

Neural mechanisms of cognitive control / *Mecanismos neurales de control cognitivo*

Ana F. Palenciano, Paloma Díaz-Gutiérrez, Carlos González-García & María Ruz

To cite this article: Ana F. Palenciano, Paloma Díaz-Gutiérrez, Carlos González-García & María Ruz (2017) Neural mechanisms of cognitive control / *Mecanismos neurales de control cognitivo*, Studies in Psychology, 38:2, 311-337, DOI: [10.1080/02109395.2017.1305060](https://doi.org/10.1080/02109395.2017.1305060)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/02109395.2017.1305060>



Published online: 28 Apr 2017.



Submit your article to this journal [↗](#)



Article views: 348



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)



Citing articles: 1 View citing articles [↗](#)



Neural mechanisms of cognitive control / *Mecanismos neurales de control cognitivo*

Ana F. Palenciano, Paloma Díaz-Gutiérrez, Carlos González-García,
and María Ruz

Universidad de Granada

(Received 15 September 2016; accepted 27 December 2016)

Abstract: Understanding the neural basis of cognitive control is a central issue in cognitive neuroscience, given its core importance for the flexibility that characterizes human behaviour. This review integrates the main findings in the field, underscoring the role of fronto-parietal regions in both proactive (representing tasks in anticipation to prepare the system for action) and reactive (detecting and resolving conflicts in processing) control. In addition, we review the dynamics of interaction between these areas and other brain regions in the range of slow frequencies. Finally, we highlight central questions in the field that have yet to be answered.

Keywords: proactive control; reactive control; cortical dynamics; Multiple Demand Network

Resumen: Los procesos de control son centrales para la flexibilidad que caracteriza al comportamiento humano, y por ello, conocer sus bases neurales es una cuestión central en la neurociencia cognitiva. Esta revisión integra los hallazgos principales obtenidos en el campo, enfatizando el papel de una red fronto-parietal, cuyas regiones desempeñan cómputos tanto de carácter proactivo (representando anticipatoriamente aspectos de la tarea que preparan al sistema para la acción) como reactivos (detectando y resolviendo conflictos en el procesamiento). De igual forma, se exponen las dinámicas de interacción entre estas áreas y otras regiones cerebrales que tienen lugar principalmente en el rango de frecuencias lentas. Por último, se señalan preguntas centrales en el ámbito que aún no han obtenido respuesta en la investigación.

Palabras clave: control proactivo; control reactivo; dinámicas corticales; Red de Múltiple Demanda

Our adaptation to different and ever-changing environments responds largely to an ability to guide our behaviour according to goals, especially in novel situations or

English version: pp. 311–322 / *Versión en español:* pp. 323–334

References / *Referencias:* pp. 334–337

Translated from Spanish / *Traducción del español:* Liza D’Arcy (Translation Editing by the authors / *Corrección de la traducción por los autores*)

Authors’ Address / *Correspondencia con los autores:* María Ruz, Universidad de Granada, Centro de Investigación Mente, Cerebro y Comportamiento, Campus de Cartuja, s/n, 18071 Granada, España. E-mail: mruz@ugr.es

those that trigger significant but ineffective action plans (Norman & Shallice, 1986). Underlying this ability are cognitive control processes (or *control* processes from here onwards), which comprise the mechanisms that articulate human executive functions. Psychology and cognitive neuroscience seek to describe and explain them, as well as to understand their neural bases.

The question of how the brain supports control has been studied at different levels of analysis ranging from the most microscopic level, which explores the operation of neural assemblies, to macroscopic neural networks and their dynamics. Diverse evidence suggests that cognitive functions such as control are implemented in sets of regions, or networks, where each area carries out specific computations (Posner & Petersen, 1990). The development of neuroimaging techniques (such as functional magnetic resonance imaging) and sophisticated analysis strategies (e.g., multi-voxel pattern analysis), together with the study of the dynamics of interaction between regions (employing electro or magnetoencephalography) have advanced our knowledge in this field.

