



Artículo de Revisión:

Bases neurales del desarrollo de las funciones ejecutivas durante la infancia y adolescencia. Una revisión.

Neural basis of executive function development during childhood and adolescence.

A review.

Rev. chil. neuropsicol. 2010; 5(3): 176-184
Publicado online: 31 de diciembre 2010.

Florencia Stelzer^{1*}, Mauricio Alejandro Cervigni¹, Pablo Martino¹.

¹ Instituto Rosario de Investigación en Ciencias de la Educación. Facultad de Psicología. Universidad Nacional de Rosario. Argentina.

(Rec.: 15-11-2010. Acep.: 13-12-2010)

Resumen

Las funciones ejecutivas constituyen un controvertido constructo, bajo el cual se han agrupado diferentes procesos cognitivos asociadas al control consciente del pensamiento, comportamiento y afectividad. Gran parte de los mismos, comienzan su desarrollo en la infancia, culminando dicho proceso a fines de la adolescencia. A nivel anatómico, el funcionamiento ejecutivo (FE) ha sido vinculado a la actividad de la corteza prefrontal y la corteza cingulada, entre otras regiones cerebrales. El objetivo del presente artículo, es realizar una revisión de los cambios en la actividad cortical que han sido asociados a las mejoras en el FE durante la infancia y adolescencia. Para tal fin, se realizará una recopilación de diversos estudios con fMRI comparativos de la performance y actividad neuronal de infantes, adolescentes y adultos; durante la ejecución de tareas de FE. Se concluirá resaltando la necesidad de ampliar el número de estudios comparativos con tales características. Dichas investigaciones, podrían facilitar el diseño de estrategias preventivas y terapéuticas más específicas para el abordaje de las diferentes patologías asociadas al FE.

Palabras Clave: neurodesarrollo, funciones ejecutivas, fMRI, infantes, adolescentes.

Abstract

Executive functions is a controversial construct, under which are grouped different cognitive processes associated with conscious control of thought, behavior and emotion. Much of them, begin their development in childhood, finishing it in late adolescence. In the anatomical level, executive function (EF) has been linked to the activity of the prefrontal cortex and the cingulate cortex, among other brain regions. The purpose of this article is to review the changes in cortical activity that has been associated with improvements in EF during childhood and adolescence. To this goal, there will be a compilation of several fMRI studies that compare the performance and neuronal activity between infants, adolescents and adults during the performance of EF tasks. It will conclude by stressing the need to expand the number of comparative studies with such characteristics. Such research may facilitate the design of preventive and therapeutic strategies for addressing numerous pathologies associated with the FE.

Keywords: neurodevelopment, executive functions, fMRI, infants, adolescents.

* Correspondencia: florenciastelzer@gmail.com. Instituto Rosario de Investigación en Ciencias de la Educación. (IRICE-CONICET/UNR). Facultad de Psicología Universidad Nacional de Rosario. Argentina. Bv. 27 de Febrero 210 Bis (Ocampo y Esmeralda) Rosario Santa Fe 2000 Argentina. Tel. (54) 0341 15-3657602.

Introducción.

Las funciones ejecutivas (FE) constituyen un controvertido constructo, bajo el cual se han agrupado diferentes procesos asociados al control consciente del pensamiento, comportamiento y afectividad. Entre los mismos pueden ser mencionados: la memoria de trabajo, el control atencional, el control inhibitorio, la toma de decisiones, entre otros. Durante el transcurso de las últimas dos décadas, se ha incrementado el número de investigaciones destinadas al estudio del desarrollo de tales procesos. Este hecho se ha fundado en parte, en el vínculo encontrado entre tales funciones y diferentes trastornos psicopatológicos y de la conducta (Biederman, Petty, Wozniak, Wilens, Fried, Doyle, Henin, Bateman, Evans, Faraone, 2010; Närhi, Lehto-Salo, Ahonen & Marttunen, 2010). Asimismo, diferencias en el desempeño ejecutivo han sido relacionadas con mayores competencias sociales y un mejor rendimiento académico (Carlson & Moses, 2001; Carlson, Moses & Claxton, 2004; Rueda, Posner & Rothbart, 2005).

A nivel anatómico, el FE a sido vinculado a la actividad de la corteza prefrontal (CPF) y la corteza cingulada (ACC), entre otras regiones cerebrales. El objetivo del presente artículo, es realizar una revisión de los cambios en la actividad cortical, que han sido asociados a las mejoras en el FE durante la infancia y la adolescencia. Para tal fin, se realizará una recopilación de diversos estudios con fMRI comparativos de la performance y actividad neuronal de infantes, adolescentes y adultos, durante la ejecución de diversas tareas de FE.

Memoria de trabajo.

La memoria de trabajo (WM), ha sido caracterizada como un tipo de memoria a corto plazo, que estaría involucrada en la mantención on-line de la información y la manipulación de la misma (Baddeley, 1986). Algunos autores, han considerado a dicha función como un constructo paradigmático implicado en los procesos de control cognitivo (Hitch, 2002; Baddeley, 2003). Diversas investigaciones, han señalado que la memoria

de trabajo alcanzaría su nivel adulto de rendimiento, durante el transcurso de la adolescencia (Huizinga, Dolan & Van der Molen, 2006; Van Leijenhorst, Crone, & Van der Molen, 2007). Respecto de este punto, es importante destacar que la capacidad de mantención de la información, maduraría antes que la capacidad de manipulación de la misma (Gathercole, 2004; Conklin, Luciana, Hooper & Yarger, 2007).

