulos distractores infrecuentes (los símbolos “+” y “x”).

En las instrucciones de ambas tareas se puso especial énfasis en que los sujetos respondieran con la mayor rapidez y precisión posible. Los sujetos realizaron un bloque de práctica hasta que manifestaron haber comprendido las instrucciones, y fue posible comprobar que la tarea era realizada correctamente. El tiempo medio consumido por este bloque de práctica oscilaba entre 1 y 5 minutos.

6.1.3.- Análisis conductuales

La primera serie de ensayos de los bloques de la tarea de cambio, donde el experimentador indicó al sujeto qué regla de clasificación emplear para comenzar fueron eliminadas del análisis. Para que el análisis de los dos paradigmas fuera simétrico se hizo lo mismo con las primeras series de los bloques *oddball*. Los tiempos de reacción (RT) fueron medidos solamente para los ensayos correctos de la tarea *oddball*, así como en las series correctas del paradigma de cambio de tarea. Se consideraron como series correctas (a) aquellas en las que el sujeto encontró la regla de clasificación correcta en el ensayo siguiente a la señal; y (b) aquellas en las que el sujeto no cometió ningún error. Se computó el número de errores a lo largo de las series con el fin de obtener un índice de eficacia. Tanto los TR como el número de errores fueron contabilizados de manera separada en función de la posición de los

ensayos en la serie. Así pues, en la condición de cambio de tarea se contaron de forma separada las respuestas a los ensayos diana 1º, 2º y 3º tras la aparición de las señales “+” y de las señales “x”. En la condición *oddball*, sólo se computaron las respuestas a los primeros ensayos diana tras la aparición de las señales distractoras, debido al número insuficiente de ensayos diana 2º y 3º consecutivos tras las señales distractoras.

6.1.4.- Registro de los Potenciales Evocados

El electroencefalograma (EEG) fue registrado mediante 28 electrodos de estaño situados en las posiciones del Sistema Internacional 10-20: Fp1, Fp2, Fz, F3, F4, F7, F8, FCz, FC3, FC4, Cz, C3, C4, CP3, CP4, Pz, P3, P4, TP7, TP8, FT7, FT8, T3, T4, T5, T6, O1 y O2 (ver Figura 14).

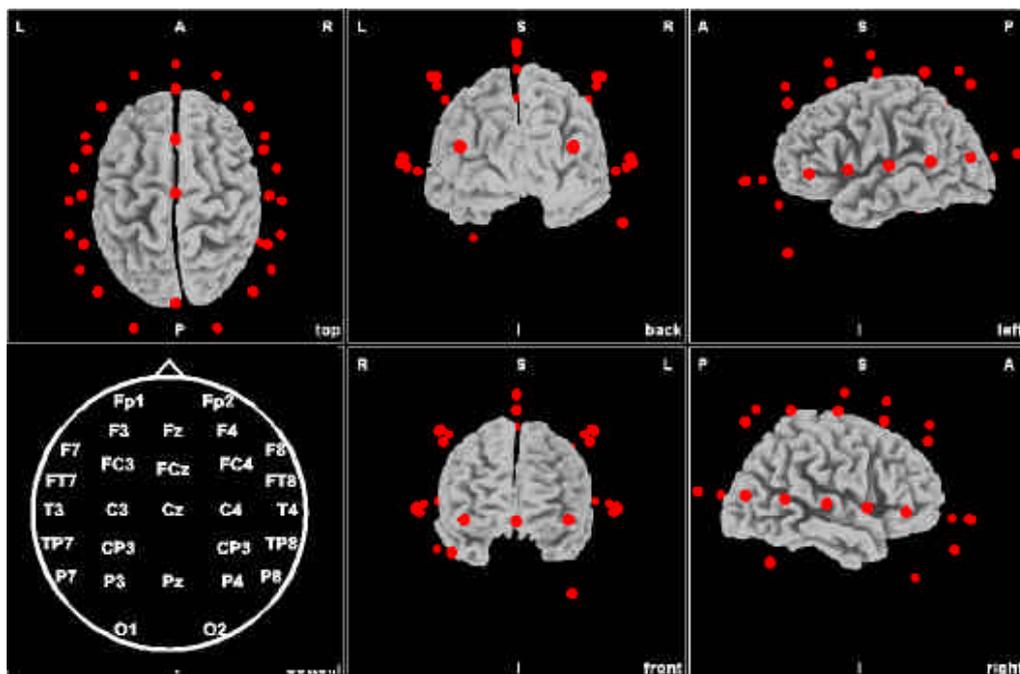


Figura 14. Posicionamiento de los electrodos de registro en relación a las distintas regiones cerebrales.

Todos los electrodos activos fueron referenciados a la posición de mastoides izquierdo durante el registro de la señal EEG, y fueron re-referenciados a mastoides unidos durante su análisis *offline*. Las señales EEG fueron amplificadas (paso banda 0.01-30 Hz; 12 dB/octava), digitalizadas a 500 Hz/canal y almacenadas para la posterior obtención de los promedios de actividad eléctrica cerebral. Las impedancias de los electrodos fueron

mantenidas por debajo de los 5 kOhmios durante la sesión de registro. El electrooculograma horizontal (HEOG) y vertical (VEOG) fueron también registrados para la corrección de los movimientos oculares. Esta corrección se realizó de acuerdo al algoritmo de Gratton y colaboradores (1983). Las épocas con actividad EEG con una amplitud superior a $\pm 75 \mu\text{V}$, o con artefactos musculares, fueron rechazadas de forma previa a la obtención de los promedios individuales.

Los promedios de los PE para cada una de las condiciones experimentales relevantes fueron reconstruidos *offline*. Los PE para las condiciones *oddball* y de cambio de tarea fueron obtenidos a partir de la presentación de las señales contextuales “x” y “+”, y desde la presentación de los eventos diana (1º, 2º y 3º) separados en función del tipo de señal previa. La duración de las épocas para todas las condiciones se estableció en 1200 ms incluyendo una línea base de 200 ms previos a la presentación de los estímulos. Los promedios individuales de cada una de las señales en cada condición experimental estuvieron formados por un mínimo de 35 épocas (media de 50 ± 7 épocas). Los promedios individuales de cada uno de los estímulos diana se computaron con un mínimo de 20 épocas (media de 36 ± 9 épocas). Las comparaciones estadísticas se realizaron a partir de las amplitudes medias de varios componentes del potencial evocado, cuya latencia pico fue estimada tras la inspección visual de los promedios de grupo. Para los potenciales evocados por las señales, se midieron las amplitudes medias del componente P3a, tanto en su aspecto anterior (325-375 ms tras la señal, en el electrodo Fz), como en su aspecto posterior (400-450 ms tras la señal, en el electrodo Pz). Para los potenciales evocados por los ensayos diana se midieron los valores de amplitud para el componente P3b (325-375 ms tras la aparición de la diana). Tal y como se procedió en el análisis de los resultados de conducta, los PE fueron obtenidos a partir de los ensayos correctos de la condición *oddball*, y a partir de las series correctas del paradigma de cambio de tarea.

6.1.5.- Análisis estadísticos

El programa empleado para el análisis de los resultados fue el SPSS v11.5. Se adoptó un nivel de significación $p < 0.05$ para todos los análisis. El nivel de significación de todos los ANOVAs fue evaluado mediante la corrección de Greenhouse-Geysler (GG) para aquellos casos en los que el supuesto de esfericidad resultaba violado. Se empleó la corrección de Bonferroni ($p < 0.05$) en todos los tests *post-hoc* que implicaron comparaciones múltiples. Se

realizó un análisis de la potencia de contraste sobre aquellas comparaciones que implicaron medidas inter-grupos. De acuerdo al criterio de Cohen (1977) se consideraron bajas las potencias de contraste inferiores a 0.3, medias las inferiores a 0.5 y altas las superiores a 0.8.

Con el fin de explorar la existencia de una modulación diferencial de las respuestas en la tarea *oddball* y en la tarea de cambio ante la aparición de los dos tipos de señal contextual empleados (símbolos “+” y “x”), se contabilizaron los tiempos de reacción en aquellas respuestas correctas emitidas inmediatamente después de dichas señales. Debe tenerse en cuenta que los promedios de los tiempos de reacción de la tarea *oddball* se construyeron sobre la mitad de observaciones que los promedios de la condición de cambio. Sin embargo, dicha asimetría no tendría por qué afectar a los tiempos de reacción ante ambos tipos de señales. Con el fin de comparar los efectos de la aparición de las señales sobre la eficacia de la ejecución en ambas tareas se contabilizaron por separado el número de errores en los ensayos inmediatamente precedidos por un símbolo “+” y el número errores en los ensayos precedidos de un símbolo “x”. Al igual que en los tiempos de reacción, el objetivo de esta comparación fue la detección de un patrón diferencial de modulación de los errores tras la ocurrencia de los dos símbolos en una y otra tarea. Los dos factores principales del ANOVA mixto realizado sobre los tiempos de reacción y sobre los errores fueron el factor intra-sujeto señal (“x” vs. “+”) y el factor inter-sujeto tarea (*oddball* o paradigma de cambio). Se realizó un ANOVA de medidas repetidas diferente para explorar en detalle los resultados del paradigma de cambio. En esta ocasión los factores para el análisis de los TR y de los errores fueron señal (“x” vs. “+”) y ensayo (1º, 2º y 3º ensayo diana tras la señal contextual).

El análisis estadístico de las respuestas cerebrales a las señales fueron comparadas mediante un diseño ANOVA mixto 2 x 2 x 3 con los factores tarea (*oddball* vs. tarea de cambio), señal (“x” vs. “+”), y electrodo (Fz, Cz, Pz). Este mismo diseño se empleó de forma separada para la exploración de los efectos de los aspectos anterior y posterior del componente P3a. El análisis de los efectos seriales sobre la aparición de los estímulos diana en la tarea de cambio fueron llevados a cabo mediante un ANOVA diferente realizado sobre la amplitud media de la respuesta P3b a las dianas. Los factores introducidos en este ANOVA fueron señal (“x” vs. “+”), ensayo (1º, 2º, 3º) y electrodo (Fz, Cz, Pz).

6.2.- RESULTADOS

6.2.1.- Análisis de las señales contextuales (Oddball vs. tarea de Cambio)

Resultados conductuales

Tiempos de Reacción: El ANOVA realizado para los TR produjo efectos significativos de los dos factores principales: Tarea [$F(1,28)= 26.1$; $p < 0.0001$; potencia = 0.9], y Señal [$F(1,28)= 7.2$; $p < 0.012$; potencia = 0.7]. Los sujetos fueron más rápidos respondiendo a los primeros ensayos diana tras las señales en la condición *oddball* que en la condición de cambio (391 ± 21 ms vs. 541 ± 21 ms, respectivamente; $p < 0.0001$). Aún más importante que los efectos principales, la doble interacción hallada entre los dos factores tarea y señal [$F(1,28)= 10.9$; $p < 0.003$; potencia = 0.9] indicó que el patrón de TR tras los dos tipos de señal variaba significativamente en función de las instrucciones de la tarea (Figura 15a). En primer lugar, en la condición *oddball* no se observaron diferencias en los TR a los primeros ensayos diana en función del tipo de señal (389 ± 23 ms y 393 ± 20 ms, para los símbolos “x” y “+”, respectivamente; $p > 0.7$). En segundo lugar, en la condición de cambio de tarea los análisis *post-hoc* revelaron un efecto de coste de respuesta tras la ocurrencia de las señales “x” de cambio. Los TR a las dianas que sucedieron a una señal de cambio fueron mayores que los TR a las dianas tras una señal de repetición (diana tras “x” = 562 ± 23 ms, diana tras “+” = 518 ± 19 ms; $p < 0.0001$).

Errores: El análisis de los errores en los ensayos diana inmediatamente precedidos por una señal contextual, reprodujo el patrón de resultados observado para los TR (Figura 15b). El efecto principal del factor tarea [$F(1,28)= 148.1$; $p < 0.0001$; potencia = 1], reveló que los sujetos cometieron más errores en la tarea de cambio que en la tarea *oddball* (6.9 ± 0.4 y 0.1 ± 0.4 errores, respectivamente). Pese a que el factor señal no alcanzó la significación estadística [$F(1,28)= 2.8$; $p < 0.1$; potencia = 0.3]. Por su parte, la interacción significativa entre Tarea y Señal [$F(1,28)= 4.6$; $p < 0.04$; potencia = 0.5] puso de manifiesto un patrón diferente de comisión de errores tras cada tipo de señal en ambas condiciones experimentales. Primero, los dos estímulos distractores de la tarea *oddball* no produjeron diferencias en el número de errores registrado en las dianas que los sucedieron ($p > 0.7$). Por el contrario, hubo diferencias significativas en el número de errores cometidos en el primer ensayo diana, tanto cuando las señales indicaron cambio, como cuando indicaron

repetición (7.7 ± 0.5 , y 6.1 ± 0.4 , respectivamente; $p < 0.011$). Asimismo, el mayor número de errores tras la ocurrencia de una señal de cambio “x” en comparación con la señal de repetición “+”, confirmó la presencia de costes de respuesta en términos de eficacia asociado al cambio de tarea.

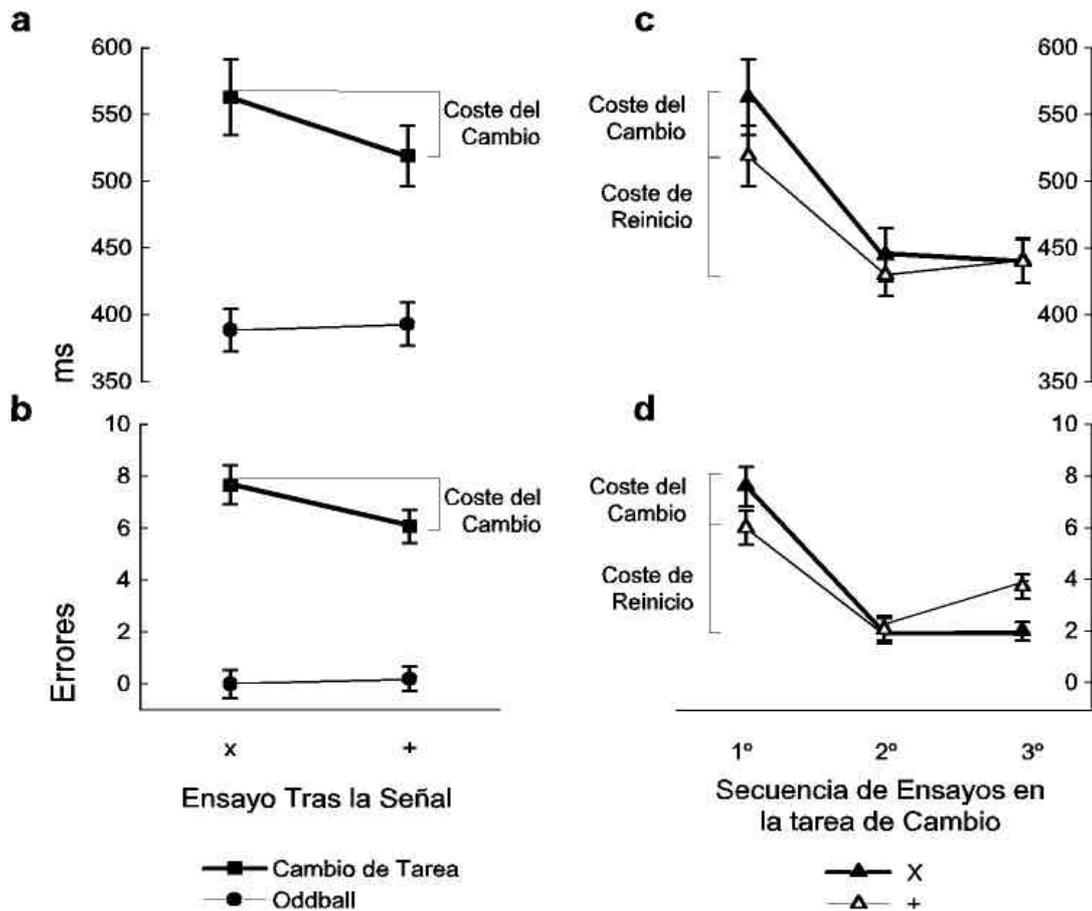


Figura 15. Comparación de los tiempos de reacción (a) y el número de errores (b) en los ensayos posteriores a la aparición de las señales en la tarea *Oddball* y la tarea de Cambio. Análisis de los efectos secuenciales de las señales en los tiempos de reacción (c) y en el número de errores (d) en la tarea de Cambio.