However, consensus on the definition and scientific taxonomy of cognitive control is elusive. For instance, its partial overlap with the construct of attention reflects these difficulties. While some theoretical models conceptualize control as one of three attentional functions (Posner & Petersen, 1990), others associate this construct with brain regions that maintain task goals and bias activity in relevant information processing areas, where the selection associated with attention takes place (Desimone & Duncan, 1995). Other theoretical frameworks on cognitive control propose a more complex picture by adding a temporal dimension. In this line, Braver (2012) proposed the existence of two control modes: proactive, underlying preparatory adjustments that occur prior to a demanding situation; and reactive, related to the resolution of demands as they arise. In the current article, we review the key findings of these models. First we provide a description of the control networks in the human brain, and then we detail the structures involved in its proactive and reactive operations together with their underlying dynamics.

Brain networks of control

In 1990, Posner and Petersen published a seminal review of early studies on the anatomical basis of control processes in the human brain. This review not only laid the theoretical basis for subsequent studies of attention and control, but made a key proposal of the network underlying control in the brain, the Anterior Attentional System or Executive Control Network. This network presented attributes associated with controlled processing according to classical theoretical models (e.g., capacity limits or access of information to consciousness; Norman & Shallice, 1986). Thus, this network was initially associated with focal attention (characterized by target detection), as opposed to the Posterior Attention Network, related to the spatial orienting of attention.

Posner and Petersen (1990) located control processes in two structures: the anterior cingulate and prefrontal cortices (ACC and PFC respectively, shown in

Table 1, along with the acronyms for other brain regions mentioned throughout the text). Further research has extended the number of regions involved and clarified their roles, describing the control signals they process. One of the most significant contributions is the proposal by Dosenbach et al. (Dosenbach, Fair, Cohen, Schlaggar, & Petersen, 2008), which distinguishes two networks of executive control. First, a fronto-parietal network is associated with fast, phasic processes of adjustment such as the start of tasks and the commission of errors. Second, a cingulo-opercular network would be at the base of slow or tonic control, keeping the task goals and rules active over prolonged time periods. In addition to describing the key role of other regions in control, this proposal emphasizes the importance of temporal dynamics (phasic vs. tonic) in the functions implemented by each system. It also allows the prediction of how these two systems interact with each other and with incoming stimuli: both exert a top-down influence on processing, but their connections with the cerebellum also allow continuous bottom-up access to information, as well as interaction between the two networks.

Table 1. Index of the acronyms used to designate the different brain regions.

Acronyms	Brain region
ACC	Anterior cingulate cortex
aI/FO	Anterior insula/frontal operculum
aPFC	Anterior prefrontal cortex
dACC	Dorsal anterior cingulate cortex
IFJ	Inferior frontal junction
IFS	Inferior frontal sulcus
IPS	Intraparietal sulcus
LPFC	Lateral prefrontal cortex
PFC	Prefrontal cortex
pre-SMA	Pre-supplementary motor area
RLPFC	Rostrolateral prefrontal cortex
VLPFC	Ventrolateral prefrontal cortex
vmPFC	Ventromedial prefrontal cortex

The role of a fronto-parietal network in control processes together with regions such as the insula and ACC has also been described by other models such as the Multiple Demand Network (MDN), proposed by Duncan (2010). This theory defines the computations underlying control, emphasizing its role in the assembly of subtasks through structured mental programmes (Duncan, 2010). In this sense, the control network fulfils three main objectives: (1) it represents the specific content of the current cognitive goal; (2) it quickly reorganizes resources according to changes in mental status; and (3) it separates successive subtasks in a distinctive fashion. Although in Duncan's model the dissociation at a neural level of proactive and reactive control is not as straightforward as Dosenbach suggests, the involvement of the set of areas that compose the MDN in contexts of high

cognitive demand is clear (see [Figure 1](#)). Specific regions include the inferior frontal sulcus (IFS), the rostrolateral prefrontal cortex (RLPFC), the anterior insula/frontal operculum (aI/fO), the ACC, the pre-supplementary motor area (pre-SMA) and the intraparietal sulcus (IPS). In addition, these areas are also active during tests of fluid intelligence.