A nivel anatómico-funcional, algunos estudios con sujetos adultos sanos, han asociado la WM con la actividad de regiones fronto-parietales. Entre las mismas se pueden mencionar, la corteza prefrontal dorsolateral (DLPFC) y ventro lateral (VLPFC), y la corteza parietal superior (Wager & Smith, 2003; Owen, McMillan, Laird, & Bullmore, 2005). No obstante, existen diferencias en la actividad observada en las distintas áreas, en función del tipo de información que este implicada (verbal vs. espacial) y el tipo de proceso considerado (mantenimiento vs. manipulación).

En la actualidad no existe acuerdo entre los diferentes autores, respecto de sí las funciones de mantenimiento y manipulación de la información, dependerían de la actividad de regiones neurales diferentes (Narayanan, Prabhakaran, Bunge, Christoff, Fine & Gabrieli, 2005; Wendelken, Bunge & Carter, 2008). Algunos estudios, han vinculado la capacidad de manipulación de la información, a la actividad de la DLPFC (Conklin, Luciana, Hooper & Yarger, 2007). Por otro lado, otros estudios han asociado la capacidad de mantención de la información, a la VLPFC. De esta forma, de existir una correlación entre ambos niveles de análisis (comportamental / anatómico - funcional), la DLPFC debería mostrar un patrón de maduración cortical más tardío.

Respecto de esta hipótesis, Crone, Wendelken, Donohue, Van Leijenhorst & Bunge (2006), han comparado el desempeño y la activación cortical de niños (8 y 12 años de edad) y adultos jóvenes, en tareas que implican ambos aspectos de la WM (mantenimiento-manipulación). A nivel comportamental, tales autores evidenciaron que el desempeño del grupo de infantes, era inferior a la del grupo de adultos para ambos aspectos de la WM. Asimismo, las diferencias halladas

entre ambos grupos, se acentuaban en los ensayos que requerían de la manipulación información.

Por otro lado, a nivel anatómico-funcional, dichos autores hallaron patrones similares de activación en la VLPFC izquierda, entre ambos grupos (niños-adultos). No obstante, se evidenció una activación inferior en el grupo de infantes en la DLPFC derecha, en los ensayos que demandaban manipulación de la información. Sumado a esto, se halló una correlación positiva entre la actividad de la DLPFC derecha de los infantes, y el rendimiento de los mismos, en la capacidad de manipulación de la información. De este modo, los resultados a los cuales arribaron Crone et al. (2006), apoyarían la hipótesis de una implicación diferencial de la DLPFC derecha en la capacidad de manipulación y de la VLPFC izquierda en la capacidad de mantenimiento.

No obstante, algunos estudios con fMRI, han demostrado que el aumento de la carga de información a retener en la memoria a corto plazo, tiene un efecto similar en la activación de DLPFC y la corteza parietal que las demandas de manipulación de información (Thomason, Race, Burrows, Whitfield-Gabrieli, Glover & Gabrieli, 2009; O'Hare, Lu, Houston, Bookheimer, y Sowell, 2008). Por ejemplo, Thomason et al. (2009), realizaron un estudio comparativo de la actividad cortical y el desempeño de infantes (7-12) y adultos (20-29) en test de WM espacial y verbal, con diferente carga de información a retener. Tales autores hallaron que ambos grupos (adultos-niños), exhibían patrones semejantes de activación hemisférica en función del tipo de información de la que se tratara (estímulo espacial-activación hemisferio derecho vs. estímulo verbal- activación hemisferio izquierdo). Asimismo, los infantes mostraron un número mayor de errores, al incrementarse el monto de información a retener. Sumado a esto, el aumento de la información generó en el grupo de adultos, un incremento de la actividad de regiones parietales y frontales, incluida la DLPFC. No obstante, los infantes no mostraron un aumento de la actividad de dichas regiones, frente al aumento de tal demanda. Estos resultados podrían indicar que los cambios observados en la activación de la DLPFC durante el desarrollo, podrían ser atribuibles a la capacidad para

responder a un nivel superior de dificultad en la tarea; no estando los mismos asociados al desarrollo de la capacidad de manipulación.

A fin de rechazar tal hipótesis, Jolles, Kleibeuker, Rombouts & Crone (2010) realizaron un estudio comparativo (infantes-adultos) en el cual evaluaron conjuntamente los efectos de la carga de información y la manipulación de la misma, sobre el nivel de activación cortical. Los resultados a los cuales arribaron estos autores, permitieron rechazar la hipótesis anterior, apoyando el supuesto de una activación específica de la DLPFC en tareas que demandan manipulación de la información. Asimismo, las diferencias halladas entre ambos grupos (adultos-niños) para el reclutamiento de esta región, eran específicas para las demandas de manipulación de la información. Este hallazgo sería consistente con la hipótesis de que las mejoras en la capacidad de manipulación de información observadas durante la infancia, se deberían a la maduración de la DLPFC.

Por otro lado, estos autores evidenciaron que algunos sujetos adultos, emplearon estrategias de nemotecnia en los ensayos que demandaban mayor cantidad de información a retener. Jolles et al. (2010) postularon que la utilización de tales estrategias, podría ser considerada como un tipo de manipulación de la información. Este hecho podría explicar la mayor activación de la DLPFC observada en el estudio de Thomason et al. (2009) ante una demanda elevada de elementos a retener.