Potenciales Evocados por las Señales Contextuales

Aspecto anterior del componente P3a: Ni el factor señal [$F(1,28) = 0.01$; $p < 0.9$; potencia = 0.1], ni la interacción de éste con los otros factores produjeron diferencias significativas en el aspecto anterior de la P3a (325-375 ms). En particular, el resultado de la ausencia de interacción señal x tarea [$F(1,28) = 1.5$; $p = 0.2$; potencia = 0.2], indica que los dos tipos de

señales contextuales (“x” y “+”) modularon de forma similar el aspecto anterior del componente P3a. En cambio, sí resultaron significativos, los efectos tanto del factor tarea [$F(1,28)= 26$; $p < 0.0001$; potencia = 0.9] y del factor electrodo [$F(2,56)= 26.5$; $p < 0.0001$; potencia = 1], así como también la interacción entre tarea y electrodo [$F= 21.3$; $p < 0.0001$; potencia = 1]. Los contrastes *post-hoc* realizados para el factor tarea mostraron que la amplitud del aspecto anterior del componente P3a fue mayor en respuesta a la señal de cambio que durante la tarea *oddball* (9.2 μV vs. 3.5 μV respectivamente; $p < 0.0001$; Figura 16). La distribución topográfica en cuero cabelludo del aspecto anterior del componente P3a varió entre tareas como mostró la interacción entre electrodo y tarea [$F(1,28) = 21.3$; $p < 0.0001$; potencia = 1]. Mientras que en la tarea *oddball* el aspecto anterior del componente P3a anterior mostró una distribución topográfica con un máximo de amplitud sobre las regiones frontales, dicho componente manifestó un máximo de activación sobre las regiones centrales y posteriores durante la tarea de cambio.

Aspecto posterior del componente P3a: Todos los efectos principales del ANOVA realizado sobre los datos de amplitud del aspecto posterior del componente P3a alcanzaron la significación estadística [electrodo, $F(2,56)= 38.4$; $p < 0.0001$; potencia = 1; GG= 0.69; tarea, $F(1,28)= 62.2$; $p < 0.0001$; potencia = 1; señal. $F(1,28)= 6.1$; $p < 0.02$; potencia = 0.7]. Las pruebas *post-hoc* para el factor tarea mostraron que el componente posterior se mostró prácticamente ausente en la tarea *oddball* en comparación con la tarea de cambio (1.6 vs. 8.4 μV , respectivamente; $p < 0.0001$). En línea con el patrón de resultados para los TR y los errores, el análisis de la interacción tarea por señal ($F= 5.2$; $p < 0.03$; potencia = 0.6) mostró un incremento en la amplitud del aspecto posterior del componente P3a en respuesta al signo “x” frente al signo “+” (9.2 vs. 7.5 μV ; $p < 0.002$), pero únicamente en la

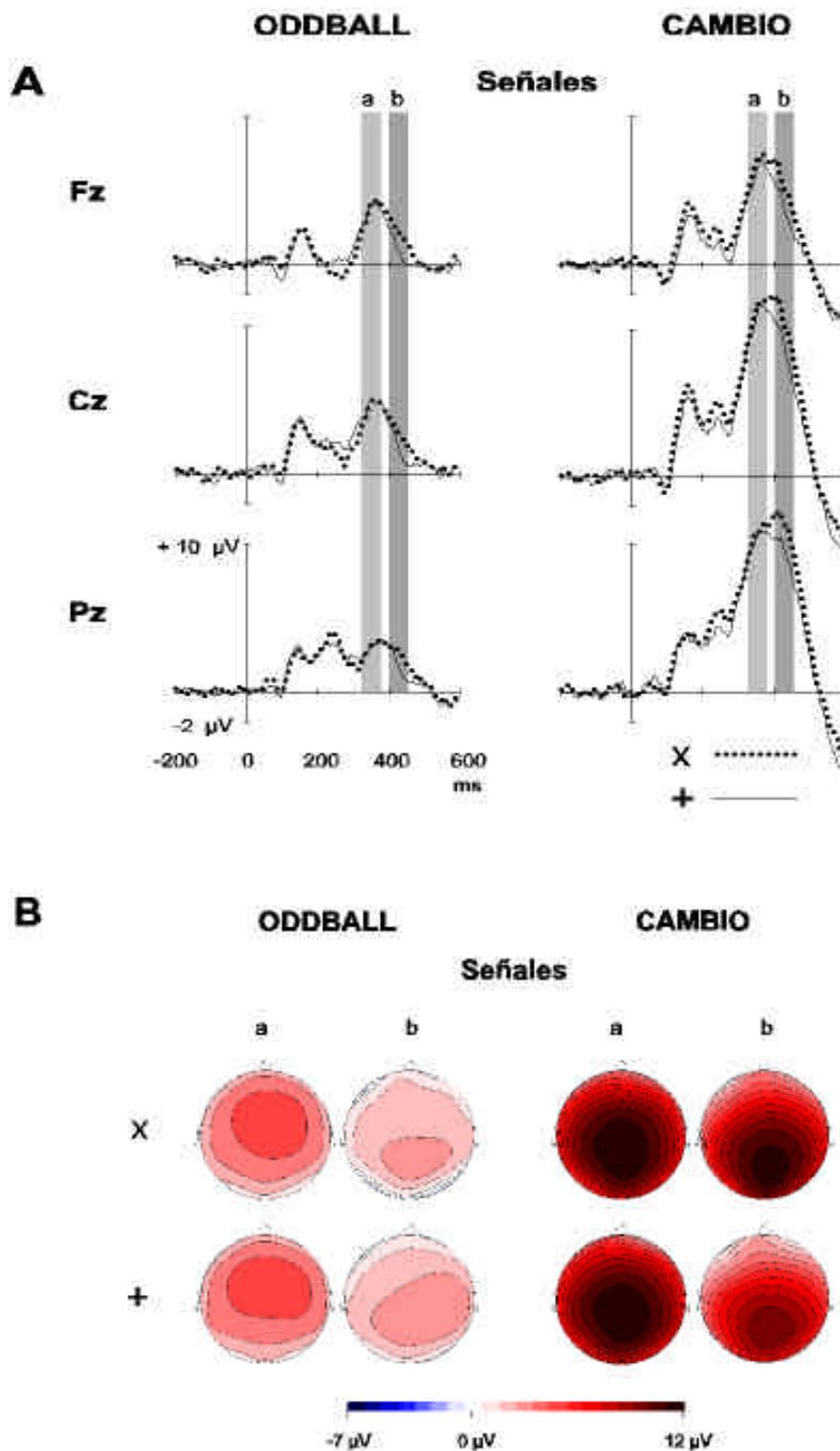


Figura 16. A. Comparación de las respuestas P3a generadas por las señales durante la tarea *Oddball* (arriba a la izquierda) y durante la tarea de Cambio (arriba a la derecha) en los tres electrodos de la línea media. B. Representación topográfica de los aspectos anterior ("a" 325-375 ms) y posterior ("b" 400-450 ms) del componente P3a.

tarea de cambio. Esta modulación no fue observada en la tarea *oddball*. El análisis de la interacción entre tarea y electrodo ($F= 32.4$; $p< 0.0001$; potencia = 1), reveló que las diferencias en la distribución topográfica del aspecto posterior del componente P3a eran explicadas por las diferencias de activación entre electrodos durante la tarea de cambio, con un máximo de activación sobre las regiones centro-parietales ($Fz= 4.7 \mu V$, $Cz= 9.8 \mu V$, $Pz=10.5 \mu V$; $ps< 0.0001$ para las comparaciones Fz/Cz y Fz/Pz). Por lo tanto, el aspecto posterior del componente P3a medido en la tarea *oddball* no mostró diferencias de amplitud entre los 3 electrodos de la línea media (ver Figura 16).

6.2.2.- Efectos (secuenciales) de las señales contextuales sobre la tarea

Resultados conductuales

Tiempos de Reacción: Se observó un efecto principal del factor señal [$F(1, 14)= 11.1$, $p< 0.005$], indicando diferencias en los TR entre las series de cambio y las de repetición (482 ± 21 ms vs. 463 ± 17 ms, respectivamente). El efecto principal del factor ensayo [$F(1,18)= 65.5$, $p< 0.0001$, $GG= 0.66$] reflejó una ralentización de las respuestas al primer estímulo diana de cada serie al compararlo con los ensayos 2º y 3º (540 ± 25 ms, 438 ± 18 ms, y 440 ± 16 ms, para las dianas 1º, 2º, y 3º, respectivamente). Los ensayos 2º y 3º no mostraron diferencias en los tiempos de reacción ($p= 1$). Tal y como se ilustra en la Figura 15c, el análisis de la interacción señal x ensayo [$F(2,28)= 7.1$; $p< 0.003$] mostró que el mencionado “coste del cambio” aparecía solapado con el “efecto del primer ensayo”, o coste de “reinicio”. De esta forma, y a pesar de que los primeros ensayos de cambio y de repetición mostraron diferencias significativas entre sí (cambio = 562 ± 28 ms; repetición = 519 ± 22 ms; $p< 0.004$), todos los primeros ensayos fueron asociados a un incremento en los tiempos de reacción comparados con los ensayos sucesivos de la serie, e independientemente del tipo de señal que iniciara la serie (bien de cambio “x”, bien de repetición “+”). Estas diferencias resultaron significativas para todas las comparaciones del primer ensayo con los ensayos 2º y 3º de cada serie ($ps< 0.0001$). No se hallaron diferencias significativas en los tiempos de reacción de las series de cambio y repetición (“x” y “+”) después del primer ensayo.

Errores: El análisis del número de errores en ensayos consecutivos confirmó el patrón de resultados observados para los tiempos de reacción (Figura 15d). El factor ensayo

manifestó diferencias entre niveles, indicando que los sujetos cometieron más errores en respuesta a la primera diana en comparación con las dianas 2^o y 3^o de cada serie [$F(2,28)=117$; $p < 0.0001$]. Las pruebas *post-hoc* para la interacción entre señal y ensayo [$F(2,28)=8.3$; $p < 0.001$] confirmaron la presencia de un coste de respuesta asociado al primer ensayo, de forma que el número de errores fue mayor durante el primer ensayo de la serie en comparación con los ensayos posteriores ($p < 0.02$ para todas las comparaciones). Además, dichas comparaciones revelaron la presencia de diferencias marginalmente significativas entre el número medio de errores cometidos en el primer ensayo de cambio y el primer ensayo de repetición de cada serie (7.7 ± 0.8 , y 6.1 ± 0.6 , respectivamente; $p < 0.07$). Pese a que no se hallaron diferencias significativas entre las series de cambio y de repetición durante el 2^o ensayo, se registró un incremento en el número de errores de las series de repetición durante el 3^o ensayo ($p < 0.003$).

Potenciales Evocados por los Estímulos Diana

Componente P3b: El ANOVA 2 x 3 x 3 de medidas repetidas para el análisis de los efectos secuenciales del contexto sobre las amplitudes medias de la respuesta P3 a las dianas (P3b), incluyó los factores señal, ensayo y electrodo. El análisis reveló que el componente P3b se distribuyó con amplitud máxima sobre las regiones centro-parietales, tal y como puso de manifiesto el efecto principal del factor electrodo [$F(2,28)=29.9$; $p < 0.0001$; $Fz=3.3 \mu V$; $Cz=5.9 \mu V$; $Pz=6.2 \mu V$; $p < 0.0001$ para las comparaciones entre Fz/Cz y Fz/Pz ; $p=1$ para la comparación Cz/Pz ; ver Figura 17]. Tanto el efecto principal del factor ensayo [$F(2,28)=5.6$; $p < 0.009$], como la interacción entre ensayo y electrodo [$F(4,56)=7.7$; $p < 0.0001$], mostraron un incremento en la modulación de la respuesta P3b a las dianas entre el primer ensayo y a los ensayos consecutivos en torno al vertex ($1^o=4.7 \mu V$; $2^o=6.9 \mu V$; $3^o=6.2 \mu V$). Mientras que la primera diana generó una menor amplitud P3b en comparación con las dianas 2^o y 3^o ($p < 0.02$), las amplitudes de P3b ante las dianas 2^o y 3^o no fueron estadísticamente diferentes ($p=0.2$). Ni el efecto simple del factor señal [$F(1,14)=0.01$; $p < 0.9$], ni la interacción de este factor con los restantes alcanzó el nivel de significación estadística. Por tanto, las señales “x” y “+” presentadas al principio de cada serie no modularon de manera diferente al componente P3b generado por las dianas en la tarea de cambio.

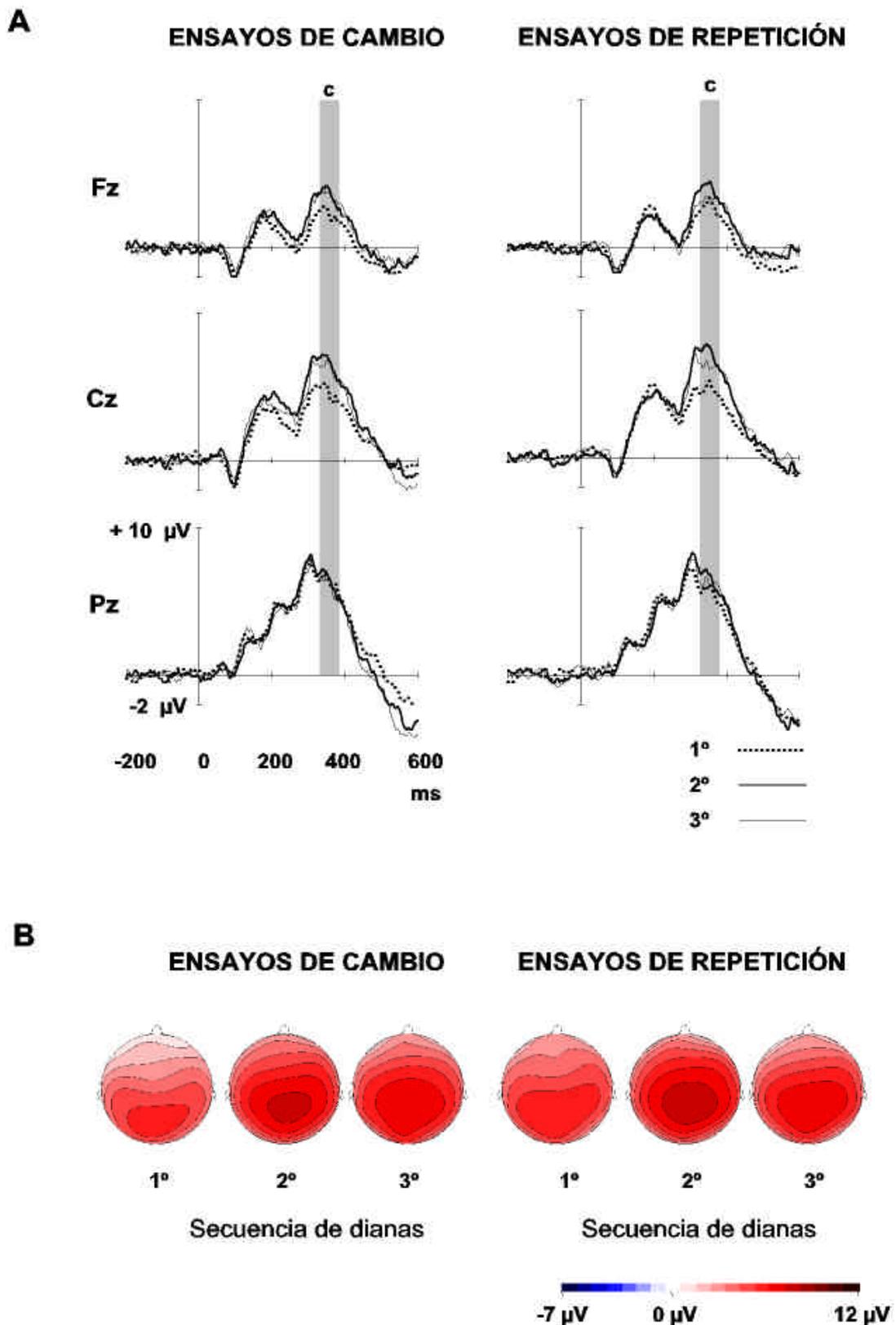


Figura 17. A. Comparación de las respuestas P3b generadas por ensayos diana sucesivos (1°, 2° y 3°) durante las series de cambio (arriba a la izquierda) y durante las series de repetición (arriba a la derecha) en los tres electrodos de la línea media. B. Representación topográfica del componente P3b ("c" 325-375 ms) durante las series.