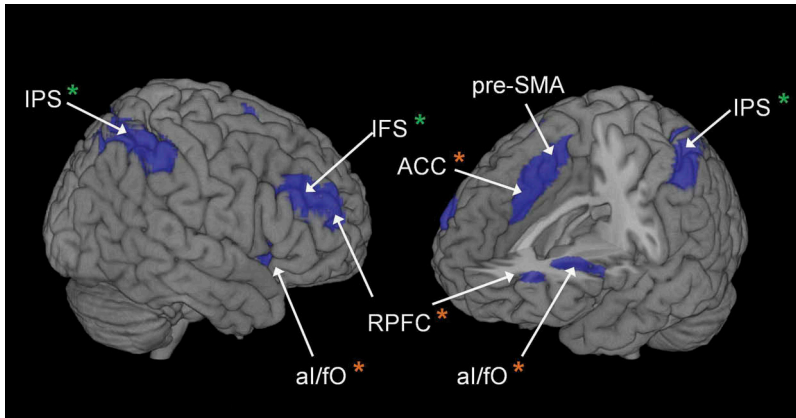


Figure 1. Multiple Demand Network (Duncan, 2010; in imaging.mrc-cbu.cam.ac.uk/imaging/MDsystem). The anterior cingulate cortex (ACC), rostrolateral prefrontal cortex (RLPFC) and the anterior insula/frontal operculum (aI/fO) comprise the cingulo-opercular system, and the intraparietal sulcus (IPS), and the inferior frontal sulcus (IFS) are part of the fronto-parietal network (orange and green asterisks, respectively; Dosenbach et al., 2008).

Data from the study of the brain at rest (in the absence of a task) also support the view that the areas mentioned above do indeed comprise a functional network. In this sense, Fox et al. (2005) proposed a Task-Positive Network. This network presents extensive overlap with the MDN and shows synchrony in the activity fluctuations of its nodes at rest, which indexes functional communication. On the other hand, recent studies support its subdivision into the two components (fronto-parietal and cingulo-opercular) proposed by Dosenbach. Crittenden, Mitchell, and Duncan (2016) showed that functional connectivity is greater within each subcomponent of the network than among them, and also that the information encoded in each region differs depending on the system to which it belongs.

Finally, it is important to highlight the significance of other structures beyond the MDN. For example, the Default Mode Network (DMN; Raichle et al., 2001), anchored in the ventromedial prefrontal cortex (vmPFC) and the precuneus, is frequently deactivated during cognitive tasks. This DMN has been associated with functions that differ from external control processes, such as *mind-wandering*. However, its active role, along with the hippocampus, has recently been evidenced when large changes in cognitive context are required (Crittenden, Mitchell, & Duncan, 2015). On the other hand, the continuous interaction between

the basal ganglia and the PFC appears to underlie the acquisition of complex goal-directed behaviours (Buschman & Miller, 2014). Similarly, some of the models already mentioned highlight the role of areas such as the thalamus or the cerebellum (e.g., Dosenbach et al., 2008).

In short, the evidence obtained so far agrees on the importance of a number of structures in cognitive control. Once identified, unravelling their function is crucial. To this end, in the following paragraphs we describe the current literature on this matter, beginning with processes related to the proactive control of behaviour.

Proactive control in the brain

Humans can prepare in advance by applying control in a proactive manner. To do this, we encode the relevant aspects of the task in advance and maintain them in an active state (Sakai, 2008). In terms of processes, this relates to the representation of an abstract and global task set and the activation of the specific rules that compose it (Rubinstein, Meyer, & Evans, 2001). In addition, motor preparation and inhibition of irrelevant responses also take place. All this relates to the selective activation of perceptual and motor processes, which improves subsequent performance (Miller & Cohen, 2001).