En síntesis, los resultados a los cuales arribaron Jolles et al. (2010) señalarían un vínculo entre la activación de la DLPFC durante el desarrollo y la capacidad de manipulación implicada en la WM. Asimismo, tales resultados serían consistentes con una visión dual del constructor WM. Es decir, la capacidad de mantenimiento y manipulación de la información constituirían habilidades independientes, que presentarían curvas de desarrollo disociables.

Control inhibitorio.

El control inhibitorio (CI) ha sido definido como la capacidad de supresión de una respuesta a nivel motriz, afectivo o representacional. En la actualidad, coexisten diferentes tipos de tareas que han sido empleadas para evaluar dicha habilidad. Las mismas pueden ser distinguidas en función de las características del estímulo disparo -verbal (ej. simon say's) vs. no verbal (go no go/ task) -, el tipo de respuesta requerida -declarativa (stroop palabras) vs. motriz (go no go/ task)-; la clase de conflicto implicado -distracción (ej. Statue Nepsy) vs. inferencia proactiva (ej. Stroop)-, y finalmente, el tipo de proceso inhibitorio considerado, control atencional (Ej. Stroop) vs. supresión de respuestas (ej. go no go task) (Espy & Bull, 2005).

Garavan, Ross & Stein (1999) han postulado que el control inhibitorio sobre una respuesta motriz, dependería de una compleja red neural lateralizada en el hemisferio derecho. Según dicho autor, entre las principales regiones involucradas en este proceso, se encontrarían las circunvoluciones frontal media e inferior, el área frontal- límbica, la porción anterior de la ínsula y el lóbulo parietal inferior.

Algunos estudios comparativos entre la performance de niños y adultos para tareas de control inhibitorio, han revelado que los niños (8-12 años de edad) presentan un patrón de activación prefrontal diferente a los adultos para dicho tipo de tareas (Tamm, Menon & Reiss., 2002; Marsh, Zhu, Schultz, et al., 2006; Rubia, Smith, Taylor, & Brammer, 2007). Específicamente, Bunge, Dudukovic, Thomason, et al. (2002) hallaron que en las tareas de tipo "go/ no go", los adultos mostraban activación en la VLPFC, DLPFC, ACC, los lóbulos parietales superiores izquierdos, el lóbulo temporal derecho y la porción derecha del cerebelo. No obstante, el grupo de infantes evidenció una menor activación en gran parte de las regiones anteriormente mencionadas. Asimismo, en el caso de los niños en los cuales se observó un desempeño de nivel inferior, los mismos presentaban una activación en la VLPFC izquierda y una activación bilateral en la DLPFC. Por otro lado, los niños que tenían mejores

desempeños- semejante al nivel adulto- mostraban una activación bilateral en el lóbulo parietal inferior. No obstante, ninguno de ambos grupos de niños, mostraban una activación en la VLPFC derecha, región principalmente comprometida en el adecuado desempeño adulto. Tales resultados indicarían que la respuesta deficiente de niños y adolescentes en las tareas de control inhibitorio, podrían estar asociadas a un menor reclutamiento de la VLPFC derecha y de algunas regiones anatómicas asociadas a la misma.

En congruencia con tal hipótesis, Rubia, Smith, Woolley, et al. (2006) han hallado una correlación positiva entre la activación de la VLPFC derecha, el desempeño de los sujetos durante la tarea "stop signal reaction time" y la edad de los mismos.

Por otro lado, considerando la variabilidad que existe entre las diferentes tareas destinadas a evaluar CI, Rubia et al. (2006) realizaron un estudio en el cual compararon la activación cortical de adolescentes y adultos en diferentes pruebas de CI (go no go/ task, Simón dice y tareas de cambio atencional). Los resultados a los cuales arribaron revelaron que el grupo de adultos mostraba -para las tres tareas utilizadas- una mayor activación en la PFC, la ACC y el cuerpo estriado que el grupo de adolescentes. Asimismo, se observó una correlación positiva entre la edad de los sujetos y la activación de las regiones frontales y estriadas involucradas en las respectivas tareas. No obstante, la localización y lateralización precisa de las diferencias halladas entre los distintos grupos etáreos, variaba parcialmente en función de la tarea de CI en cuestión.

Como se mencionó anteriormente, los déficit en los mecanismos de control inhibitorio, han sido asociados a diferentes trastornos psicopatológicos y de la conducta (Callender, Olson, Kerr, Sameroff, 2010; Perry, Joseph, Jiang, Zimmerman, Kelly, Darna, Huettl, Dwoskin, Bardo, 2010; Kaladjian, Jeanningros, Azorin, Anton, Mazzola-Pomietto, 2010). Asimismo, el correcto desarrollo de tales procesos ha sido vinculado al desarrollo de determinadas competencias sociales y logros académicos (Clark, Pritchard, Woodward, 2010; Molfese, Molfese, Molfese, Rudasill, Armstrong, Starkey, 2010). En función de la variabilidad hallada en la actividad

cortical ante diferentes tareas, se haría necesario incrementar el número de estudios comparativos (adultos – niños), tanto en poblaciones sanas como con diversas patologías. Dichos estudios posibilitarían una comprensión más precisa de las diferentes regiones comprometidas en los diversos trastornos y las posibles estrategias terapéuticas a implementar, en función del periodo evolutivo implicado.