6.3.- DISCUSIÓN DEL EXPERIMENTO 2

Estudios electrofisiológicos previos han mostrado la vinculación entre dos componentes de los potenciales evocados y los fenómenos de coste del cambio registrados en los paradigmas de cambio de tarea (Barceló et al., enviado; Barceló et al., 2002). Por un lado, los efectos del coste de respuesta relacionados con la aparición de las señales de cambio se han asociado con un incremento en la amplitud de los aspectos anterior y posterior de la respuesta P3a. Además, en los ensayos inmediatamente posteriores al cambio, la respuesta P3b a las dianas suele experimentar una reducción de su amplitud en comparación con los ensayos de repetición. La hipótesis de la novedad de la tarea fue propuesta inicialmente para interpretar estos efectos en el contexto de las operaciones de reconfiguración del *set* atencional necesarias para cambiar de tarea (Barceló et al., 2002). Según esta propuesta, el componente P3a en respuesta a las señales de cambio reflejaría la activación de una red fronto-parietal implicada en la reconfiguración del *set* atencional y la actualización de dichos contenidos en la memoria operativa. A continuación se expondrán los principales resultados obtenidos en el presente estudio mediante el empleo de un paradigma de cambio con instrucciones intermitentes. Por un lado, los resultados sirvieron para consolidar la interpretación del significado funcional de los componentes P3a y P3b a las señales contextuales de cambio de tarea en relación a los procesos de reconfiguración activa. Por otro lado, el empleo de una tarea control inspirada en los paradigmas *oddball* de tres estímulos permitió clarificar la viabilidad de otras explicaciones alternativas a la hipótesis de la novedad, para interpretar el significado funcional de la activación fronto-parietal observada durante el cambio de tarea.

El análisis de los tiempos de reacción desveló la presencia de un coste de respuesta durante los ensayos precedidos por señales contextuales de cambio de la regla (símbolo “x”), en comparación con los ensayos precedidos por señales contextuales de repetición (símbolo “+”). Sin embargo, este patrón no se observó durante la realización de la tarea *oddball*, donde los TR a las dianas precedidas por señales “x” ó “+” no mostraron diferencias entre sí. De forma análoga, el análisis del número de errores cometidos tras la aparición de unas y otras señales en ambos paradigmas, indicó la presencia de un coste en la eficiencia asociado a la aparición de los símbolos “x” de cambio frente a los símbolos “+” de repetición. Al igual que con los tiempos de reacción, tales efectos no se manifestaron durante la

realización del paradigma *oddball*. El paradigma de cambio de tarea con instrucciones intermitentes empleado, por lo tanto, logró reproducir los efectos de los costes del cambio descritos en numerosos estudios anteriores (Altmann, 2002; Allport et al., 1994; Allport & Wylie, 2000; Monsell, 2003; Monsell et al., 2003; Rogers & Monsell, 1995). Por otro lado, dichas diferencias entre las señales contextuales de cambio y repetición no se manifestaron durante la tarea *oddball*. Además, el análisis de los efectos secuenciales en respuesta a las dianas posteriores a las señales contextuales (ensayos 1º, 2º y 3º) durante la tarea de cambio, desveló la presencia de un “coste de reinicio” o “coste del primer ensayo” (Altmann, 2002; Allport & Wylie, 2000; Gopher et al., 2000). En efecto, la presentación de las señales contextuales produjo un incremento de los tiempos de reacción y del número de errores en respuesta a la primera diana de cada serie, en comparación con las dianas subsiguientes (2º y 3º). Este coste en la respuesta ocurrió independientemente de si las señales contextuales indicaban un cambio o una repetición del *set* de tarea (ver Figura 15d).

El análisis de las respuestas electrofisiológicas asociadas a la presentación de las señales contextuales indicó la existencia de modulaciones en el componente P3a asociadas a las instrucciones de una y otra tarea. Por un lado, tanto el aspecto anterior como el aspecto posterior de la respuesta P3a mostraron un incremento significativo de su amplitud en el contexto del paradigma de cambio. Pese a esta diferencia de amplitud entre ambas tareas, y en contra de lo esperado, la comparación de la actividad P3a anterior en respuesta a los símbolos “x” y a los símbolos “+” no generó diferencias ni en la tarea *oddball*, ni en la tarea de cambio. Sin embargo, una interacción significativa de los factores tarea y señal desveló la presencia de un incremento de la amplitud del aspecto posterior del componente P3a en respuesta a las señales de cambio (símbolo “x”) al ser comparadas con las señales de repetición (símbolo “+”). En la tarea *oddball* el aspecto posterior del componente P3a se mostró prácticamente ausente ante ambas señales contextuales. El análisis de las respuestas electrofisiológicas asociadas a la aparición de dianas sucesivas, desveló que las primeras dianas de la serie mostraron una disminución en la amplitud P3b en relación a las dianas 2º y 3º de la serie. Curiosamente, estos efectos se manifestaron por igual tanto en las series de cambio (señal “x”), como en las series de repetición (señal “+”), lo cual plantea una diferencia respecto de los resultados de estudios anteriores (Barceló et al., enviado; Barceló et al., 2000; Barceló et al., 2002).

6.3.1.- Hipótesis de la novedad de la tarea y el coste de reinicio

Autores como Meiran (1996) han establecido dos criterios *a priori* para distinguir entre los procesos cognitivos relacionados con el control de tarea y los procesos cognitivos implicados en la ejecución de la tarea. El primer criterio establece que los procesos de control deben ser “específicos del cambio de tarea”. El segundo criterio para la distinción entre procesos de control y de ejecución de tarea, hace referencia al concepto de “proactividad”. La característica distintiva de las funciones de control es que dirigen otros procesos elementales, y esta función de “dirección” necesariamente precede al resultado final. Tras un cambio de tarea, los mecanismos de control ejecutivo deberían reconfigurar el sistema antes de la ejecución conductual y, por lo tanto, debería manifestarse a nivel de los resultados. La reconfiguración implicaría selección, ordenación y coordinación del conjunto de procesos elementales que realizan la tarea.

Tomando en cuenta estos dos principios interpretativos, una primera lectura de los datos expuestos indicaría que los resultados no confirmaron la hipótesis en relación con la esperada modulación del aspecto anterior de la P3a durante los ensayos de cambio y de repetición en el paradigma de cambio. En este sentido, el principal correlato electrofisiológico “específicamente asociado” a los procesos de cambio de tarea sería atribuible a los cambios de activación generados en la una red cerebral posterior, cuyo máximo representante sería el aspecto posterior del componente P3a. En línea con esta idea, autores como Kieffaber (2005) han cuestionado el papel de los lóbulos frontales en la ejecución de los paradigmas de cambio de tarea. En efecto, la falta de diferencias en la amplitud del aspecto anterior del componente P3a en respuesta a las señales de cambio y de repetición contradice de forma directa el principio de especificidad a la hora de interpretar su significado funcional en relación con procesos de cambio de tarea. Sin embargo, los resultados de nuestro experimento indican que el coste de reinicio podría estar relacionado con algún proceso de reconfiguración activa común al inicio de los dos tipos de series, de cambio y de repetición, y que ambos modulan por igual la amplitud del aspecto frontal del componente P3a. En particular:

1. Tanto las señales de cambio (señal “x”) “como las series de repetición (señal “+”) suscitaron un coste de reinicio en respuesta a las dianas, lo cual podría indicar la presencia de un proceso común a ambas series. Tal como puede observarse en la

Figura 18, el coste de reinicio no pareció manifestarse en los tiempos de reacción a las dianas del paradigma *oddball*. Este resultado podría sugerir que tanto las señales de cambio como las señales de repetición demandan una reconfiguración y una actualización de la información sobre la meta a conseguir en la nueva serie de la tarea de cambio.

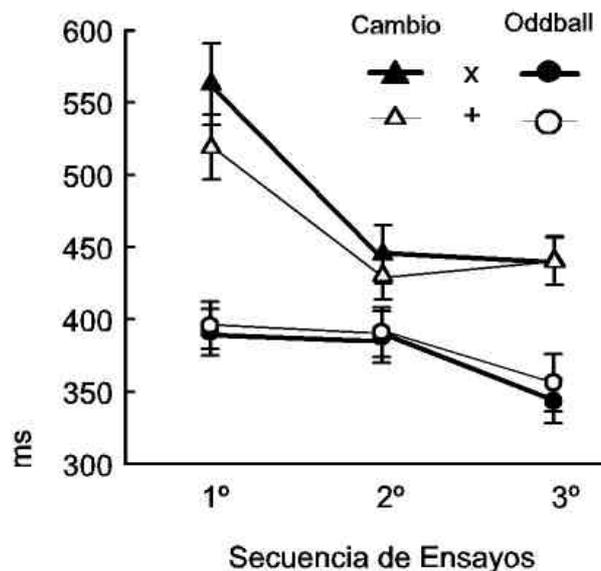


Figura 18. Representación de los tiempos de reacción durante ensayos diana consecutivos de la tarea de Cambio (triángulos) y la tarea *Oddball* (círculos). El coste de reinicio o del primer ensayo sólo se midió durante la ejecución de la tarea de Cambio.

- La comparación de la actividad cerebral en respuesta a las señales contextuales entre las dos tareas mostró una mayor amplitud del aspecto anterior de la P3a en la tarea de cambio frente a la tarea *oddball*. Resulta difícil atribuir dicha diferencia entre tareas a las características físicas de la estimulación (p.ej., a la novedad de los estímulos, a la probabilidad de ocurrencia, o a los procesos de codificación perceptiva), puesto que los estímulos de ambas tareas mostraron idénticas características físicas, tuvieron la misma probabilidad de aparición, y ocuparon la misma posición dentro de las series. Así pues, los datos sugieren la presencia de un aspecto común en el procesamiento de las señales de cambio y repetición, que no estaría implicado en la ejecución de la tarea *oddball* (tal y como se comentará en la sección 6.3.2., algunas de las alternativas para explicar las diferencias en el aspecto

anterior del componente P3a entre las tareas de cambio y *oddball* podrían hacer referencia a la presencia de diferentes demandas atencionales, pero también el diferente nivel de inhibición exigido por cada tarea).

3. El análisis de la actividad cerebral evocada por las dianas en la tarea de cambio desveló que tanto las primeras dianas tras una señal de cambio como las primeras dianas tras una señal de repetición, mostraron una reducción en la amplitud del componente P3b, en comparación con las dianas a los ensayos sucesivos. Estos resultados podrían ser la manifestación del principio de “pro-actividad” propuesto por Meiran (1996), y supondrían la presencia de procesos de reconfiguración activa tras la presentación de ambos tipos de señales contextuales. Estos datos resultan especialmente reveladores, puesto que hasta la fecha los pocos estudios de potenciales evocados que han empleado paradigmas de cambio de tarea han descrito de manera consistente una disminución de la amplitud en el componente P3b en respuesta a las primeras dianas tras una señal de cambio, frente al incremento de la amplitud de la onda P3b en aquellas dianas precedidas por señales de repetición (Barceló et al., 2000; Barceló et al., 2002; Barceló & Rubia, 1998; Karayanidis et al., 2003; Kieffaber & Hetrick, 2005; Rushworth, Passingham et al., 2002; Rushworth et al., 2005).

Quizá una de las preguntas claves respecto a cuál podría ser la interpretación cognitiva del coste de reinicio, y de su posible relación con la modulación del aspecto frontal del componente P3a debería pasar por la redefinición del concepto de “cambio de tarea” e incluso por la definición misma del concepto de “tarea”. Los recientes estudios de Lien y Ruthruff (2004) podrían aportar información crítica a la hora de integrar aparentes inconsistencias entre estudios respecto a qué tipo de procesos de control están implicados en el cambio de tarea. En concreto, estos autores han demostrado que el coste del cambio entre tareas individuales puede quedar minimizado por los efectos del cambio de *set* en niveles de organización de tarea jerárquicamente superiores. Estos otros niveles de organización superior tendrían lugar en paradigmas donde determinadas características del diseño favorecen el establecimiento de “grupos de tareas” o “ensamblados de tareas”, entre los que los sujetos también podrían cambiar. A modo de ejemplo, consideremos una tarea simple de golpeteo de dedos bajo dos secuencias de alternancia diferentes. Las

instrucciones consistirían en alternar rápidamente el golpeteo de nuestros dedos índice (I) y medio (M) de la mano derecha introduciendo una breve pausa cada dos golpes (en el esquema, la pausa se indica con el guión). A partir de estas instrucciones, una primera secuencia de ejecución a practicar podría ser “IM-IM-IM-IM...etc.”. Igualmente, una segunda secuencia de ejecución podría ser “IM-MI-IM-MI...etc.”. A poco que intentemos este ejercicio, es posible comprobar que se tarda menos tiempo y se cometen menos errores al responder con el primer dedo del par en la secuencia IM-IM-IM pese a ser un ensayo de “cambio de dedo”, que al responder en la secuencia MI-IM-MI, a pesar de ser un ensayo de “repetición de dedo”. Este inesperado “coste de la repetición” ha sido atribuido a que mientras la primera secuencia implica una repetición a nivel de grupo de tareas (IM-IM), la segunda secuencia implica un cambio a nivel de grupo de tareas (MI-IM)(Lien & Ruthruff, 2004). Los procesos de agrupación de tareas pueden producirse tanto como resultado de manipulaciones espaciales como temporales en la presentación de las subtareas (Lien & Ruthruff, 2004). Una vez agrupadas las tareas, los efectos del cambio a nivel de ensamblado dominan sobre los efectos del cambio a nivel de las subtareas individuales. Según han demostrado Lien y colaboradores (2004), la ausencia del coste conductual a nivel de los elementos individuales de tarea se debe a una pérdida del beneficio de repetir, y no tanto a la ausencia del coste de cambiar entre las subtareas individuales (Lien & Ruthruff, 2004).

Consideramos que este tipo de operaciones de cambio a nivel de ensamblado o grupo de tareas podría explicar tanto la presencia de diferencias entre las señales en las tareas de cambio y *oddball*, como la ausencia de diferencias en el aspecto anterior del componente P3a entre las señales de cambio y repetición. En particular, la marcada estructura serial del paradigma de instrucciones intermitentes promueve que ambas señales marquen el inicio de procesos de reconfiguración preparatoria de las metas a alcanzar durante la siguiente serie de ensayos. Una hipótesis sobre el tipo de operaciones de reconfiguración preparatoria que reflejaría el aspecto anterior de la P3a derivada del modelo propuesto por Rubinstein y colaboradores (2001). La ejecución de la secuencia de dianas durante las series implicaría la presencia de reglas de producción o *sets* de tarea en los que se especificara la relación entre los atributos de la estimulación (rojo/azul o círculo/cuadrado) y el tipo de respuesta a ejecutar (mano izquierda/mano derecha). En particular, estos sets podrían adoptar la forma de la siguiente regla de producción: “SI((LA META ES CLASIFICAR POR FORMA) Y (EL ESTÍMULO ES CÍRCULO)) ENTONCES (PULSA IZQUIERDA)”...etc. Por su

parte, la aparición de las señales demanda la activación de un conjunto diferente de reglas capaces de establecer las metas para la nueva serie, independientemente de que las señales indiquen un cambio o una repetición. Estas reglas podrían tener la forma de la siguiente regla de producción: “SI((LA META ES CLASIFICAR POR FORMA) Y (EL ESTÍMULO ES “x”)) ENTONCES (ACTIVA LA META CLASIFICAR POR COLOR)”...etc. El proceso de activación de estas reglas justifica parte de las diferencias conductuales (coste de reinicio) y electrofisiológicas (incremento de los aspectos anterior y posterior de la P3a) observadas entre la tarea *oddball* y la tarea de cambio. Las señales de las cortezas anteriores (aspecto anterior de la P3a) actuarían sobre las cortezas asociativas posteriores responsables de la implementación de este tipo de reglas (aspecto posterior de la P3a), lo que explicaría las diferencias de activación antero-posterior entre el paradigma de cambio y el paradigma *oddball*.

¿Cómo podrían explicarse las diferencias en conducta (coste del cambio) y en la actividad de las áreas posteriores (aspecto posterior de la P3a) entre las señales de cambio y repetición? Mientras que el establecimiento de metas (i.e., clasificar por color) durante los ensayos de cambio implicaría la posterior reorganización de las asociaciones entre estímulos y respuestas en las áreas posteriores (i.e., rojo-izquierda; azul-derecha), dicha reorganización no sería necesaria durante las señales de repetición (aspecto reflejado por el menor coste de los ensayos de repetición y la menor amplitud del aspecto posterior de la P3a). Cabría pensar que la activación de reglas demandada por las repeticiones resultaría menos costosa dado que el *set* de tarea a implementar estaría más accesible en la memoria.