The study of this phenomenon employs paradigms that specify certain aspects of the behaviour that will be demanded; one of the best-known examples is using cues to instruct the task to be performed on a subsequent stimulus (e.g., Monsell, 2003). The time interval often introduced between cue and target stimulus allows participants to prepare in advance. The brain activity generated by the cue and maintained throughout the interval allows us to study the role of different regions in proactive control.

Prefrontal cortex and the representation of the task set

The PFC is crucial to the anticipatory representation of task sets, that is, the mental models of the task that include the relevant stimuli and responses, the rules that bind them, and the consequences of executing the actions (Sakai, 2008). This complex representation biases the activation in other structures related to more modular task-relevant computations (Miller & Cohen, 2001).

Specifically, the lateral prefrontal cortex (LPFC) frequently shows activity related to the coding and maintenance of rules (e.g., Brass & von Cramon, 2004), which can be decoded before implementation (Reverberi, Gorgen, & Haynes, 2012). Importantly, the accuracy of this decoding correlates with performance, and it is modified by factors such as motivation (Etzel, Cole, Zacks, Kay, & Braver, 2016). All this indicates that these processes are of a preparatory nature and exert a clear impact on behaviour.

As we move rostrally in the PFC towards the anterior prefrontal cortex (aPFC), the representations become more abstract, and strategies and intentions are also encoded (Haynes et al., 2007). Both the lateral and the medial portions of the

aPFC have been related to these processes, although the latter (not part of control networks such as the MDN) has recently accumulated the most evidence in this regard (e.g., Landsiedel & Gilbert, 2015). However, the lateral portion of the aPFC participates as well (Momennejad & Haynes, 2013), and also plays an important role in coordinating the activation of LPFC regions during preparation (Sakai & Passingham, 2006). In short, these data as a whole can be interpreted in terms of a gradient along the rostro-caudal axis in the PFC (Figure 2): anterior

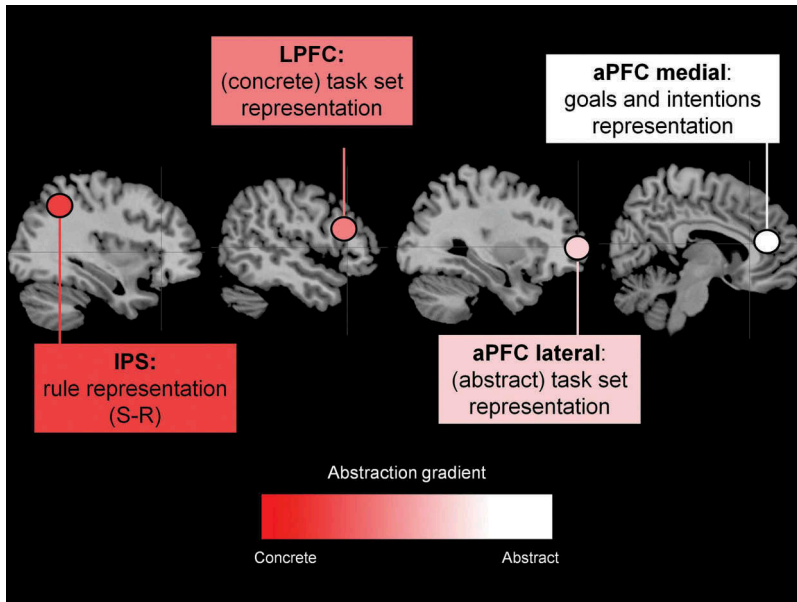


Figure 2. Possible interpretation of the proactive control processes in terms of a rostro-caudal gradient of abstraction (Koechlin et al., 2003). The gradient moves from the left (more specific, in red) to the right (more abstract, in white), indicating both the underlying representations and the associated brain regions. IPS: Intraparietal sulcus; LPFC: Lateral prefrontal cortex; aPFC: Anterior prefrontal cortex.

regions represent more abstract content and exercise control over posterior areas (e.g., Koechlin, Ody, & Kouneiher, 2003).