Atención.

En diversos estudios, Posner & Rothbart (2009) han postulado la existencia de tres sistemas de redes neurales, que se corresponderían con las funciones atencionales de alerta, orientación y ejecución. Los mismos, han sido asociados a la activación de diferentes regiones anatómicas y diversos sistemas de neuromodulación (Posner, 2007).

El sistema de alerta ha sido vinculado a la mantención del estado de alerta tónico y fásico. Esta función, se halla anatómicamente asociada a la actividad del tálamo y de la corteza cerebral frontal y parietal. Asimismo, la misma ha sido vinculada a los niveles de norepinefrina (NE) en el SNC.

Por otro lado, el sistema de orientación esta implicado en la selección de información a través de diversos inputs sensoriales. La función de orientación implica la capacidad de cambio –rápido o lento- del foco atencional. En lo relativo a las áreas cerebrales vinculadas a la misma, estas pueden diferir parcialmente conforme a la modalidad sensorial implicada. En lo referido a la función de orientación para el sistema visual se han identificado: la región superior e inferior del lóbulo parietal, los campos frontales de la visión y ciertas áreas sub-corticales (colículo superior y los núcleo pulvinar y reticular del tálamo). Por otro lado, el sistema colinérgico asentado en el prosencéfalo, desempeña un papel clave en el normal funcionamiento del sistema de orientación.

Finalmente, la red de control ejecutivo, ha sido vinculada a una serie de operaciones complejas que incluyen la capacidad de monitoreo, detección y resolución de conflictos (Posner & Rothbart, 2009). Las áreas cerebrales que han sido vinculadas a tal función son, la corteza cingulada anterior

(ACC) y la corteza prefrontal dorsolateral (DLPC). Finalmente, la atención ejecutiva ha sido asociada al funcionamiento del sistema dopaminérgico tegmental ventral (Fan, McCandliss, Sommer, Raz, Posner, 2002).

En lo referido al desarrollo de dichas redes neurales, Konrad, Neufang, Thiel, Specht, Hanisch, Fan, Herpertz-Dahlmann & Fink (2005), realizaron un estudio comparativo de la performance y actividad neural entre infantes (8 a 12 años de edad) y adultos (20 a 34 años de edad) para los tres sistemas atencionales descritos por Posner. A nivel comportamental, dichos autores hallaron que los niños presentaron mayores dificultades para el control de interferencias durante las tareas (red ejecutiva) y una menor capacidad para desenganchar la atención después de una señal no válida (red de orientación). Estas diferencias en la performance de ambos grupos (adultos- niños), se hallaban relacionadas a determinados patrones de actividad cortical.

En lo referido al sistema de alerta, Konrad et al. (2005) evidenciaron que el grupo de adultos, presentaba un patrón de activación fronto-parietal para dicha red. Esta actividad neural, se hallaba en consonancia con lo señalado por estudios previos para dicha función (Coull, Nobre, Frith, 2001; Sturm y Willmes, 2001). Asimismo, el grupo de adultos mostró –a diferencia del grupo de infantes- una mayor activación en la ACC derecha y una menor intensidad en la señal BOLD en el tronco encefálico. Por otro lado, los infantes mostraron un incremento en la actividad neuronal de la región delimitada entre la porción media del lóbulo occipital derecho, hasta la circunvolución temporal superior derecha. Tales diferencias en la actividad cerebral entre ambos grupos, estarían en con-sonancia con la hipótesis de que la actividad subcortical –y las funciones dependientes de la misma- estarían reguladas por un circuito “top-down” (Sturm and Willmes, 2001) aún inmaduro durante la infancia (Casey, Davidson, Hara, Thomas, Martinez, Galvan, Halperin, Rodriguez-Aranda, Tottenham, 2004).

Por otro lado, en relación a la función de orientación, en el grupo de adultos se observó una activación en la porción inferior de la circunvolución frontal derecha, la unión temporo-

parietal derecha, la corteza parietal superior y la corteza insular derecha. Estos hallazgos se hallaban en concordancia con estudio previos en adultos sanos para tal función (Doricchi; Macci; Silvetti & Macaluso, 2010). Por el contrario, en el grupo de infantes, se observó una activación en la circunvolución frontal superior izquierda y en el circuito estriado-insular derecho. Respecto de este hallazgo, Konrad et al. (2005) postularon que la diferencia entre grupos en los patrones de activación neural, podría ser el reflejo del estado de inmadurez de la red de orientación en los infantes.

Finalmente, en lo referido a la red de control ejecutivo, los sujetos adultos mostraron actividad en la corteza cingulada y -bilateralmente- en la corteza prefrontal dorso-lateral. El análisis estadístico comparativo entre ambos grupos (adultos-niños) reveló que, durante los ensayos con conflicto, los infantes presentaban una menor actividad en la circunvolución frontal inferior derecha y en la corteza parietal superior izquierda. Según Konrad et al. (2005) estas diferencias en la actividad indicarían un patrón aún inmaduro de actividad fronto-parietal en los infantes (Durston et al., 2002; Casey et al., 2002, 2004).