Sin embargo, los procesos de preparación para el cambio promovidos por ambos tipos de señales contextuales no permiten completar todos los procesos de reconfiguración, lo cual explica la existencia de un “coste residual”. Esta predicción de los modelos de control ejecutivo se refleja en el patrón de modulación del componente P3b en respuesta a las primeras dianas tras la señal contextual, puesto que el proceso de reconfiguración no puede concluir hasta la presentación del estímulo diana del nuevo *set* (Monsell, 2003; Nieuwenhuis & Monsell, 2002; Rubinstein et al., 2001). Una vez reconfigurada la meta resulta necesaria la práctica del nuevo *set* para que el proceso de reconfiguración se pueda completar. Tal y como mostraron los análisis del componente P3b a las primeras dianas, tanto las señales de cambio como las de repetición generaron una disminución de este componente como posible consecuencia de la pro-actividad de los procesos de reconfiguración en ambos

casos. En línea con esta argumentación, el aumento de la amplitud del componente P3b correlaciona inversamente con la velocidad y la precisión de las respuestas a las dianas posteriores al cambio, reflejando posiblemente la consolidación progresiva de las reglas en memoria operativa (Barceló et al., 2000; Barceló et al., 2002).

Una explicación alternativa a la recién planteada procede de la Teoría del decaimiento u olvido funcional de la memoria de tareas de Altmann (2002). El autor atribuye los costes de reinicio a la activación en memoria del *set* de tarea relevante para la próxima serie. En su paradigma de instrucciones intermitentes con señales explícitas, los costes del cambio de tarea representan un fenómeno residual asociado a procesos de *priming* perceptivo inducidos por las señales. Dicho de otra forma, la codificación perceptiva de las señales contextuales resultaría más sencilla durante los ensayos de repetición, ya que implicarían al mismo estímulo físico que fue presentado en la serie anterior. Según esta hipótesis, los costes del cambio reflejarían en realidad el beneficio de repetir la misma señal. No obstante, en los paradigmas con señales explícitas empleados por Altmann, los ensayos de cambio y de repetición son definidos *a posteriori* en función de si la señal contextual fue la misma o distinta a la presentada con antelación. Sin embargo, la hipótesis del *priming* perceptivo no puede explicar los efectos del cambio observados en paradigmas con señales implícitas como el MCST, o en el paradigma de instrucciones intermitentes empleado en el presente experimento. El motivo es que tanto las señales implícitas de repetición (señal “+”) como las de cambio (señal “x”) fueron precedidas en un número similar de ocasiones por unos y otros símbolos (“x” y “+”). Por tanto, en esta tarea los procesos de *priming* estarían equiparados en unos y otros ensayos, lo que implicaría la ausencia del coste de respuesta. Sin embargo, y en contra de lo propuesto por este modelo, los costes de respuesta se mantuvieron a lo largo de la tarea. En este sentido, consideramos que los datos resultarían mejor explicados en términos de activación intencional de *sets* de tarea que en términos de codificación perceptiva automática de las señales.

6.3.2.- *Explicaciones alternativas bajo el marco de los paradigmas oddball*

Tal y como se ha venido mencionando, hasta la fecha existen al menos tres perspectivas funcionales o intentos explicativos alternativos al planteado sobre el significado funcional del componente P3a de los PE. Cada una de estas tres perspectivas podría realizar

diferentes predicciones acerca de la posible modulación de este componente durante la ocurrencia de las señales en las dos tareas empleadas en el presente experimento:

Una respuesta de orientación a la novedad. Desde la perspectiva que explica la aparición de la P3a en términos de la novedad de la estimulación no cabría esperar diferencias conductuales o en el componente P3a al comparar las respuestas evocadas por las señales en la tarea *oddball* y la tarea de cambio. De hecho, los dos protocolos experimentales implicaron el mismo conjunto de estímulos señal, con idénticas características físicas, probabilidad de ocurrencia y posición dentro de la secuencia de eventos. Por otro lado, la ocurrencia de las señales infrecuentes en la tarea *oddball* ocurrió de manera más inesperada, en comparación con las señales del paradigma de cambio, donde éstas fueron esperadas y practicadas por los sujetos antes del comienzo de la tarea. De esta forma, en caso de producirse alguna diferencia, la hipótesis de la novedad de la estimulación anticiparía la presencia de componentes P3a de mayor amplitud en la tarea *oddball* que en la tarea de cambio. Esta predicción no sólo no se cumplió, sino que el patrón de diferencias entre las tareas se produjo en la dirección contraria. En este sentido, la ocurrencia de las señales en el paradigma de cambio generó componentes P3a de mayor amplitud que aquellos registrados en la tarea *oddball*. En línea con la presencia de modulaciones achacables a las características de la estimulación, podría indicarse que las diferencias observadas entre las señales de cambio y las de repetición (símbolos “x” y “+” respectivamente) podrían atribuirse a las diferencias entre las características físicas de los símbolos. Sin embargo, si tales diferencias estuvieran afectando al componente endógeno P3a, debería haberse observado el mismo efecto en el paradigma *oddball*, cosa que no ocurrió.

Una inhibición de procesos motores. La hipótesis de la inhibición señala que el componente P3a estaría reflejando la puesta en marcha de mecanismos de inhibición motora ante la ocurrencia de estímulos que no deben ser respondidos. En este sentido esta hipótesis pronosticaría un aumento de la amplitud de la P3a en respuesta a las señales infrecuentes (10 % de estímulos *No Go*) durante la realización del paradigma de cambio de tarea, dado que el número de eventos *Go* en este paradigma generaron una fuerte tendencia de respuesta (con un 90 % de estímulos diana) en comparación con el paradigma *oddball* (con un 45 % de estímulos diana). Pese a que esta perspectiva podría explicar el hecho de que las señales durante el paradigma de cambio generaran respuestas P3a de mayor amplitud, dicha explicación no sería capaz de dar cuenta del patrón de diferencias conductuales y

electrofisiológicas observadas al comparar las señales de cambio y repetición en el contexto del paradigma de cambio. Junto a estos resultados, algunos trabajos recientes han criticado esta explicación señalando la existencia de actividad P3a en respuesta a determinados estímulos diana, o incluso en paradigmas *oddball* en los que la labor de los sujetos consiste en contar en silencio el número de estímulos diana sin necesidad de generar respuestas explícitas (Dien et al., 2004). Debe destacarse, sin embargo, que la falta de ajuste de los datos a la hipótesis de la inhibición motora no descartaría la presencia de procesos inhibitorios en otros niveles de procesamiento de la información (i.e., vías de procesamiento de *sets* en competencia). Dichos mecanismos podrían desempeñar algún papel durante las operaciones de reconfiguración propuestas. Sin embargo, tanto los modelos actuales de funcionamiento ejecutivo como las teorías de la función prefrontal han calificado el concepto de inhibición de inespecífico y confuso (Rabbitt, 1997). En este sentido el concepto de competición sesgada o guiada (del inglés *biased competition*) podría sustituir en algunos aspectos al de inhibición (Cohen et al., 2000; Miller, 2000; Miller & Cohen, 2001)

Un cambio atencional. Más en línea con la interpretación de la novedad de la tarea, la hipótesis del cambio atencional ha sido considerada una sofisticación de la hipótesis de la novedad estimular en el sentido de que pone el énfasis del significado de la P3a como reflejo de un mecanismo de orientación de la atención. Pero quizá uno de los principales obstáculos a la hora de proponer un modelo integrador sobre el significado funcional de la P3a reside en la asociación de este componente con conceptos difíciles de operativizar como en el caso de los términos voluntario/involuntario. Bajo la perspectiva del cambio atencional, tanto los estímulos novedosos presentados en una modalidad distinta a la que venía atendándose como los estímulos no novedosos presentados en el contexto de una tarea con altas demandas atencionales podrían inducir una respuesta involuntaria de orientación de la atención a los distractores que no deben responderse. Dado que, tal y como demostró el análisis del número de errores, el paradigma más sencillo fue el *oddball*, cabría esperar un aumento de la amplitud del componente P3a en respuesta a las señales en el contexto de la tarea de cambio. Esta predicción se confirmó para el aspecto anterior de la P3a tal y como sucedió con la hipótesis de la inhibición. Sin embargo, la perspectiva del cambio atencional involuntario no podría dar cuenta por sí sola del patrón de modulación diferencial de la conducta y los PE medido entre las señales que indicaron el cambio y las que indicaron la repetición de la tarea. Dado que los sujetos vinieron realizando las mismas tareas de

discriminación de color y forma a lo largo de los dos bloques del paradigma de cambio, no cabría atribuir las diferencias a distintos contextos de discriminación entre unas y otras señales (Polich, 2003a). Habría que señalar, además, que algunos autores han criticado esta tentativa explicativa desde la dificultad de interpretar la P3a como un cambio u orientación involuntaria de la atención en el contexto de paradigmas en los que todos los estímulos resultan atendidos y son relevantes para la tarea (Dien et al., 2004). Esta crítica estaría más justificada aún en paradigmas de señalización del cambio como el empleado en este experimento donde las señales, lejos de ser meros distractores, contenían información que determinaba el tipo de ejecución correcta durante los ensayos siguientes. De nuevo la consideración de la noción de cambio intencional de la atención entre *sets* atencionales alternativos, ofrecería una vía para la conciliación de las hipótesis del cambio atencional y de la novedad de la tarea.

De acuerdo con lo mencionado hasta el momento, la eliminación de conceptos como los de “cambios voluntarios e involuntarios” frente a terminologías más en línea con los actuales modelos de funcionamiento prefrontal, podrían ayudar a reconciliar los presentes resultados con la investigación precedente sobre las variables que modulan los componentes P3a y P3b de los PE. En este sentido, los datos aquí expuestos sobre la relación entre estos componentes y los procesos de cambio servirán para corregir afirmaciones como la de que tras 30 años de estudio “aún se desconoce el significado funcional preciso de los aspectos anterior y posterior de la respuesta P3a” (Friedman et al., 2001).

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

7. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

7.1.- DISCUSIÓN GENERAL

El primer objetivo del presente trabajo de investigación se centró en la exploración de la dinámica espacio-temporal de la activación cerebral durante la fase de preparación para el cambio de tarea. Para ello se empleó la técnica de la MEG durante la realización de una versión del protocolo MCST, donde los sujetos debían cambiar entre tres tareas de clasificación, siguiendo las indicaciones de señales auditivas de cambio y repetición. De acuerdo con la evidencia conductual, electrofisiológica y de neuroimagen funcional existente se establecieron dos hipótesis principales. La hipótesis conductual establecía que en los ensayos posteriores al cambio de tarea se produciría un incremento del número de errores cometido por los sujetos (coste del cambio), frente a los ensayos finales de la serie, donde los sujetos se limitaban a repetir la misma regla que venían empleando. Las dos hipótesis neurofisiológicas señalaban que la comparación del patrón de activación generado por las señales de cambio y por las señales de repetición mostraría la implicación de la red fronto-parietal responsable de la implementación de los procesos de cambio. En particular, se esperaba que las señales de cambio produjeran un incremento en la activación temprana de las cortezas prefrontales como el córtex frontal inferior y el córtex cingulado anterior, junto a la implicación más tardía de las regiones en torno a las cortezas de asociación temporo-parietales. El análisis de los resultados permitió confirmar ambas hipótesis. En primer lugar, el análisis de la eficacia de los sujetos a lo largo de las series permitió confirmar la **Hipótesis 1** en relación al incremento de la probabilidad de cometer un error en los ensayos posteriores al cambio de regla, frente a los ensayos de repetición del final de la serie. Los resultados también permitieron confirmar la **Hipótesis 2** por cuanto que la ocurrencia de las señales contextuales de cambio generó un incremento en el número de fuentes de activación MEG, respecto de las señales de repetición. Asimismo, y en relación a la **Hipótesis 3**, los resultados también apoyaron la idea de que distintas regiones del córtex prefrontal actúan en concierto con las cortezas de asociación posteriores durante los estadios de preparación para el cambio de tarea. Tres regiones de una red fronto-parietal ventral mostraron una especial contribución a los procesos de preparación para el cambio. Además, el análisis de la dinámica temporal de activación dentro de estas tres regiones

mostró un patrón complejo, puesto que las mismas regiones se activaron repetidamente durante diferentes momentos en el tiempo (Figura 19).

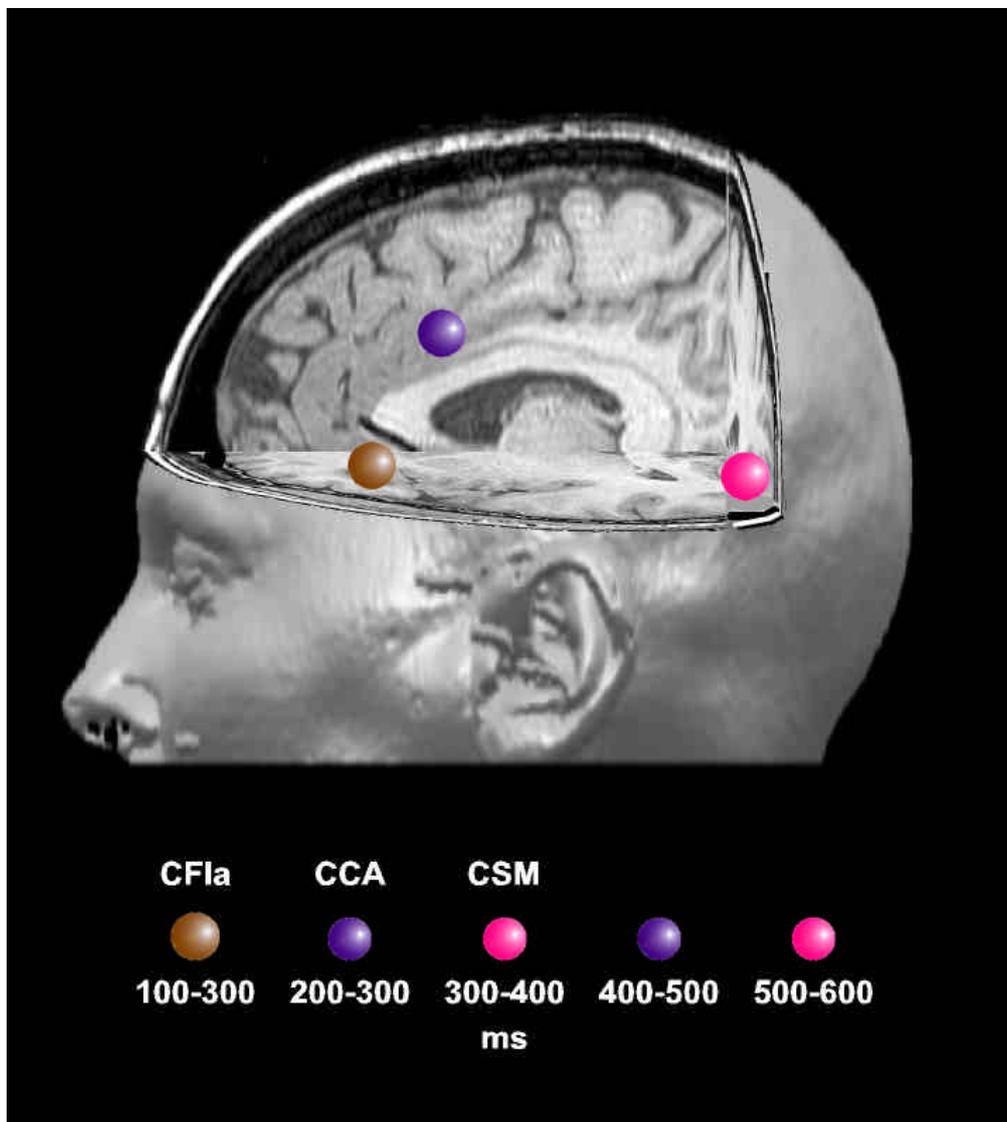


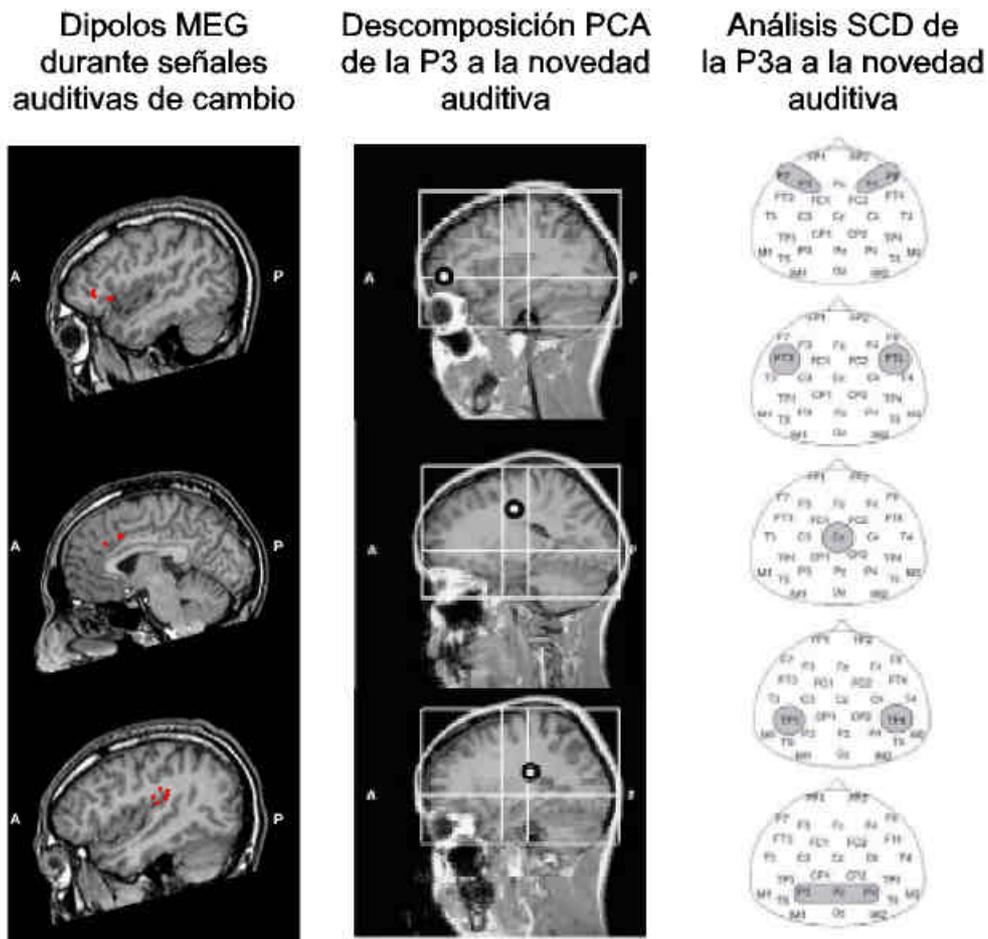
Figura 19. Representación del curso espacio-temporal de la activación MEG durante el cambio de tarea. Tres regiones cerebrales mostraron diferencias en el patrón de activación durante la ocurrencia de las señales de cambio comparadas con las señales de repetición: La región anterior del giro frontal superior (CFIa), el córtex cingulado anterior (CCA) y el giro supramarginal (CSM). En la parte inferior pueden observarse las latencias en las que se midieron tales diferencias.