It is also important to emphasize the role of a functionally distinguishable area in the caudal part of the PFC: the inferior frontal junction (IFJ). Several meta-analyses indicate that it is responsible for updating the task set when demands change (e.g., Brass, Derrfuss, Forstmann, & von Cramon, 2005), which is a central aspect of cognitive flexibility.

Role of parietal cortex during preparation

The intraparietal sulcus (IPS) is frequently involved in proactive control. Its role in sensorimotor integration has fostered its association with the representation of

specific rules linking stimuli and responses (Brass & von Cramon, 2004). If we extend the rostro-caudal gradient to the parietal cortex, the IPS would specify the more abstract task set represented in anterior regions of the frontal cortex (see Figure 2). In support of this idea, the disruption of the IPS with transcranial magnetic stimulation specifically affects the reconfiguration of action rules (Muhle-Karbe, Andres, & Brass, 2014).

However, the proactive role of the parietal cortex is not yet clear. Its involvement in task-cueing experiments is often very similar to that of the LPFC, which makes it difficult to dissociate both areas (Crone, Wendelken, Donohue, & Bunge, 2006). There is also evidence that the key to prepare for highly complex tasks is precisely the synergy between these two regions (that is, the operation of the frontoparietal network as a unit; Cole et al., 2013). On the other hand, other results show that in certain situations the IPS is the only region that encodes the task set, even when this includes rather abstract contextual information (Wisniewski, Reverberi, Momennejad, Kahnt, & Haynes, 2015). All this points to the need to refine experimental designs and to interpret with caution the data obtained from this region.

The presupplementary motor area

The presupplementary motor area (pre-SMA) has been associated, in this context, with two different functions. On the one hand, it may support unspecific preparatory processes: for example, when two consecutive signals are presented before the stimulus, the pre-SMA activates to encode them both, regardless of whether they indicate the same or different tasks (Brass & von Cramon, 2004). On the other hand, it has also been involved in the inhibition of responses or previously relevant contingencies (Crone et al., 2006). However, it is also possible to decode specific aspects of the task set using multivoxel activity patterns from this area (Crittenden et al., 2016). Hence, it is possible that, as occurs with the parietal cortex, this region performs various preparatory processes, depending on the characteristics of the situation. Its precise role in each situation could be determined by the abstract representations of context that orchestrate the networks involved in the task and the dynamics of their interactions (see below).

The cingulo-opercular network: a comprehensive system for proactive control

The network comprising the anterior cingulate and insula/frontal operculum (ACC and aI/fO, respectively) shows, in addition to transient responses to cues and errors, activity sustained over prolonged periods of time (Dosenbach et al., 2008). This could underlie the maintenance of task sets that endure over time, thus freeing demands of reactive control.

However, there is no clear evidence that these regions encode the task to be performed at these slower time scales. Although they represent the rules to implement in a transient manner, a more discernible pattern is found in frontoparietal areas (Crittenden et al., 2016). This may indicate that the role of cingulo-opercular regions in proactive control is more general: sustained activity may

establish a ‘control mode’, in terms of a highly abstract strategy common to demanding tasks. However, there is conflicting evidence. For example, a recent meta-analysis suggests that the functional pattern of this network is indistinguishable from that associated with the fronto-parietal network (Anderson, Kinnison, & Pessoa, 2013). Hence, characterizing the information implemented by the cingulo-opercular system is one of the key questions in the current research scenario of proactive control.

Reactive control in the brain

As introduced above, control mechanisms not only prepare the system in advance, but also make adjustments adaptively during the execution of the task. This happens when we are faced with events that generate conflict in information processing, usually by the simultaneous activation of incompatible action tendencies (Botvinick, Braver, Barch, Carter, & Cohen, 2001). These reactive processes have been studied using paradigms of interference, such as the Stroop (Stroop, 1935) or Flanker (Eriksen & Eriksen, 1974) tasks. In these types of paradigms, irrelevant dimensions of stimuli are associated with preponderant or automatic responses that can be incongruent and interfere with proper actions.