En síntesis, los resultados a los cuales arribaron Konrad et al. (2005), evidencian que los infantes presentan una performance inferior, y una actividad neural más difusa que los adultos, en las funciones de orientación y atención ejecutiva. Asimismo, estas diferencias funcionales estarían correlacionadas con un mayor volumen de sustancia gris en los lóbulos frontales, temporales y parietales en el grupo de infantes. Dicho hallazgo estaría en consonancia con la hipótesis de que durante el transcurso de la niñez y la adolescencia, ocurriría un podado en las conexiones de las áreas anteriormente mencionadas. Dicho podado, posibilitaría una transmisión más efectiva y precisa de la información. Asimismo, este refinamiento de las conexiones, conformaría el circuito focalizado y específico observado en la adultez para las diferentes funciones atencionales (O'Donnell, Noseworthy, Levine, Dennis, 2005).

Toma de decisiones.

La capacidad de toma de decisiones, ha sido caracterizada como la habilidad para elegir entre alternativas vinculadas a determinados montos desconocidos de recompensa y castigo. El Iowa Gambling Task (IGT) constituye un procedimiento paradigmático empleado para evaluar dicha capacidad (Bechara, Damasio & Damasio, 2000). Esta tarea demanda al sujeto, el aprendizaje de reglas de castigo-recompensa asociadas a las diferentes elecciones realizadas.

En sujetos adultos sanos, el óptimo desempeño en la misma, ha sido vinculado a la actividad de las redes neurales fronto-estriales. Específicamente, se ha asociado la performance en el IGT a la actividad de la amígdala, la ACC y la corteza orbito frontal (OFPC) (Bechara et al., 2000; Cohen, Heller, & Ranganath, 2005; Windmann, Kirsch, Mier, Stark, Walter, Gunturkun, et al., 2006).

Numerosos estudios han indicado que los niños entre 6 y 12 años de edad, realizan un mayor número de elecciones desventajosas que los adultos en el IGT (Crone & van der Molen, 2004; Crone, Vendel, & Van der Molen, 2003). Durante el transcurso de la adolescencia los sujetos mejorarían su performance en esta tarea. Es decir, adquirirían la capacidad de reconocer las contingencias asociadas a sus elecciones y regularían su comportamiento conforme a estas. No obstante, el nivel de performance adulto sería alcanzado recién entre los 18 y 22 años de edad (Hooper, Luciana, Conklin & Yarger, 2004).

Estudios comparativos de la performance y actividad neural de infantes, adultos y adolescentes, han señalado que en la toma de decisiones riesgosas, los adolescentes mostrarían un menor reclutamiento de las regiones de la PFC asociadas al control cognitivo. Es decir, este grupo etario presentaría una menor activación de la VLPFC y de la ACC (Eshel, Nelson, Blair, Pine, & Ernst, 2007). Asimismo, en tareas en las cuales existe una señalización del monto de recompensa, los adolescentes (12-17) mostrarían un incremento en la actividad del núcleo acumbens en los casos en que la magnitud del refuerzo es elevada (Galvan, Hare, Parra,

Penn, Voss, Glover, et al., 2006). Tales resultados indicarían que la mayor propensión a la realizar conductas riesgosas durante la adolescencia, podría residir en una mayor actividad de los circuitos límbico-estriados vinculados al sistema de recompensa. Asimismo, algunos autores han postulado que los cambios en la actividad hormonal durante este periodo, podrían ser la causa de las variaciones en la actividad neural de tales regiones (Nelson, Leibenluft, McClure, & Pine, 2005).

Sin embargo, aún existen muchas discrepancias entre los diferentes autores respecto de las zonas neurales específicas que estarían asociadas a las conductas de riesgo en adolescentes. Algunos estudios comparativos de la performance de niños (9-12 años) y adultos en tareas de toma de decisiones, han indicado que la misma sería semejante entre ambos grupos (Van Leijenhorst et al., 2006). Asimismo, ambos grupos tendrían patrones de actividad cortical semejantes durante la estimación del riesgo previa a sus elecciones. No obstante, el grupo de infantes presentaría una mayor activación de la ACC que el grupo de adultos en los ensayos que implicarían una decisión de mayor riesgo. Dado que la actividad de la ACC ha sido vinculada a la detección de conflictos, Van Leijenhorst et al. (2006), conjeturaron que estas diferencias podrían indicar un mayor esfuerzo de los infantes en el control de las elecciones asociadas a mayor riesgo. En síntesis, los niños podrían presentar un mayor reclutamiento cortical que el grupo de adultos dependiendo de las características de la tarea.

Por otro lado, si bien Galvan et al. (2006) informaron que los adolescentes presentaban una mayor activación del núcleo acumbens que los adultos en la anticipación de refuerzos de mayor valor; no obstante, Bjork et al. (2004) evidenciaron que los adolescentes no reclutaban dicha región cuando el refuerzo estaba asociado a la ganancia de dinero. Finalmente, Galvan et al. (2006) -en contraposición a lo señalado por la bibliografía- informaron que tanto los niños como los adolescentes, presentaban una mayor activación de la corteza orbito frontal (OPFC) que los adultos en el IGT.

Las aparentes incongruencias entre los resultados de las diferentes investigaciones, podrían fundarse en que la

activación de las diferentes redes neurales es altamente dependiente de las características de las tareas en cuestión. Más allá de las divergencias entre los distintos autores, los diferentes estudios señalarían que los déficit en la capacidad de toma de decisiones residirían en un desbalance entre la actividad de las regiones involucradas en el comportamiento de recompensa (Ej. núcleo acumbens) y las regiones corticales involucradas en la regulación cognitiva (OFPC, VLPFC, ACC).