Como interpretación tentativa del patrón de activación espacio-temporal observado, se propone que la activación de la región anterior de la corteza frontal inferior (100-300 ms) podría estar reflejando el estadio más temprano de los procesos de preparación para el cambio. La activación temprana de esta estructura ante la ocurrencia de estímulos

conductualmente relevantes es coherente con el rol propuesto en la literatura en relación a la interrupción del procesamiento en curso, o la producción de un “cortocircuito” en las vías de procesamiento implicadas en la ejecución de una tarea (Corbetta & Shulman, 2002). El patrón de activación del córtex cingulado anterior en las latencias siguientes (200-300 y 400-500 ms) coincide con los resultados de recientes trabajos de neuroimagen funcional donde se sugiere que esta estructura podría estar implicada en el control moduladorio *top-down* de las cortezas de asociación posteriores cuando distintas vías de procesamiento compiten entre sí. Bajo estas condiciones, el córtex cingulado anterior, en virtud de su extensa red de conexiones con diferentes estructuras corticales y subcorticales, resultaría esencial en la detección y resolución de conflicto entre vías de procesamiento alternativas (Botvinick, Nystrom, Fissell, Carter, & Cohen, 1999; Carter et al., 1998; MacDonald et al., 2000). En cambio, las regiones de asociación posteriores como la circunvolución supramarginal (300-400 y 500-600 ms), podrían ser las responsables de la actualización y el mantenimiento de la información específica de la tarea, en virtud de su capacidad de representación de la información perceptiva abstracta (Ardekani et al., 2002; Downar, Crawley, Mikulis, & Davis, 2000; Knight et al., 1989; Linden et al., 1999). Además, tanto en la condición de cambio como en la de repetición se produjo un aumento similar en el número de fuentes en distintas regiones del cerebro. En particular, el análisis de la activación de la circunvolución frontal media anterior (o la corteza prefrontal dorsolateral), reveló un curso temporal de activación diferente en ambas condiciones. La tardía contribución de esta estructura durante los ensayos de cambio (en torno a los 600-700 ms) podría representar el último estadio del proceso de reconfiguración mediante el cual, y una vez ya activado el nuevo *set* de tarea, se actualizaría la información sobre la meta a alcanzar (Monchi et al., 2001). Esta actualización permitiría la posterior monitorización del procesamiento en los ensayos sucesivos. En los ensayos de repetición, y en ausencia de una señal de “cortocircuito”, la circunvolución frontal media anterior se activaría tempranamente con el fin de facilitar en todo momento el acceso a la información declarativa sobre la meta a realizar (Monchi et al., 2001; Petrides et al., 2002).

Los presentes resultados proporcionan una fuente de nuevas hipótesis de trabajo para estudios futuros sobre la dinámica espacio-temporal del cambio de tarea, puesto que hasta la fecha han sido pocos los trabajos que han aportado información simultánea sobre el curso temporal de la activación de las diferentes regiones cerebrales implicadas en tales procesos. En segundo lugar, la correspondencia entre estos resultados MEG y los datos de

estudios previos de PE y RMf apoyan la utilidad de esta técnica en el estudio de procesos cognitivos complejos, tales como aquellos implicados en el control ejecutivo de la atención (por ejemplo Monchi et al., 2001; Barceló et al., 2002). Futuras investigaciones deberán profundizar en la clarificación del patrón de activación espacio-temporal descrito, así como en el papel de las restantes regiones activadas por igual durante la ocurrencia de las señales de cambio y de repetición.



Dien, Spencer y Donchin 2003 Yago, Escera, Alho, et al. 2003

Figura 20. Comparación de los resultados MEG del Experimento 1 con los resultados de dos estudios de localización de las fuentes generadoras del componente P3a evocado por estímulos auditivos novedosos.

En tercer lugar, estos datos suponen una nueva evidencia indirecta sobre la existencia de un solapamiento entre las regiones cerebrales asociadas a los procesos de control exógeno dirigidos por los estímulos (*bottom-up*) durante la ejecución de paradigmas de distracción y novedad, y los procesos de control endógeno o dirigidos por las metas (*top-down*) durante la ejecución de paradigmas de cambio de tarea. La Figura 20 muestra un resumen de los

resultados de dos recientes estudios de localización del componente P3 evocado por estímulos auditivos novedosos (Dien, Spencer, & Donchin, 2003; Yago et al., 2003) en comparación con los resultados de localización de la activación generada por las señales de auditivas de cambio de tarea Experimento 1.

El objetivo general del segundo experimento consistió en profundizar sobre el tipo de procesos cognitivos que podrían dar mejor cuenta del patrón de activación común observado en los paradigmas de distracción y en los de cambio de tarea. Para ello, se plantearon dos objetivos específicos. Por un lado se pretendió clarificar en qué medida las explicaciones clásicas del significado funcional de la P3a podrían estar dando cuenta también del patrón de resultados observado en los paradigmas de cambio de tarea. Este examen también respondería a algunas de las críticas vertidas sobre la hipótesis de la novedad de la tarea, mediante la que se establece una relación entre la respuesta P3a y P3b de los potenciales evocados, y los procesos implicados en el cambio de tarea. Por otro lado, el diseño experimental de un paradigma de cambio con instrucciones intermitentes trató de clarificar hasta qué punto dichas modulaciones del componente P3 podían ser interpretadas como correlatos del coste del cambio y del coste de reinicio descrito en estas tareas.

Los resultados observados permitieron contrastar la **Hipótesis 4** sobre un aumento de los costes de respuesta (i.e., mayores tiempos de reacción y mayor número de errores) en los ensayos posteriores a las señales de cambio (señal “x”), en comparación con las de repetición (señal “+”). Tal como se esperaba, este patrón de respuesta no pudo ser reproducido durante la tarea *oddball*, donde los tiempos de reacción y los errores no mostraron diferencias tras la aparición de unas y otras señales. Además, el análisis de los efectos secuenciales durante la tarea de cambio permitió confirmar parcialmente la **Hipótesis 5**. Por un lado, se pudo comprobar que los 1º ensayos de cambio generaron mayores costes de respuesta, tanto en comparación con los 1º ensayos de repetición, como con respecto de los ensayos sucesivos de la serie de cambio (2º y 3º). Por otro lado, y en contra de lo esperado, los 1º ensayos tras las señales de repetición, también mostraron un incremento de los costes de respuesta similar al de los 1º ensayos de cambio, cuando fueron comparados con los 2º y 3º ensayos sucesivos de la serie. Este último efecto fue atribuido al llamado “coste de reinicio“. El contraste de la **Hipótesis 6** en relación a la modulación del componente P3a entre el paradigma *oddball* y el de cambio permitió comprobar que tanto el aspecto anterior como el aspecto posterior del componente P3a

resultaron significativamente activados durante la tarea de cambio. En este sentido, la ocurrencia de las señales visuales infrecuentes (señales “x” y “+”) produjeron una respuesta P3a de mayor amplitud en presencia de las demandas de cambio que durante la tarea *oddball*. Pese a ello, la comparación de las señales de cambio y de repetición dentro del paradigma de cambio de tarea sólo corroboraron parcialmente lo planteado en la **Hipótesis 7**. Esto es, mientras que sí se registró un incremento de la amplitud del componente P3a posterior en respuesta a las señales de cambio, los resultados no permitieron reproducir este patrón en el caso de la P3a anterior. Aparentemente, el aspecto anterior no respondió de manera específica a las demandas de cambio de tarea (la baja potencia de contraste de esta comparación requeriría la verificación de este efecto en una muestra de mayor tamaño). En último lugar, y en relación a lo establecido en la **Hipótesis 8**, cabe señalar que la modulación del componente P3b en respuesta a las dianas de los dos tipos de series en la tarea de cambio sólo se ajustó parcialmente a los resultados predichos. Por un lado, el componente P3b experimentó un decremento en respuesta a las primeras dianas de las series de cambio en comparación con las dianas sucesivas (2º y 3º dianas de las series). Sin embargo, y en contra de lo esperado, la modulación P3b en respuesta a las dianas posteriores a la señal de repetición también presentó el mismo patrón moduladorio que las dianas de las series de cambio, i.e., una reducción del componente P3b ante la primera diana en comparación con las dianas sucesivas. De hecho, no se registraron efectos de interacciones significativas entre los factores Señal y Ensayo.

En primer lugar, las explicaciones clásicas sobre el significado funcional de la P3a podrían ofrecer una interpretación parcial de algunos de los resultados conductuales y electrofisiológicos observados. Sin embargo, ninguna de estas interpretaciones clásicas fue capaz de dar cuenta del patrón de modulación diferencial de la P3a posterior entre las señales de cambio y las señales de repetición observadas en el paradigma de cambio. En segundo lugar, la hipótesis de la novedad de la tarea sí que permitiría explicar el significado funcional de las diferencias entre las señales de cambio y las de repetición. Sin embargo, una consideración superficial de los datos podría indicar que las predicciones realizadas en relación al aspecto anterior del componente P3a, o en relación a la respuesta P3b a las dianas, no se ajustaron con precisión al patrón observado. En este sentido, los datos indicarían que los efectos del coste de respuesta sólo estarían asociados a la modulación del aspecto posterior del componente P3a. No obstante, la consideración pormenorizada de estos resultados permitió consolidar la hipótesis de la novedad de la tarea (Barceló et al.,

enviado; Barceló et al., 2002), y esclarecer la implicación de los componentes P3a y P3b en el contexto de este tipo de paradigmas de instrucciones intermitentes. En este sentido, el coste de reinicio es uno de los efectos más definitorios del paradigma de instrucciones intermitentes, en comparación con otros paradigmas de cambio con señales, i.e., tanto las señales de cambio como las de repetición tienden a generar un “coste” conductual durante los primeros ensayos de las series (Altmann, 2004; Allport & Wylie, 2000; Gopher et al., 2000; Monsell et al., 2003). El coste de reinicio no se manifestó durante la tarea *oddball* (Figura 18). Además, y tal y como se ha mencionado, la comparación de la actividad cerebral evocada por las dianas en el paradigma de cambio, desveló que tanto las primeras dianas precedidas de señales de cambio como aquellas precedidas por señales de repetición, experimentaron un decremento en la amplitud del componente P3b, en comparación con los ensayos sucesivos. Este efecto no ha sido descrito con anterioridad en paradigmas similares debido a que ningún otro autor ha realizado un análisis de los efectos seriales sobre la modulación del componente P3b (véase Rushworth, Passingham et al., 2002; Rushworth et al., 2005).

La interpretación de este patrón de resultados apunta a la presencia de un proceso de “cambio de tarea” común y de orden superior, asociado a la presentación de ambos tipos de señales (“x” y “+”). Frente a los cambios a nivel de los elementos aislados (i.e., “cambiar a color” y “cambiar a forma”), la marcada estructura serial de esta tarea puede favorecer que los sujetos afronten la presentación de ambos estímulos señal como un cambio de orden jerárquico superior respecto de lo que venían haciendo hasta ese instante (i.e., “cambiar de serie”), e independientemente de que la señal pudiera indicar un cambio o una repetición de la tarea aislada (Lien & Ruthruff, 2004). Según esta interpretación, tanto las señales “x” como las señales “+” demandan el establecimiento de la meta a alcanzar durante la siguiente serie. Esta operación común queda reflejada en el aumento de amplitud de los aspectos anterior y posterior del componente P3a ante ambas señales del paradigma de cambio, en comparación con las del paradigma *oddball*. En este sentido, y en relación a los modelos de funcionamiento prefrontal actuales (Miller & Cohen, 2001), el aspecto anterior o frontal del componente P3a podría reflejar las señales de activación producidas por las cortezas prefrontales, con el fin de potenciar los circuitos relevantes para el procesamiento de la nueva serie (en competición con la activación de los circuitos responsables de la ejecución de la serie previa). La latencia de ocurrencia de la P3a anterior corresponde aproximadamente con los periodos de activación MEG de las áreas

prefrontales ventrolaterales (áreas de Brodmann 45, 47/12) y el córtex cingulado anterior (AB 24, 32). Por su parte, el aspecto posterior podría reflejar la llegada de dichas señales a las regiones con capacidad representacional suficiente para la implementación de los *sets* cognitivos que deberán actuar ante la aparición del siguiente estímulo diana (Ardekani et al., 2002; Downar et al., 2000; Knight et al., 1989; Linden et al., 1999; Monchi et al., 2001; Rushworth, Paus et al., 2001). La latencia pico del aspecto posterior del componente P3a se solaparía aproximadamente con los periodos de activación MEG de la corteza supramarginal (AB 40) y el córtex cingulado anterior. Sin embargo, y dado que la activación de la meta tras la señal “x” implica una reorganización de las asociaciones entre estímulos diana y respuestas, las señales “x” generaron una mayor amplitud del aspecto posterior de la P3a. Por último, en correspondencia con la presencia de operaciones de cambio de meta en ambos tipos de serie, el componente P3b a las dianas mostró una disminución simétrica durante los primeros ensayos de las series de cambio (“x”) y de repetición (“+”), en comparación con los ensayos sucesivos. Por un lado, este resultado contribuye aún más a establecer una disociación entre el tipo de operaciones asociadas al aspecto posterior del componente P3a a las señales contextuales, y el componente P3b generado por las dianas. Además, dicha modulación P3b responde a la idea de que los procesos de reconfiguración no concluyen hasta la presentación de la siguiente diana, a la que se debe responder de acuerdo al nuevo *set* (Rubinstein et al., 2001). La desaparición de los costes en los ensayos subsiguientes fue seguida de un aumento en la amplitud de este componente, confirmando su posible vinculación con los procesos de consolidación de las reglas en memoria.