Thus, reactive control involves two mechanisms, one for conflict detection and another one for conflict resolution (Botvinick et al., 2001). In addition, the task set that guides preparatory processes should also be active during task execution. Nonetheless, we will focus on the mechanisms of conflict detection and resolution, as they are the hallmark of reactive control.

Conflict detection

Regarding the first of these processes, multiple sources of evidence agree on the relevance of the ACC, especially its dorsal portion (dACC), as a region key for conflict detection (e.g. Botvinick et al., 2001; Shenhav, Botvinick, & Cohen, 2013). However, there have been different perspectives about the specific computations or mechanisms underlying this region.

One proposal was that the ACC is responsible for processing errors (Holroyd & Coles, 2002). This hypothesis was supported by the electroencephalographic potential termed Error Related Negativity (ERN), which has been located in the ACC and appears at the commission of errors. Subsequently, it was proposed that the ACC may not exactly detect errors per se, but rather estimate their probability of occurrence (Brown & Braver, 2005).

One of the theories with the largest impact on the field was proposed by Botvinick et al. (2001). This model, originating from simulations of classical tasks of interference, suggested that the dACC implements a mechanism for monitoring conflict. This brain region would be involved in situations where different sources of information interfere with each other. That is the case when there is competition between an automatic but irrelevant response and another relevant but less prominent one, or when the response is indeterminate and different alternatives

compete to be selected (e.g., verb generation; Barch, Braver, Sabb, & Noll, 2000). In addition, and linking with previous ERN studies, a third source of conflict would be the commission of errors, normally produced by the co-activation of the correct and incorrect responses.

More recently, Shenhav et al., 2013 have proposed a new perspective on the dACC, reinterpreting its role in terms of a decision-making structure that seeks to optimize the implementation of control. In this sense, this area would carry out cost-benefit analyses, computing the Expected Value of Control (EVC), an index that would guide the decision of how much control to implement and in what direction. The dACC still has an important monitoring role in this model because to calculate the EVC, it must register information about the current state of the person and the consequences of implementing control, anticipating potential rewards and the costs inherent to carrying out that control. The dACC would receive information from the insula and ventromedial regions and the orbitofrontal cortex and thus serve as a centre for integrating control and motivation. Once the EVC has been computed, this structure would play its central role in the specification of the control that needs to be implemented, seeking to maximize rewards and minimize costs.

Finally, Heilbronner and Hayden (2016) have offered an integrative view, according to which the dACC would be responsible for registering variables of different nature to generate action control signals. Thus, the probability of error, the occurrence of conflict and the value of outcomes would all be relevant to the task and thus would be used in the phasic implementation of control.

Conflict resolution

Many of the models presented in the previous sections assign a central role to the LPFC in resolving the conflict detected by the dACC. More recently, it has been suggested that a set of fronto-parietal structures coincident with the MDN modulate different aspects of information processing to provide the adjustments needed to optimize task performance. Hence, depending on the demands of context these areas participate in proactive control as described in previous sections, or they operate online, in a reactive manner, to resolve conflict (Marini, Demeter, Roberts, Chelazzi, & Woldorff, 2016).

As an example, the dorsal portion of the LPFC is crucial for reactive control as it facilitates the perceptual processing of relevant stimuli that conflict with other more automatic ones (Egner & Hirsch, 2005). The ventrolateral prefrontal cortex (VLPFC) also participates by inhibiting responses that are in competition with the relevant alternative to the task, acting in collaboration with other regions of the MDN such as the anterior insula or the pre-SMA (Levy & Wagner, 2011). Similarly, the dorsal and ventral portions of the parietal cortex also participate in conflict resolution by inhibiting the processing of distracting stimuli that generate interference (Marini et al., 2016).