Conclusión.

Numerosas investigaciones han señalado que el refinamiento de las conexiones neuronales de las regiones frontales, parietales y el estriado, posibilitarían mejoras en la capacidad de memoria de trabajo, atención, control inhibitorio y toma de decisiones durante la niñez y la adolescencia.

El desarrollo en dichos patrones de activación cortical, se caracterizan por un cambio desde una activación difusa a una actividad focalizada y específica (Durston, Davidson, Tottenham, Galvan, Fossella & Casey, 2006). Asimismo, dicho desarrollo avanza desde la actividad de regiones posteriores, hacia la integración de zonas corticales anteriores (Brown, Petersen & Schlaggar, 2006; Rubia et al, 2006). Por otro lado, es importante mencionar que los cambios en los patrones de actividad cortical variarían en función de la tarea, las edades que se examinan, y la región del cerebro de la que se trate (Brown, Lugar, Coalson, Miezin, Petersen & Schlaggar, 2005; Brown, Petersen & Schlaggar, 2006; Rubia et al., 2006; Scherf., Sweeney & Luna, 2006).

Numerosas investigaciones, han vinculado diversos trastornos psicopatológicos y del comportamiento, con déficit en el desempeño ejecutivo. El estudio del desarrollo del FE a diferentes niveles de análisis, podría facilitar la comprensión de las alteraciones específicas presentes en cada patología. Asimismo, el conocimiento de los procesos básicos implicados en cada trastorno, facilitaría el diseño de abordajes terapéuticos de mayor precisión y efectividad.

Por otro lado, algunos trabajos han señalado que las lesiones en la CPF durante la infancia, tendrían un impacto

cognitivo mayor que el daño de la misma durante periodos más tardíos del desarrollo (Eslinger, Flaherty-Craig & Benton, 2004). No obstante, aún no existe claridad sobre los diferentes periodos sensibles de desarrollo y recuperación funcional de tales áreas. De este modo, el estudio de la plasticidad cortical de tales regiones, constituye una prioridad en el campo de la neurociencia cognitiva del desarrollo. El reconocimiento de dichos periodos sensibles, facilitará el diseño de estrategias preventivas y terapéuticas destinadas a favorecer el desarrollo pleno e integral de los individuos.

Referencias.