7.1.1- Implicaciones de los datos para los modelos de control ejecutivo

Retomando la línea argumentativa del presente trabajo de investigación, el conjunto de los datos expuestos en estos dos experimentos plantea algunas dificultades a la hora de intentar su integración dentro del marco de algunos de los recientes modelos teóricos sobre las bases cerebrales de los procesos de control atencional. Tal y como se comentó de manera extensa en los Capítulos 1, 2 y 3, modelos como el de Corbetta y Shulman (2002) han establecido la existencia de una red fronto-parietal ventral implicada en procesos de control involuntario de la atención, o control dirigido por los estímulos (*bottom-up*). Estos autores también han postulado la existencia de una red fronto-parietal dorsal implicada en los procesos de control voluntario de la atención, o procesos dirigidos por las metas de los sujetos (*top-down*). Sin embargo, existen algunas evidencias en la literatura que sustentarían

diversas críticas respecto del tipo de datos sobre los que se apoyan estos modelos. Por un lado, las tareas empleadas para la descripción de la red neuronal de control *top-down* hacen un excesivo hincapié en el procesamiento espacial de la información (es decir, emplean principalmente tareas de orientación espacial de la atención con señales endógenas o centrales) (Allport et al., 1994; Rogers & Monsell, 1995). En marcado contraste, las evidencias empleadas para la descripción de los correlatos cerebrales de la red de control *bottom-up* proceden de los paradigmas de distracción, cuyas demandas espaciales varían sustancialmente respecto de los paradigmas de orientación espacial de la atención. De manera sorprendente, los trabajos que han tratado de describir diferencias entre las redes cerebrales responsables de los procesos de control atencional *top-down* y *bottom-up* mediante el empleo de paradigmas con demandas espaciales comparables (i.e., comparando la activación generada por las señales endógenas o centrales, frente a la actividad generada por las señales exógenas o periféricas), han demostrado la existencia de un alto grado de solapamiento entre ambos patrones de activación (Nobre, 2001). Así pues, y pese a la existencia de diferencias en la ejecución conductual (Posner & Cohen, 1984) y en el curso temporal de la activación cerebral durante la presentación de unas y otras señales (Doallo et al., 2004), el conjunto de resultados de neuroimagen no parece apoyar la supuesta existencia de redes cerebrales completamente diferentes en el procesamiento de las señales espaciales endógenas y exógenas (Nobre, 2001). Junto a estas críticas habría que señalar que tanto los resultados del presente trabajo, como los de algunos de los estudios revisados en el Capítulo 3, parecen indicar que las regiones cerebrales responsables del control endógeno de la atención ante señales no espaciales, muestran importantes diferencias con las regiones activadas durante las señales endógenas espaciales. Más aún, los resultados de los estudios previos con potenciales evocados, y en particular los resultados del Experimento 1, desvelaron la existencia de un importante solapamiento entre los patrones de activación generados por las señales contextuales de cambio de tarea y los estímulos novedosos de los paradigmas de distracción (Barceló et al., enviado; Barceló et al., 2002; ver Figura 20).

El uso de términos inespecíficos como los ya mencionados “control voluntario vs. control involuntario” podrían estar generando una división artificial entre procesos, paradigmas, y líneas de investigación. Mientras que resultaría un tanto problemático atribuir virtudes tales como la voluntad a los monos *rhesus* de alguno de los estudios presentados en el modelo de Corbetta (2002), no resultaría difícil atribuir “intencionalidad” a la conducta de otros mamíferos filogenéticamente más primitivos. En este sentido, creemos que la activación de

la red fronto-parietal descrita podría reflejar los correlatos neurofisiológicos de un mecanismo central para la adaptación flexible de la conducta a las condiciones de cambiantes del entorno. En este sentido, tanto los estímulos novedosos del entorno, como aquellos estímulos conocidos que puedan demandar adaptaciones potenciales al entorno, pondrían en funcionamiento esta red prefrontal. Podría señalarse que la intencionalidad atribuible al procesamiento de ambos tipos de señales no tendría que ir necesariamente acompañada de voluntad o conciencia sobre nuestras intenciones (Freeman, 1999). Respecto de las diferencias de activación existentes entre los distintos tipos de paradigmas referidos en la literatura para medir la puesta en marcha de mecanismos de control *top-down* (paradigmas de orientación espacial vs. paradigmas de cambio de tarea), consideramos que el tipo de procesos de control que demandan unos y otros son de orden diferente. Desde la perspectiva de los paradigmas de cambio de tarea, los paradigmas de orientación espacial pueden considerarse como paradigmas de *set* fijo, en el sentido de que, en efecto “flecha izquierda”, “flecha derecha” son dos casos del mapa S-R del mismo *set* “atender hacia la dirección de la flecha”. Sin embargo, una flecha indicando a la izquierda siempre prepara una respuesta a la izquierda, y lo mismo con las flechas a la derecha. Este tipo de operaciones de orientación de la atención serían comparables con ensayos de repetición de un paradigma de cambio donde en unas ocasiones se clasifican estímulos rojos con la mano izquierda, y en otras ocasiones estímulos azules con la mano derecha (dentro del *set* “clasificar por color”). En contraposición, el tipo de operación de control en los ensayos de cambio de tarea demanda un tipo de reconfiguración diferente. En efecto, la reconfiguración del *set* de respuesta en las tareas de cambio implica reestablecer nuevas asociaciones entre los estímulos o sus esquemas perceptivos y las posibles respuestas motoras. En otras palabras, mientras que los procesos de control en los paradigmas de orientación espacial y en los ensayos de repetición implican cambios intra-dimensionales, o dentro del mismo *set* de tarea, los procesos de control ante las señales de cambio en los paradigmas de cambio de tarea implican cambios extra-dimensionales (Owen, Roberts, Polkey, Sahakian, & Robbins, 1991; Pantelis et al., 1999; Robbins, 1996).

7.1.2.- Limitaciones del presente trabajo

A continuación se señalarán algunas de las limitaciones metodológicas y conceptuales que podrían hacerse en relación al presente trabajo de investigación. Respecto al Experimento 1 cabría señalar que la prolongada duración del protocolo MCST empleado podría suponer

una limitación a la hora de la realización de estudios con determinadas muestras clínicas (i.e., pacientes con trastornos psiquiátricos, niños de corta edad). El elevado número de épocas necesarias para la obtención de los promedios de actividad cerebral asociado a cada condición experimental impidió la realización de un análisis de los efectos secuenciales asociados a la aparición de señales de cambio y de repetición sucesivas. A este respecto, la separación entre ensayos de cambio consecutivos podría haber aportado una importante fuente de información sobre los efectos del cambio bajo distintos niveles de conflicto de tareas. En aras a establecer una conexión más directa entre los resultados MEG y los de estudios de PE previos con el protocolo MCST, el estudio se hubiera beneficiado del registro simultáneo de la actividad eléctrica cerebral. En cualquier caso, incluso bajo condiciones de co-registro de ambos tipos de señales, la diferente naturaleza de ambas señales no hubiera permitido el establecimiento de asociaciones directas entre los componentes de los potenciales evocados y las fuentes de activación magnética resultantes.

Los dos paradigmas empleados en el Experimento 2 resultaron adecuados para la comparación de los resultados de activación asociados a las señales bajo instrucciones *oddball* e instrucciones de cambio de tarea. Sin embargo, la asimetría entre estas dos tareas respecto a las demandas de respuesta impidió establecer una correspondencia fina entre algunos de los parámetros conductuales y electrofisiológicos estudiados (i.e., efectos seriales de ambas tareas). En este sentido, un paradigma *oddball* con demandas de respuesta similares a la tarea de cambio (p.ej., con respuestas a todas las dianas) hubiera permitido una comparación más adecuada de los errores y los tiempos de reacción entre ambos paradigmas. El presente diseño experimental no permitió diferenciar si la actividad P3a anterior y posterior en respuesta a las señales de cambio estaba asociado con procesos de reconfiguración generados por la inhibición del *set* previo, con la activación del *set* siguiente, o fue el resultado de una mezcla de ambos tipos de operaciones. En realidad, ningún estudio realizado hasta la fecha sobre el componente P3a ha logrado responder a esta cuestión, que sigue siendo una de las preguntas a resolver por la investigación futura. Además, el paradigma de cambio de tarea empleado en el Experimento 2 se hubiera beneficiado de la inclusión de señales contextuales neutras con las que poder comparar los efectos del coste de reinicio.

Por último, queda aún mucho por clarificar respecto la implicación funcional de las estructuras activadas durante ambas condiciones experimentales del Experimento 1. Por

ejemplo, la separación de primeros y segundos ensayos de cambio hubiera permitido comparar dos niveles diferentes de conflicto de respuesta.

7.1.3.- Preguntas por resolver y futuras líneas de investigación

Una de las evidencias que están comenzando a explorarse en los estudios de RMf con paradigmas de cambio de tarea es la medida en que la red posterior implicada durante la aparición de las señales contextuales es la misma que la red posterior implicada en el procesamiento de las dianas (Wager et al., 2004). En este sentido, se considera que el análisis espacio-temporal de la respuesta MEG durante la fase de aparición de las tarjetas, podría ayudar a esclarecer los efectos del “coste residual” o la razón por la que los procesos de preparación no consiguen eliminar completamente los efectos del coste del cambio hasta la aparición de los estímulos diana.

Asimismo, la gran resolución espacial de la MEG podría aportar importantes evidencias respecto del grado de especificidad de la actividad de las regiones asociativas posteriores en relación a las demandas de cambio específicas de cada tarea (i.e., cambios atencionales, cambios de tarea, cambios en el mapa de respuestas, etc.).

Con vistas a clarificar el tipo de operaciones responsables en distintos paradigmas de cambio con señales resultará importante establecer comparaciones entre el patrón de activación generado por diferentes tipos de señales, i.e., explícitas vs. implícitas.

De acuerdo a lo señalado con anterioridad, resultará de especial importancia para el estudio de diferentes niveles de operaciones de control cognitivo, el establecimiento de comparaciones entre los efectos de los cambios extra-dimensionales y los efectos asociados a los cambios intra-dimensionales.

Por último, cabría señalar que los modelos teóricos sobre el cambio de tarea se han venido beneficiando de las manipulaciones de distintos intervalos entre los estímulos de las tareas. Por ejemplo, el intervalo entre la aparición de la respuesta del sujeto y la aparición de la siguiente señal (o RCI), ha venido empleándose para el estudio de los procesos de disipación pasiva en la memoria del *set* de tarea previo. Por su parte, el intervalo entre la aparición de la señal y la presentación del siguiente estímulo diana (o CTI), ha venido

empleándose para el estudio de los procesos de reconfiguración activa que conducen al cambio de tarea. La combinación de estas manipulaciones experimentales junto al empleo de medidas neurofisiológicas como las aquí empleadas, podría aportar una información valiosa sobre la implicación de ambos tipos de operaciones en la modulación de las respuestas cerebrales descritas en este trabajo.

7.2.- CONCLUSIONES

1. El Experimento 1 supone el primer estudio MEG holocraneal existente en la literatura sobre la dinámica espacio-temporal de los procesos de control atencional durante la preparación para el cambio de tarea. Los resultados mostraron que los procesos de control durante la preparación se asociaron con la activación de la red fronto-parietal ventral, y en la que juegan un papel crítico estructuras cerebrales como la circunvolución frontal inferior y el cíngulo anterior durante las fases tempranas del procesamiento, junto con las áreas de asociación tèmoro-parietales (circunvolución supramarginal), durante las fases tardías del control.
2. La comparación de estos datos con los resultados de localización de las respuestas cerebrales a estímulos novedosos aporta nueva información a favor de la existencia de solapamiento entre la red cerebral implicada en el procesamiento de los estímulos novedosos y las tareas novedosas (hipótesis de la novedad de la tarea).
3. En relación al tipo de procesos responsables de la activación de esta red fronto-parietal ventral, cabría indicar que las explicaciones clásicas sobre el procesamiento de los distractores resultaron insuficientes a la hora de dar cuenta del patrón de diferencias observado tanto entre el paradigma de cambio y el paradigma *oddball*, como entre los ensayos de cambio y repetición en el paradigma de instrucciones intermitentes (Experimento 2). Por su parte, la hipótesis de la novedad de la tarea sobre el significado funcional de la P3a permitiría explicar la activación de esta red ante los estímulos novedosos como una “falsa alarma” del sistema ante la necesidad potencial de reorganizar los recursos mentales disponibles.
4. Los resultados del Experimento 2 apoyan la vinculación entre los componentes P3a y P3b generados por las señales y las dianas, respectivamente, y los costes

conductuales asociados al cambio de tarea en distintos niveles de organización jerárquica.

5. Además, al igual que en los estudios precedentes, los resultados del Experimento 2 permitieron confirmar la existencia de una disociación en el patrón de modulación de los aspectos anterior y posterior del componente P3a de los potenciales evocados (Barceló et al., enviado; Barceló et al., 2002; Periañez, 2002). En particular mientras el aspecto anterior del componente P3a respondió a las demandas de cambio de meta, el aspecto posterior del componente P3a resultó modulado en función de las demandas distintas demandas de reorganización de los *sets* ante las señales contextuales de cambio y repetición.
6. Los modelos teóricos existentes sobre el tipo de procesos implicados en la ejecución de paradigmas de cambio con instrucciones intermitentes (Altmann, 2002) y paradigmas con señales explícitas (Logan & Bundesen, 2003), resultaron insuficientes para explicar los resultados de la versión con señales implícitas empleada en el presente estudio. A este respecto, el autor sugiere una nueva alternativa interpretativa por la cual tanto los costes de cambio como los de reinicio responderían a la presencia de demandas de reconfiguración de orden jerárquico diferente. Tanto unos como otros resultarían en la activación de la red fronto-parietal descrita.
7. Estos datos suponen la replicación de los efectos P3a y P3b descritos durante las operaciones de cambio de tarea, tanto en una modalidad sensorial distinta (la visual) a la que fueron descritos originalmente (la auditiva), como en un paradigma diferente al empleado en los primeros estudios realizados.

BIBLIOGRAFÍA

- Altmann, E. M. (2002). Functional decay of memory for tasks. *Psychol Res*, 66(4), 287-297.
- Altmann, E. M. (2003). Task switching and the pied homunculus: where are we being led? *Trends Cogn Sci*, 7(8), 340-341.
- Altmann, E. M. (2004). Advance preparation in task switching: what work is being done? *Psychol Sci*, 15(9), 616-622.
- Allport, A., Styles, E. A., & Hsieh, S. (1994). Shifting intentional set: Exploring the dynamic control of tasks. In C. Umiltà & M. Moscovitch (Eds.), *Attention and performance* (Vol. XV, pp. 421-452). Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.
- Allport, A., & Wylie, G. (2000). Task-switching, stimulus-response bindings and negative priming. In S. Monsell & J. Driver (Eds.), *Control of cognitive processes: Attention and performance XVIII* (pp. 35-70). Cambridge, MA: MIT Press.
- Ardekani, B. A., Choi, S. J., Hossein-Zadeh, G. A., Porjesz, B., Tanabe, J. L., Lim, K. O., Bilder, R., Helpern, J. A., & Begleiter, H. (2002). Functional magnetic resonance imaging of brain activity in the visual oddball task. *Brain Res Cogn Brain Res*, 14(3), 347-356.
- Atkinson, R. C., & Shiffrin, R. M. (1968). Human memory: A proposed system and its control processes. In K. W. Spence & J. T. Spence (Eds.), *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory* (Vol. 2). New York: Academic Press.
- Baddeley, A. D. (1986). *Working memory*. Oxford: Clarendon Press.
- Baddeley, A. D., & Della Sala, S. (1998). Working memory and executive control. In A. C. Roberts & T. W. Robbins & L. Weiskrantz (Eds.), *The prefrontal cortex: Executive and cognitive functions* (pp. 9-21). Oxford: Oxford University Press.
- Baddeley, A. D., & Hitch, G. (1974). Working memory. In B. G (Ed.), *The psychology of learning and motivation* (Vol. VIII, pp. 47-90). New York: Academic Press.
- Barceló, F. (2001). Does the Wisconsin Card Sorting Test measure prefrontal function? *Span J Psychol*, 4(1), 79-100.
- Barceló, F. (2003). The Madrid card sorting test (MCST): a task switching paradigm to study executive attention with event-related potentials. *Brain Res Brain Res Protoc*, 11(1), 27-37.
- Barceló, F., Escera, C., Corral, M. J., & Periáñez, J. A. (enviado). Task-switching promotes distraction.
- Barceló, F., & Knight, R. T. (2002). Both random and perseverative errors underlie WCST deficits in prefrontal patients. *Neuropsychologia*, 40(3), 349-356.

- Barceló, F., Muñoz-Céspedes, J. M., Pozo, M. A., & Rubia, F. J. (2000). Attentional set shifting modulates the target P3b response in the Wisconsin card sorting test. *Neuropsychologia*, *38*(10), 1342-1355.
- Barceló, F., Muñoz, J. M., Pozo, M. A., & Rubia, F. J. (1999). Evaluación de los déficits atencionales secundarios a traumatismos craneoencefálicos: aplicación de la cartografía cerebral al diagnóstico neuropsicológico. *MAPFRE Medicina*, *10*, 124-133.
- Barceló, F., Periañez, J. A., & Knight, R. T. (2002). Think differently: a brain orienting response to task novelty. *NeuroReport*, *13*(15), 1887-1892.
- Barceló, F., & Rubia, F. J. (1998). Non-frontal P3b-like activity evoked by the Wisconsin Card Sorting Test. *NeuroReport*, *9*(4), 747-751.
- Barceló, F., & Santomé, A. (2000). Revisión crítica del test de clasificación de cartas de Wisconsin como indicador de disfunción frontal. *Rev Neurol*.
- Barch, D. M., Braver, T. S., Nystrom, L. E., Forman, S. D., Noll, D. C., & Cohen, J. D. (1997). Dissociating working memory from task difficulty in human prefrontal cortex. *Neuropsychologia*, *35*(10), 1373-1380.
- Baudena, P., Halgren, E., Heit, G., & Clarke, J. M. (1995). Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli. III. Frontal cortex. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *94*(4), 251-264.
- Bechara, A., Damasio, H., Tranel, D., & Damasio, A. R. (1997). Deciding advantageously before knowing the advantageous strategy. *Science*, *275*(5304), 1293-1295.
- Berg, E. A. (1948). A simple objective technique for measuring flexibility of thinking. *J Gen Psychol*, *39*, 15-22.
- Bledowski, C., Prvulovic, D., Goebel, R., Zanella, F. E., & Linden, D. E. (2004). Attentional systems in target and distractor processing: a combined ERP and fMRI study. *NeuroImage*, *22*(2), 530-540.
- Botvinick, M., Nystrom, L. E., Fissell, K., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (1999). Conflict monitoring versus selection for action in anterior cingulate cortex. *Nature*, *402*, 179-181.
- Bunge, S. A., Hazeltine, E., Scanlon, M. D., Rosen, A. C., & Gabrieli, J. D. (2002). Dissociable contributions of prefrontal and parietal cortices to response selection. *NeuroImage*, *17*(3), 1562-1571.
- Bush, G., Luu, P., & Posner, M. I. (2000). Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex. *Trends Cogn Sci*, *4*(6), 215-222.

- Campo, P., Maestú, F., Ortiz, T., Capilla, A., Santiuste, M., Fernández, A., & Amo, C. (2004). Time Modulated Prefrontal and Parietal Activity during the Maintenance of Integrated Information as Revealed by Magnetoencephalography. *Cereb Cortex*.
- Carter, C. S., Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (1999). The contribution of the anterior cingulate cortex to executive processes in cognition. *Rev Neurosci*, *10*(1), 49-57.
- Carter, C. S., Braver, T. S., Barch, D. M., Botvinick, M. M., Noll, D., & Cohen, J. D. (1998). Anterior cingulate cortex, error detection, and the online monitoring of performance. *Science*, *280*(5364), 747-749.
- Carter, C. S., MacDonald, A. M., Botvinick, M., Ross, L. L., Stenberg, V. A., Noll, D., & Cohen, J. D. (2000). Parsing executive processes: Strategic vs. evaluative functions of the anterior cingulate cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *97*, 1944-1948.
- Clark, V. P., Fannon, S., Lai, S., Benson, R., & Bauer, L. (2000). Responses to rare visual target and distractor stimuli using event-related fMRI. *J Neurophysiol*, *83*(5), 3133-3139.
- Cohen, J. (1977). *Statistical power analysis for behavioural sciences* (2nd ed ed.). New York: Academic Press.
- Cohen, J. D., Botvinick, M., & Carter, C. S. (2000). Anterior cingulate and prefrontal cortex: Who's in control? *Nat Neurosci*, *3*, 421-423.
- Comerchero, M. D., & Polich, J. (1998). P3a, perceptual distinctiveness, and stimulus modality. *Brain Res Cogn Brain Res*, *7*(1), 41-48.
- Comerchero, M. D., & Polich, J. (1999). P3a and P3b from typical auditory and visual stimuli. *Clin Neurophysiol*, *110*(1), 24-30.
- Corbetta, M., Kincade, J. M., Ollinger, J. M., McAvoy, M. P., & Shulman, G. L. (2000). Voluntary orienting is dissociated from target detection in human posterior parietal cortex. *Nat Neurosci*, *3*(3), 292-297.
- Corbetta, M., Miezin, F. M., Shulman, G. L., & Petersen, S. E. (1993). A PET study of visuospatial attention. *J Neurosci*, *13*, 1202-1226.
- Corbetta, M., & Shulman, G. L. (2002). Control of goal-directed and stimulus-driven attention in the brain. *Nat Rev Neurosci*, *3*(3), 201-215.
- Courchesne, E. (1978). Changes in P3 waves with event repetition: long-term effects on scalp distribution and amplitude. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *45*(6), 754-766.
- Courchesne, E., Hillyard, S. A., & Galambros, R. (1975). Stimulus novelty, task relevance, and the visual evoked potential in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *39*, 3336-3338.

- Daffner, K. R., Mesulam, M. M., Scinto, L. F., Acar, D., Calvo, V., Faust, R., Chabrierie, A., Kennedy, B., & Holcomb, P. (2000). The central role of the prefrontal cortex in directing attention to novel events. *Brain*, *123*(5), 927-939.
- Daffner, K. R., Scinto, L. F., Weitzman, A. M., Faust, R., Rentz, D. M., Budson, A. E., & Holcomb, P. J. (2003). Frontal and parietal components of a cerebral network mediating voluntary attention to novel events. *J Cogn Neurosci*, *15*(2), 294-313.
- Damasio, H. (1995). *Human brain anatomy in computerized images*. New York: Oxford University Press, Inc.
- De Jong, R. (1995). The role of preparation in overlapping-task performance. *Q J Exp Psychol*, *48*, 2-25.
- De Jong, R. (2000). An intention-activation account of residual switch cost. In S. M. J. Driver (Ed.), *Control of cognitive processes: Attention and performance XVIII* (pp. 357-376). Cambridge, MA: MIT Press.
- Dehaene, S., & Changeux, J. P. (1991). The Wisconsin Card Sorting Test: theoretical analysis and modeling in a neuronal network. *Cereb Cortex*, *1*(1), 62-79.
- Dehaene, S., & Changeux, J. P. (1996). Neuronal models of prefrontal cortical functions. *Ann N Y Acad Sci*, *769*, 305-319.
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annu Rev Neurosci*, *18*, 193-222.
- Dien, J., Spencer, K. M., & Donchin, E. (2003). Localization of the event-related potential novelty response as defined by principal components analysis. *Brain Res Cogn Brain Res*, *17*(3), 637-650.
- Dien, J., Spencer, K. M., & Donchin, E. (2004). Parsing the late positive complex: Mental chronometry and the ERP components that inhabit the neighborhood of the P300. *Psychophysiology*, *41*(5), 665-678.
- Doallo, S., Lorenzo-Lopez, L., Vizoso, C., Rodriguez Holguin, S., Amenedo, E., Bara, S., & Cadaveira, F. (2004). The time course of the effects of central and peripheral cues on visual processing: an event-related potentials study. *Clin Neurophysiol*, *115*(1), 199-210.
- Dove, A., Pollmann, S., Schubert, T., Wiggins, C. J., & von Cramon, D. Y. (2000). Prefrontal cortex activation in task switching: an event-related fMRI study. *Brain Res Cogn Brain Res*, *9*(1), 103-109.

- Downar, J., Crawley, A. P., Mikulis, D. J., & Davis, K. D. (2000). A multimodal cortical network for the detection of changes in the sensory environment. *Nat Neurosci*, 3(3), 277-283.
- Dreher, J. C., & Berman, K. F. (2002). Fractionating the neural substrate of cognitive control processes. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 99(22), 14595-14600.
- Dreher, J. C., & Grafman, J. (2003). Dissociating the roles of the rostral anterior cingulate and the lateral prefrontal cortices in performing two tasks simultaneously or successively. *Cereb Cortex*, 13(4), 329-339.
- Dreher, J. C., Koechlin, E., Ali, S. O., & Grafman, J. (2002). The roles of timing and task order during task switching. *NeuroImage*, 17(1), 95-109.
- Duncan, J. (1986). Disorganization of behaviour after frontal-lobe damage. *Cogn Neuropsychol*, 3, 271-290.
- Escera, C., Alho, K., Winkler, I., & Naatanen, R. (1998). Neural mechanisms of involuntary attention to acoustic novelty and change. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 10(5), 590-604.
- Escera, C., Corral, M. J., & Yago, E. (2002). An electrophysiological and behavioral investigation of involuntary attention towards auditory frequency, duration and intensity changes. *Brain Res Cogn Brain Res*, 14(3), 325-332.
- Escera, C., Yago, E., & Alho, K. (2001). Electrical responses reveal the temporal dynamics of brain events during involuntary attention switching. *Eur J Neurosci*, 14(5), 877-883.
- Fabiani, M., & Friedman, D. (1995). Changes in brain activity patterns in aging: the novelty oddball. *Psychophysiology*, 32(6), 579-594.
- Falkenstein, M., Koshlykova, N. A., Kiroj, V. N., & Hoormann, J. (1995). Late ERP components in visual and auditory Go/Nogo tasks. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol: Evoked Potentials*, 96(1), 36-43.
- Fan, J., McCandliss, B. D., Sommer, T., Raz, A., & Posner, M. I. (2002). Testing the efficiency and independence of attentional networks. *J Cogn Neurosci*, 14(3), 340-347.
- Fernández-Duque, D., & Posner, M. I. (2001). Brain imaging of attentional networks in normal and pathological states. *J Clin Exp Neuropsychol*, 23(1), 74-93.
- Freeman, W. J. (1999). *How brains make up their minds*. London: Phoenix.

- Friedman, D., Cycowicz, Y. M., & Gaeta, H. (2001). The novelty P3: an event-related brain potential (ERP) sign of the brain's evaluation of novelty. *Neurosci Biobehav Rev*, 25(4), 355-373.
- Fuster, J. M. (1989). *The prefrontal cortex* (Vol. 2). New York: Raven.
- Gitelman, D. R., Nobre, A. C., Parrish, T. B., LaBar, K. S., Kim, Y. H., Meyer, J. R., & Mesulam, M. M. (1999). A large-scale distributed network for covert spatial attention: further anatomical delineation based on stringent behavioural and cognitive controls. *Brain*, 122, 1093-1106.
- Goldman-Rakic, P. S., & Schwartz, G. (1982). Interdigitation of contralateral and ipsilateral columnar projections to frontal association cortex in primates. *Science*, 216, 755-757.
- Gomez, C. M., Fernández, A., Maestú, F., Amo, C., González-Rosa, J. J., Vaquero, E., & Ortiz, T. (2004). Task-specific sensory and motor preparatory activation revealed by contingent magnetic variation. *Brain Res Cogn Brain Res*, 21(1), 59-68.
- Gopher, D., Armony, L., & Greenspan, Y. (2000). Switching tasks and attention policies. *J Exp Psychol Gen*, 129(3), 308-339.
- Grant, A. D., & Berg, A. (1948). A behavioral analysis of the degree of reinforcement and ease of shifting to new responses in a Weigl-type card-sorting problem. *J Exp Psychol*, 38, 404-411.
- Gratton, G., Coles, M. G., & Donchin, E. (1983). A new method for off-line removal of ocular artifact. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 55(4), 468-484.
- Halgren, E., Baudena, P., Clarke, J. M., Heit, G., Liegeois, C., Chauvel, P., & Musolino, A. (1995). Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli. I. Superior temporal plane and parietal lobe. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 94(3), 191-220.
- Halgren, E., Baudena, P., Clarke, J. M., Heit, G., Marinkovic, K., Devaux, B., Vignal, J. P., & Biraben, A. (1995). Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli. II. Medial, lateral and posterior temporal lobe. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 94(4), 229-250.
- Herrmann, C. S., & Knight, R. T. (2001). Mechanisms of human attention: event-related potentials and oscillations. *Neurosci Biobehav Rev*, 25(6), 465-476.
- Hirst, W. (1986). The psychology of attention. In J. E. LeDoux & W. Hirst (Eds.), *Mind and brain: Dialogues in cognitive neuroscience* (pp. 105-141). Cambridge: Cambridge University Press.

- Hopf, J. M., & Mangun, G. R. (2000). Shifting visual attention in space: an electrophysiological analysis using high spatial resolution mapping. *Clin Neurophysiol*, *111*(7), 1241-1257.
- Hopfinger, J. B., Buonocore, M. H., & Mangun, G. R. (2000). The neural mechanisms of top-down attentional control. *Nat Neurosci*, *3*(3), 284-291.
- James, W. (1890). *The principles of psychology* (Vol. 1). New York: Henry-Holt & Co.
- Jersild, A. (1927). Mental set and shift. *Archives of Psychology*, (Wole No.89).
- Karayanidis, F., Coltheart, M., Michie, P. T., & Murphy, K. (2003). Electrophysiological correlates of anticipatory and poststimulus components of task switching. *Psychophysiology*, *40*(3), 329-348.
- Kastner, S., & Ungerleider, L. G. (2000). Mechanisms of visual attention in the human cortex. *Ann Rev Neurosci*, *23*, 315-341.
- Katayama, J., & Polich, J. (1998). Stimulus context determines P3a and P3b. *Psychophysiology*, *35*, 23-33.
- Kieffaber, P. D., & Hetrick, W. P. (2005). Event-related potential correlates of task switching and switch costs. *Psychophysiology*, *42*(1), 56-71.
- Kiehl, K. A., Laurens, K. R., Duty, T. L., Forster, B. B., & Liddle, P. F. (2001). Neural sources involved in auditory target detection and novelty processing: an event-related fMRI study. *Psychophysiology*, *38*(1), 133-142.
- Kim, Y. H., Gitelman, D. R., Nobre, A. C., Parrish, T. B., LaBar, K. S., & Mesulam, M. M. (1999). The large-scale neural network for spatial attention displays multifunctional overlap but differential asymmetry. *NeuroImage*, *9*, 269-277.
- Knight, R. T. (1984). Decreased response to novel stimuli after prefrontal lesions in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *59*, 9-20.
- Knight, R. T. (1996). Contribution of human hippocampal region to novelty detection. *Nature*, *383*, 256-259.
- Knight, R. T. (1997). A distributed cortical network for visual attention. *J Cogn Neurosci*, *9*, 75-91.
- Knight, R. T., Scabini, D., Woods, D. L., & Calyworth, C. C. (1989). Contributions of temporal-parietal junction to the human auditory P3. *Brain Res*, *502*, 109-116.
- Kok, A., Ramautar, J. R., De Ruiter, M. B., Band, G. P., & Ridderinkhof, K. R. (2004). ERP components associated with successful and unsuccessful stopping in a stop-signal task. *Psychophysiology*, *41*(1), 9-20.

- Konishi, S., Nakajima, K., Uchida, I., Kameyama, M., Nakahara, K., Sekihara, K., & Miyashita, Y. (1998). Transient activation of inferior prefrontal cortex during cognitive set shifting. *Nat Neurosci*, *1*(1), 80-84.
- Koski, L. M., Paus, T., Hofle, N., & Petrides, M. (1999). Increased blood flow in the basal ganglia when using cues to direct attention. *Exp Brain Res*, *129*, 241-246.
- Lezak, M. D. (1995). Executive functions and motor performance. In M. D. Lezak (Ed.), *Neuropsychological assessment* (pp. 650-685). New York: Oxford University Press.
- Lien, M. C., & Ruthruff, E. (2004). Task switching in a hierarchical task structure: evidence for the fragility of the task repetition benefit. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*, *30*(3), 697-713.
- Linden, D. E., Prvulovic, D., Formisano, E., Vollinger, M., Zanella, F. E., Goebel, R., & Dierks, T. (1999). The functional neuroanatomy of target detection: an fMRI study of visual and auditory oddball tasks. *Cereb Cortex*, *9*(8), 815-823.
- Logan, G. D., & Bundesen, C. (2003). Clever homunculus: is there an endogenous act of control in the explicit task-cuing procedure? *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *29*(3), 575-599.
- Logan, G. D., Zbrodoff, N. J., & Foster, A. R. W. (1983). Costs and benefits of strategy construction in a speeded discrimination task. *Mem Cognit*, *11*(485-93).
- Luks, T. L., Simpson, G. V., Feiwell, R. J., & Miller, W. L. (2002). Evidence for anterior cingulate cortex involvement in monitoring preparatory attentional set. *NeuroImage*, *17*(2), 792-802.
- Luria, A. R. (1969). Frontal lobe syndromes. In P. J. Vinken & G. B. Bruyn (Eds.), *Handbook of clinical neurology* (pp. 725-757). New York: Elsevier.
- MacDonald, A. W., 3rd, Cohen, J. D., Stenger, V. A., & Carter, C. S. (2000). Dissociating the role of the dorsolateral prefrontal and anterior cingulate cortex in cognitive control. *Science*, *288*(5472), 1835-1838.
- MacLeod, C. M. (1991). Half a century of research on the Stroop effect: An integrative review. *Psychol Bull*, *109*, 163-203.
- Maestú, F., Ortiz, T., Fernández, A., Amo, C., Martín, P., Fernández, S., & Sola, R. G. (2002). Spanish language mapping using MEG: a validation study. *NeuroImage*, *17*(3), 1579-1586.
- Maestú, F., Simos, P. G., Campo, P., Fernández, A., Amo, C., Paul, N., González-Marqués, J., & Ortiz, T. (2003). Modulation of brain magnetic activity by different verbal learning strategies. *NeuroImage*, *20*(2), 1110-1121.