- Baddeley, A. (1986). *Working memory*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Baddeley, A. (2003). Working memory: looking back and looking forward. *Nature reviews.Neuroscience*, 4, 829-839.
- Bechara, A., Damasio, H., & Damasio, A. R. (2000). Emotion, decision making and the orbitofrontal cortex. *Cerebral Cortex*, 10(3), 295-307.
- Biederman J., Petty C.R., Wozniak J., Wilens T.E., Fried R., Doyle A., Henin A, Bateman C, Evans M, Faraone SV. (2010). Impact of executive function deficits in youth with bipolar I disorder: A controlled study. *Psychiatry Research*, Sep. 22.
- Bjork, J.M., Knutson, B., Fong, G. W., Caggiano, D. M. Bennett, S. M., & Hommer, D. W. (2004). Incentive-elicited brain activation in adolescents: Similarities and differences from young adults. *Journal of Neuroscience*, 24, 1793-1802.
- Brown, T.T., Lugar, H.M., Coalson, R.S., Miezin, F.M., Petersen, S.E., and Schlaggar, B.L. (2005). Developmental changes in human cerebral functional organization for word generation. *Cerebral Cortex*, 15(3), 275-90.
- Brown, T. T., Petersen, S. E., and Schlaggar, B. L. (2006). Does human functional brain organization shift from diffuse to focal with development? *Dev Sci*, 9(1), 9-11.
- Bunge, S. A., Dudukovic, N. M., Thomason, M. E. et al. (2002). Immature frontal lobe contributions to cognitive control in children: evidence from fMRI. *Neuron*, 33(2), 301-11.
- Callender K.A., Olson S.L., Kerr D.C., Sameroff A.J. (2010). Assessment of cheating behavior in young school-age children: distinguishing normative behaviors from risk markers of externalizing psychopathology. *Journal of Clinical Child & Adolescent Psychology*, 39(6), 776-88.
- Carlson, S., & Moses, L. (2001). Individual differences in inhibitory control and children's theory of mind. *Child Development*, 72, 1032- 1053.
- Carlson, S., Moses, L., & Claxton, L. (2004). Individual differences in executive functioning and theory of mind: An investigation of inhibitory control and planning ability. *Journal of Experimental Child Psychology*, 87, 299-319.
- Casey, B.J., Thomas, K.M., Davidson, M.C., Kunz, K., Franzen, P.L. (2002). Dissociating striatal and hippocampal function developmentally with a stimulus-response compatibility task. *The Journal of Neuroscience*, 22, 8647- 8652.
- Casey, B.J., Davidson, M.C., Hara, Y., Thomas, K.M., Martinez, A., Galvan, A., Halperin, J.M., Rodriguez-Aranda, C.E., Tottenham, N. (2004). Early development of subcortical regions involved in non-cued attention switching. *Dev. Sci*, 7, 534- 542.
- Clark C.A., Pritchard V.E., Woodward L.J. (2010). Preschool executive functioning abilities predict early mathematics achievement. *Developmental Psychology*, 46(5),1176-91.
- Cohen, M. X., Heller, A. S., & Ranganath, C. (2005). Functional connectivity with anterior cingulate and orbitofrontal cortices during decision-making. *Cognitive Brain Research*, 23(1), 61-70.
- Conklin, H. M., Luciana, M., Hooper, C. J., & Yarger, R. S. (2007). Working memory performance in typically developing children and adolescents: behavioral evidence of protracted frontal lobe development. *Developmental Neuropsychology*, 31, 103-128.
- Crone, E. A., & van der Molen, M. W. (2004). Developmental changes in real life decision making: Performance on a gambling task previously shown to depend on the ventromedial prefrontal cortex. *Developmental Neuropsychology*, 25, 251-279.
- Crone, E. A., Wendelken, C., Donohue, S., van Leijenhorst, L., Bunge, S. A. (2006). Neurocognitive development of the ability to manipulate information in working memory. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 103(24), 9315-20.
- Crone, E. A., Vendel, I., & Van der Molen, M. W. (2003). Decision-making in disinhibited adolescents and adults: Insensitivity to future consequences or driven by immediate reward? *Personality and Individual Differences*, 35, 1625-1641.
- Coull, J.T., Nobre, A.C., Frith, C.D. (2001). The noradrenergic alpha2 agonist clonidine modulates behavioural and neuroanatomical correlates of human attentional orienting and alerting. *Cerebral Cortex*, 11, 73-84.
- Doricchi F., Macci E., Silvetti M. and Macaluso E. (2010). Neural Correlates of the Spatial and Expectancy Components of Endogenous and Stimulus-Driven Orienting of Attention in the Posner Task. *Cerebral Cortex*, 20(7), 1574-85.
- Durston, S., Davidson, M. C., Tottenham, N. Galvan, J. S., Fossella J.A. and Casey B.J. (2006). A shift from diffuse to focal cortical activity with development. *Dev Sci*, 9(1), 1-8.
- Durston, S., Thomas, K.M., Yang, Y., Ulug, A.M., Zimmerman, R.D., Casey, B.J. (2002). A neural basis for the development of inhibitory control. *Dev. Sci*, 5, F9-F16.
- Eslinger, P. J., Flaherty-Craig, C. V., and Benton, A. L. (2004). Developmental outcomes after early prefrontal cortex damage. *Brain and Cognition*, 55(1), 84-103.
- Espy, K. A., & Bull, R. (2005). Inhibitory processes in young children and individual variation in short-term memory. *Developmental Neuropsychology*, 28, 669-688.
- Eshel, N., Nelson, E. E., Blair, R. J., Pine, D. S., & Ernst, M. (2007). Neural substrates of choice selection in adults and adolescents: Development of the ventrolateral prefrontal and anterior cingulate cortices. *Neuropsychologia*, 45, 1270-1279.
- Fan, J., McCandliss, B.D., Sommer, T., Raz, M., Posner, M.I. (2002). Testing the efficiency and independence of attentional networks. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14, 340-347.
- Galvan, A., Hare, T., Voss, H., Glover, G., & Casey, B. J. (2007). Risk-taking and the adolescent brain: Who is at risk? *Developmental Science*, 10, F8-F14.
- Galvan, A., Hare, T. A., Parra, C. E., Penn, J., Voss, H., Glover, G., et al. (2006). Earlier development of the accumbens relative to orbitofrontal cortex might underlie risk-taking behavior in adolescents. *Journal of Neuroscience*, 26, 6885-6892.
- Garavan, H., Ross, T. J., and Stein, E. A. (1999). Right hemispheric dominance of inhibitory control: an event-related functional MRI study. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 96(14), 8301-6.
- Gathercole, S. E. (2004). Working memory and learning during the school years. *Proceedings of the British Academy*, 125, 365-380.