- Mangun, G. R., & Hillyard, S. A. (1991). Modulations of sensory-evoked brain potentials indicate changes in perceptual processing during visual-spatial priming. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *17*, 1057-1074.
- Mayr, U., & Kliegl, R. (2000). Task-set switching and long-term memory retrieval. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*, *26*(5), 1124-1140.
- Meiran, N. (1996). Reconfiguration of processing mode prior to task performance. *J Exp Psychol Learn Mem Cogn*, *22*(6), 1423-1442.
- Meiran, N. (2000). Modeling cognitive control in task-switching. *Psychol Res*, *63*, 234-249.
- Meiran, N., Chorev, Z., & Sapir, A. (2000). Component processes in task switching. *Cogn Psychol*, *41*(3), 211-253.
- Meiran, N., Hommel, B., Bibi, U., & Lev, I. (2002). Consciousness and control in task switching. *Conscious Cogn*, *11*(1), 10-33.
- Mesulam, M. M. (1990). Large-scale neurocognitive networks and distributed processing for attention, language, and memory. *Ann Neurol*, *28*(5), 597-613.
- Mesulam, M. M. (1998). From sensation to cognition. *Brain*, *121*(Pt 6), 1013-1052.
- Mesulam, M. M. (1999). Spatial attention and neglect: parietal, frontal and cingulate contributions to the mental representation and attentional targeting of salient extrapersonal events. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, *354*, 1325-1346.
- Meuter, R. F. I., & Allport, A. (1999). Bilingual language-switch and naming: Asymmetrical costs of language selection. *J Mem Lang*, *40*, 25-40.
- Milham, M. P., Banich, M. T., Claus, E. D., & Cohen, N. J. (2003). Practice-related effects demonstrate complementary roles of anterior cingulate and prefrontal cortices in attentional control. *NeuroImage*, *18*(2), 483-493.
- Milner, B. (1963). Effects of different brain lesions on card sorting. *Arch Neurol*, *9*, 100-110.
- Miller, E. K. (2000). The prefrontal cortex and cognitive control. *Nat Rev Neurosci*, *1*(1), 59-65.
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annu Rev Neurosci*, *24*, 167-202.
- Monchi, O., Petrides, M., Petre, V., Worsley, K., & Dagher, A. (2001). Wisconsin Card Sorting revisited: distinct neural circuits participating in different stages of the task identified by event-related functional magnetic resonance imaging. *J Neurosci*, *21*(19), 7733-7741.
- Monsell, S. (2003). Task switching. *Trends Cogn Sci*, *7*(3), 134-140.

- Monsell, S., & Driver, J. (2000). Banishing the control homunculus. In J. Driver (Ed.), *Control of cognitive processes. Attention and performance XVIII* (pp. 3-32). Cambridge-Massachusetts: The MIT Press.
- Monsell, S., Sumner, P., & Waters, H. (2003). Task-set reconfiguration with predictable and unpredictable task switches. *Mem Cognit*, *31*(3), 327-342.
- Mueller, H. J., & Rabbitt, P. M. A. (1989). Reflexive and voluntary orienting of visual attention: time course of activation and resistance to interruption. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, *15*, 315-330.
- Nagahama, Y., Okada, T., Katsumi, Y., Hayashi, T., Yamauchi, H., Oyanagi, C., Konishi, J., Fukuyama, H., & Shibasaki, H. (2001). Dissociable mechanisms of attentional control within the human prefrontal cortex. *Cereb Cortex*, *11*(1), 85-92.
- Nessler, D., Friedman, D., Johnson, R., Jr., & Bersick, M. (2004). Components of task switching: An ERP perspective. In E. XIV (Ed.). Leipzig, Germany.
- Nieuwenhuis, S., & Monsell, S. (2002). Residual costs in task switching: testing the failure-to-engage hypothesis. *Psychon Bull Rev*, *9*(1), 86-92.
- Nobre, A. C. (2001). The attentive homunculus: now you see it, now you don't. *Neurosci Biobehav Rev*, *25*(6), 477-496.
- Nobre, A. C., Sebestyen, G. N., Gitelman, D. R., Mesulam, M. M., Frackowiak, R. S., & Frith, C. D. (1997). Functional localization of the system for visuospatial attention using positron emission tomography. *Brain*, *120*, 515-533.
- Nobre, A. C., Sebestyen, G. N., & Miniussi, C. (2000). The dynamics of shifting visuospatial attention revealed by event-related potentials. *Neuropsychologia*, *38*(7), 964-974.
- Norman, D., & Shallice, T. (1986). Attention to action: Willed and automatic control of behavior. In R. Davidson & G. Schwartz & D. Shapiro (Eds.), *Consciousness and Self Regulation: Advances in Research and Theory* (Vol. 4, pp. 1-18). New York: Plenum.
- Owen, A. M., Roberts, A. C., Polkey, C. E., Sahakian, B. J., & Robbins, T. W. (1991). Extra-dimensional versus intra-dimensional set shifting performance following frontal lobe excisions, temporal lobe excisions or amygdalo-hippocampectomy in man. *Neuropsychologia*, *29*(10), 993-1006.
- Pantelis, C., Barber, F. Z., Barnes, T. R., Nelson, H. E., Owen, A. M., & Robbins, T. W. (1999). Comparison of set-shifting ability in patients with chronic schizophrenia and frontal lobe damage. *Schizophr Res*, *37*(3), 251-270.

- Pashler, H., Johnston, J. C., & Ruthruff, E. (2001). Attention and performance. *Annu Rev Psychol*, 52, 629-651.
- Paus, T. (2001). Primate anterior cingulate cortex: where motor control, drive and cognition interface. *Nat Rev Neurosci*, 2(6), 417-424.
- Periáñez, J. A. (2002). *Correlatos electrofisiológicos de la flexibilidad cognitiva en humanos: Nuevos hallazgos sobre el procesamiento cerebral de las demandas novedosas*. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Periáñez, J. A., & Barceló, F. (2001). Adaptación Madrid del test de clasificación de cartas de Wisconsin: un estudio comparativo de consistencia interna. *Revista de Neurología*, 33(7), 611-618.
- Petrides, M., Alivisatos, B., & Frey, S. (2002). Differential activation of the human orbital, mid-ventrolateral, and mid-dorsolateral prefrontal cortex during the processing of visual stimuli. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 99(8), 5649-5654.
- Petrides, M., Alivisatos, B., Meyer, E., & Evans, A. C. (1993). Functional activation of the human frontal cortex during the performance of verbal working memory tasks. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 90(3), 878-882.
- Petrides, M., & Pandya, D. N. (2002). Association pathways of the prefrontal cortex and functional observations. In D. T. Stuss & R. T. Knight (Eds.), *Principles of frontal lobe function* (pp. 31-50). New York: Oxford University Press, Inc.
- Pfefferbaum, A., Ford, J.M., Weller, B.J., y Kopell, B.S. (1985). ERPs to response production and inhibition. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, 60, 423-434.
- Poldrack, R. A., Wagner, A. D., Prull, M. W., Desmond, J. E., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. (1999). Functional specialization for semantic and phonological processing in the left inferior prefrontal cortex. *NeuroImage*, 10(1), 15-35.
- Polich, J. (2003a). Theoretical overview of P3a and P3b. In J. Polich (Ed.), *Detection of change: event-related potential and fMRI findings*. Boston: Kluwer Academic Publishers.
- Polich, J. (Ed.). (2003b). *Detection of change: event-related potential and fMRI findings*. Boston: Kluwer Academic Publishers.
- Posner, M. I. (2004). *Cognitive Neuroscience of Attention*. New York: The Guildford Press.
- Posner, M. I., & Cohen, Y. (1984). Components of visual orienting. In H. Bouma & D. G. Bouwhuis (Eds.), *Attention and performance* (Vol. X, pp. 531-556). Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum.
- Posner, M. I., & Petersen, S. E. (1990). The attention system of the human brain. *Annu Rev Neurosci*, 13, 25-42.

- Posner, M. I., & Snyder, C. R. R. (1975). Facilitation and inhibition in the processing of signals. In P. M. A. Rabbitt & S. Dornic (Eds.), *Attention and performance* (Vol. 5). New York: Academic Press.
- Rabbitt, P. (1997). *Methodology of Frontal and Executive Function*. Hove, East Sussex: Psychology Press.
- Ríos Lago, M., & Muñoz Céspedes, J. M. (2004). *La atención y el control ejecutivo después de un traumatismo craneoencefálico*. Madrid: Editorial MAPFRE S. A.
- Robbins, T. W. (1996). Dissociating executive functions of the prefrontal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*, 351(1346), 1463-1470.
- Rogers, R. D., & Monsell, S. (1995). Costs of a predictable switch between simple cognitive tasks. *J Exp Psychol: Gen*, 124(2), 207-231.
- Rosen, A. C., Rao, S. M., Caffarra, P., Scaglioni, A., Bobholz, J. A., Woodley, S. J., Hammeke, T. A., Cunningham, J. M., Prieto, T. E., & Binder, J. R. (1999). Neural basis of endogenous and exogenous spatial orienting: a functional MRI study. *J Cogn Neurosci*, 11, 135-152.
- Rubinstein, J. S., Meyer, D. E., & Evans, J. E. (2001). Executive control of cognitive processes in task switching. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 27(4), 763-797.
- Rushworth, M. F., Ellison, A., & Walsh, V. (2001). Complementary localization and lateralization of orienting and motor attention. *Nat Neurosci*, 4(6), 656-661.
- Rushworth, M. F., Hadland, K. A., Paus, T., & Sipila, P. K. (2002). Role of the human medial frontal cortex in task switching: a combined fMRI and TMS study. *J Neurophysiol*, 87(5), 2577-2592.
- Rushworth, M. F., Passingham, R. E., & Nobre, A. C. (2002). Components of switching intentional set. *J Cogn Neurosci*, 14(8), 1139-1150.
- Rushworth, M. F., Passingham, R. E., & Nobre, A. C. (2005). Components of attentional set-shifting. *Exp Psychol*, 53(2), 83-98.
- Rushworth, M. F., Paus, T., & Sipila, P. K. (2001). Attention systems and the organization of the human parietal cortex. *J Neurosci*, 21(14), 5262-5271.
- Ruthruff, E., Remington, R. W., & Johnston, J. C. (2001). Switching between simple cognitive tasks: the interaction of top-down and bottom-up factors. *J Exp Psychol Hum Percept Perform*, 27(6), 1404-1419.
- Sarvas, J. (1987). Basic mathematical and electromagnetic concepts of the biomagnetic inverse problem. *Phys Med Biol*, 32, 11-22.

- Schneider, W., & Shiffrin, R. M. (1985). Categorization (restructuring) and automatization: Two separable factors. *Psychol Rev*, *84*, 1-66.
- Schroger, E. (1996). A neural mechanism for involuntary attention shifts to changes in auditory stimulation. *J Cogn Neurosci*, *9*, 527-539.
- Schroger, E., Giard, M. H., & Wolff, C. (2000). Auditory distraction: event-related potential and behavioral indices. *Clin Neurophysiol*, *111*(8), 1450-1460.
- Shallice, T. (1988). *From neuropsychology to mental structure*. New York: Cambridge University Press.
- Shiffrin, R. M. (1988). Attention. In R. C. Atkinson & R. J. Herrnstein & G. Lindzey & R. D. Luce (Eds.), *Stevens' handbook of experimental psychology* (2d ed., pp. 739-811). New York: Wiley.
- Shulman, G. L., Astafiev, S. V., & Corbetta, M. (2004). Two cortical systems for the selection of visual stimuli. In M. I. Posner (Ed.), *Cognitive Neuroscience of Attention* (pp. 114-126). New York: The Guildford Press.
- Simons, R. F., Graham, F. K., Miles, M. A., & Chen, X. (2001). On the relationship of P3a and the Novelty-P3. *Biol Psychol*, *56*(3), 207-218.
- Simos, P. G., Papanicolaou, A. C., Breier, J. I., Wheless, J. W., Constantinou, J. E., Gormley, W. B., & Maggio, W. W. (1999). Localization of language-specific cortex by using magnetic source imaging and electrical stimulation mapping. *J Neurosurg*, *91*(5), 787-796.
- Sohn, M. H., & Anderson, J. R. (2001). Task preparation and task repetition: two-component model of task switching. *J Exp Psychol: Gen*, *130*, 764-778.
- Sohn, M. H., Ursu, S., Anderson, J. R., Stenger, V. A., & Carter, C. S. (2000). Inaugural article: the role of prefrontal cortex and posterior parietal cortex in task switching. *Proc Natl Acad Sci U S A*, *97*(24), 13448-13453.
- Soltani, M., & Knight, R. T. (2000). Neural origins of the P300. *Crit Rev Neurobiol*, *14*(3-4), 199-224.
- Spector, A., & Biederman, I. (1976). Mental set and mental shift revisited. *Am J Psychol*, *89*, 669-679.
- Spencer, K. M., Dien, J., & Donchin, E. (1999). A componential analysis of the ERP elicited by novel events using a dense electrode array. *Psychophysiology*, *36*, 409-414.
- Spencer, K. M., Dien, J., & Donchin, E. (2001). Spatiotemporal analysis of the late ERP responses to deviant stimuli. *Psychophysiology*, *38*(2), 343-358.

- Squires, N. K., Squires, K. C., & Hillyard, S. A. (1975). Two varieties of long-latency positive waves by unpredictable auditory stimuli in man. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*, *38*, 387-401.
- Stern, C. E., Owen, A. M., Tracey, I., Look, R. B., Rosen, B. R., & Petrides, M. (2000). Activity in ventrolateral and mid-dorsolateral prefrontal cortex during nonspatial visual working memory processing: evidence from functional magnetic resonance imaging. *NeuroImage*, *11*(5 Pt 1), 392-399.
- Stuss, D. T., & Benson, D. F. (1986). *The frontal lobes*. New York: Raven Press.
- Stuss, D. T., & Picton, T. W. (1978). Neurophysiological correlates of human concept formation. *Behav Biol*, *23*, 135-162.
- Sutton, S., Braren, M., Zubin, J., & John, E. R. (1965). Evoked-potential correlates of stimulus uncertainty. *Science*, *150*(700), 1187-1188.
- Tarkiainen, A., Liljestrom, M., Seppa, M., & Salmelin, R. (2003). The 3D topography of MEG source localization accuracy: effects of conductor model and noise. *Clin Neurophysiol*, *114*, 1977-1992.
- Tekok-Kilic, A., Shucard, J. L., & Shucard, D. W. (2001). Stimulus modality and Go/NoGo effects on P3 during parallel visual and auditory continuous performance tasks. *Psychophysiology*, *38*(3), 578-589.
- van Veen, V., Cohen, J. D., Botvinick, M. M., Stenger, V. A., & Carter, C. S. (2001). Anterior cingulate cortex, conflict monitoring, and levels of processing. *NeuroImage*, *14*(6), 1302-1308.
- Wager, T. D., Jonides, J., & Reading, S. (2004). Neuroimaging studies of shifting attention: a meta-analysis. *NeuroImage*, *22*(4), 1679-1693.
- Wang, L., Kakigi, R., & Hoshiyama, M. (2001). Neural activities during Wisconsin Card Sorting Test - MEG observation. *Brain Res Cogn Brain Res*, *12*(1), 19-31.
- Waszak, F., Hommel, B., & Allport, A. (2003). Task-switching and long-term priming: role of episodic stimulus-task bindings in task-shift costs. *Cognit Psychol*, *46*(4), 361-413.
- Wylie, G., & Allport, A. (2000). Task switching and the measurement of "switch costs". *Psychol Res*, *63*(3-4), 212-233.
- Yago, E., Corral, M. J., & Escera, C. (2001). Activation of brain mechanisms of attention switching as a function of auditory frequency change. *NeuroReport*, *12*(18), 4093-4097.

- Yago, E., Escera, C., Alho, K., Giard, M. H., & Serra-Grabulosa, J. M. (2003). Spatiotemporal dynamics of the auditory novelty-P3 event-related brain potential. *Brain Res Cogn Brain Res*, 16(3), 383-390.
- Yamaguchi, S., Tsuchiya, H., & Kobayashi, S. (1994). Electroencephalographic activity associated with shifts of visuospatial attention. *Brain*, 117 (Pt 3), 553-562.
- Yantis, S. (2000). Goal-directed and stimulus-driven determinants of attentional control (tutorial). In S. Monsell & J. Driver (Eds.), *Attention and performance XVIII: Control of cognitive operations* (pp. 73-104). Cambridge, Mass.: MIT Press.