- Hitch, G. J. (2002). Developmental changes in working memory: a multicomponent view. In P. Graf & N. Ohta (Eds.), *Lifespan development of human memory* (pp. 15-37). Cambridge, MA: MIT Press.
- Hooper, C. J., Luciana, M., Conklin, H. M., & Yarger, R. S. (2004). Adolescents' performance on the iowa gambling task: Implications for the development of decision making and ventromedial prefrontal cortex. *Developmental Psychology*, 40, 1148-1158.
- Huizinga, M., Dolan, C. V., & van der Molen, M. W. (2006). Age-related change in executive function: developmental trends and a latent variable analysis. *Neuropsychologia*, 44, 2017-2036.
- Jolles, D.D., Kleibeuker, S.W., Rombouts, S.A.R.B. & Crone, E.A. (In press) Developmental Differences in Prefrontal Activation During Working Memory Maintenance and Manipulation for Different Memory Loads. *Developmental Science*.
- Kaladjian A, Jeanningros R, Azorin JM, Anton JL, Mazzola-Pomietto P. (2010). Impulsivity and neural correlates of response inhibition in schizophrenia. *Psychological Medicine*, 21, 1-9.
- Konrad K, Neufang S, Thiel CM, Specht K, Hanisch C, Fan J, Herpertz-Dahlmann B, and Fink GR (2005) Development of attentional networks: An fMRI study with children and adults. *NeuroImage*, 28, 429 – 439.
- Marsh, R., Zhu, H., Schultz, R. T., et al. (2006). A developmental fMRI study of self-regulatory control. *Human Brain Mapping*, 27, 848-63.
- Molfese VJ, Molfese PJ, Molfese DL, Rudasill KM, Armstrong N, Starkey G. (2010). Executive Function Skills of 6 to 8 Year Olds: Brain and Behavioral Evidence and Implications for School Achievement. *Contemporary Educational Psychology*, 35(2), 116-125.
- Narayanan, N. S., Prabhakaran, V., Bunge, S. A., Christoff, K., Fine, E. M., & Gabrieli, J. D. E. (2005). The role of the prefrontal cortex in the maintenance of verbal working memory: An event-related fMRI analysis. *Neuropsychology*, 19, 223-232.
- Närhi V, Lehto-Salo P, Ahonen T, Marttunen M. (2010). Neuropsychological subgroups of adolescents with conduct disorder. *Scandinavian Journal of Psychology*, 1, 51(3), 278-84.
- Nelson, E. E., Leibenluft, E., McClure, E. B., & Pine, D. S. (2005). The social re-orientation of adolescence: A neuroscience perspective on the process and its relation to psychopathology. *Psychological Medicine*, 35, 163-174.
- O'Donnell, S., Noseworthy, M.D., Levine, B., Dennis, M. (2005). Cortical thickness of the frontopolar area in typically developing children and adolescents. *NeuroImage*, 24, 948- 954.
- O'Hare, E. D., Lu, L. H., Houston, S. M., Bookheimer, S. Y., & Sowell, E. R. (2008). Neurodevelopmental changes in verbal working memory load-dependency: An fMRI investigation. *NeuroImage*, 42, 1678-1685.
- Owen, A. M., McMillan, K. M., Laird, A. R., & Bullmore, E. (2005). N-back working memory paradigm: a meta-analysis of normative functional neuroimaging studies. *Human Brain Mapping*, 25, 46-59.
- Perry JL, Joseph JE, Jiang Y, Zimmerman RS, Kelly TH, Darna M, Huettl P, Dvoskin LP, Bardo MT (2010). Prefrontal cortex and drug abuse vulnerability: Translation to prevention and treatment interventions. *Brain Research Reviews*, Sep 15.
- Posner M. (2007). *Evolution and Development of Self-Regulation*. Dept. Of Anthropology, The American Museum of Natural History.
- Posner MI & Rothbart M. (2009). Toward A Physical Basis of Attention and Self Regulation. *Physics of Life Reviews*, 6(2), 103-120.
- Rueda MR, Posner MI, Rothbart MK. (2005). The development of executive attention: contributions to the emergence of self-regulation. *Developmental Neuropsychology*, 28(2), 573-94.
- Rubia, K., Smith, A. B., Woolley, J., et al. (2006). Progressive increase of frontostriatal brain activation from childhood to adulthood during event-related tasks of cognitive control. *Human Brain Mapping*, 27(12), 973-93.
- Rubia, K., Smith, A. B., Taylor, E., Brammer, M. (2007). Linear age-correlated functional development of right inferior fronto-striato-cerebellar networks during response inhibition and anterior cingulate during error-related processes. *Human Brain Mapping*, 28(11), 1163-77.
- Scherf, K. S., Sweeney, J. A., Luna, B. (2006). Brain basis of developmental change in visuospatial working memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(7), 1045-58.
- Sturm, W., Willmes, K. (2001). On the functional neuroanatomy of intrinsic and phasic alertness. *NeuroImage*, 14, 76- 84.
- Tamm, L., Menon, V., and Reiss, A. L. (2002). Maturation of brain function associated with response inhibition. *J Am Acad Child Adolesc Psychiatry*, 41(10), 1231-8.
- Thomason, M. E., Race, E., Burrows, B., Whitfield-Gabrieli, S., Glover, G. H., & Gabrieli, J. D. (2009). Development of spatial and verbal working memory capacity in the human brain. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 21, 316-332.
- Van den Bos, W., Guroglu, B., van den Bulk, B. G., Rombouts, S. A., & Crone, E. A. (2009). Better than expected or as bad as you thought? The neurocognitive development of probabilistic feedback processing. *Frontiers in human neuroscience*, 3, 52.
- Van Leijenhorst, L., Crone, E. A., and Bunge, S. A. (2006). Neural correlates of developmental differences in risk estimation and feedback processing. *Neuropsychologia*, 44(11), 2158-70.
- Van Leijenhorst L., Crone, E. A. & Van der Molen. (2007). Developmental trajectories for object and spatial working memory: A psychophysiological analysis. *Child Development*, 78, 987-1000.
- Wager, T. D., & Smith, E. E. (2003). Neuroimaging studies of working memory: a metaanalysis. *Cognitive, affective & behavioral neuroscience*, 3, 255-274.
- Wendelken, C., Bunge, S. A., & Carter, C. S. (2008). Maintaining structured information: an investigation into functions of parietal and lateral prefrontal cortices. *Neuropsychologia*, 46, 665-678.
- Windmann, S., Kirsch, P., Mier, D., Stark, R., Walter, B., Gunturkun, O., et al. (2006). On framing effects in decision making: Linking lateral versus medial orbitofrontal cortex activation to choice outcome processing. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 18(7), 1198-1211.