Finally, a more global mechanism at the base of reactive control of behaviour lies in the flexibility with which the fronto-parietal regions represent the key

aspects of the task (rules, stimuli and relevant responses). The encoding of this information varies dynamically and adjusts to unexpected changes in demands. This principle, termed *adaptive coding*, has been observed along the entire MDN (Woolgar, Jackson, & Duncan, 2016).

Dynamics of cognitive control

The previous sections have reviewed the brain structures associated with control and the computations underlying their activity. In recent years, research on the dynamics of these processes has also advanced significantly. Results in this field show that the synchronization and the coupling in different frequency ranges between control networks representing relevant targets, and more modular regions which process relevant information, are core neural computations in cognitive control (Fries, 2015). While local neural assembly computations would be mainly measured by synchronicity in the range of high or rapid frequencies, long range interactions between distant regions, related to cognitive control, use slower frequencies that encompass larger neural groups (Fries, 2015). Part of the literature on cognitive control highlights the importance of coupling mediated by activity in the beta band (Bressler & Richter, 2015), and other results also point to the importance of theta and alpha (e.g., Capilla, Schoffelen, Paterson, Thut, & Gross, 2014).

The dynamics related to goal implementation have been studied in different animal species using different recording techniques and paradigms of various kinds. Buschman and Miller (2007), for example, showed neural synchrony between the PFC and the IPS, with influence of opposite directionality and different ranges of frequencies, depending on whether behaviour was guided externally by the salient features of the stimuli or internally by the goals set by the individual. Related studies suggest that these types of interactions depend in part on mechanisms of synchrony generated in thalamic nuclei, such as the pulvinar (Saalmann, Pinsk, Wang, Li, & Kastner, 2012).

In another study of task-switching, where individuals had to alternate between rules of colour or orientation of stimuli, Buschman et al. (Buschman, Denovellis, Diogo, Bullock, & Miller, 2012) described the formation of neural ensembles in prefrontal regions that selectively synchronized their firing in the beta frequency band according to the rule implemented. At the same time, the neural assembly representing the non-relevant rule increased its synchrony in the alpha range, associated with the deselection of irrelevant information. Recently, in the same line, Voytek et al. (2015) used a task in which participants implemented rules of increasing abstraction. In addition to involving regions more anterior in the prefrontal cortex, rule abstraction increased phase encoding in the theta range, and it also increased local populations synchronized in gamma, which was predictive of trial-by-trial differences in reaction time. These mechanisms are similar to others proposed in related research areas, such as, for example, sustained attention (Clayton, Yeung, & Kadosh, 2015).

Final remarks

Throughout this review, we have discussed how a set of brain regions, acting jointly, implements proactive and reactive control on behaviour. The distinction between the two types of control is not related to the exclusive recruitment of one or another set of areas. On the contrary, this corresponds to a possible organizing principle of brain function, wherein the temporal profile of activations contextualizes the computations carried out by a brain region to solve specific demands. This is a considerable advantage as it allows a functional specialization that depends on temporal dynamics, and not on the anatomical structure of the brain, which is ultimately limited (Braver, 2012).

This theoretical framework has large explanatory power and has an extensive body of evidence supporting it. When this research is taken together with data on brain dynamics, we obtain a comprehensive and detailed perspective of the neural implementation of cognitive control. The first source of information explains how representations that guide behaviour are established, and how they adapt to changes in demands. On the other hand, dynamics data offer a closer view of the mechanisms by which they exert a bias on the neural systems that act as an interface with the environment (interacting in different frequency bands). In short, both perspectives are complementary and allow us to resolve the questions posed by classic control models (Miller & Cohen, 2001).

However, there are several aspects that require further research. One of them refers to the anatomical specificity of the data collected to date. Despite multiple attempts to establish a comprehensive parcellation of the human brain, inconsistencies in labelling and delimitation of specific brain regions still prevail, making it difficult to compare results from considerably different studies. Fortunately, recent efforts are advancing the field in this direction (Glasser et al., 2016).

Parallel to this problem, the multiplicity of tasks employed (especially those used to measure a single variable, but with different manipulations) can lead to confusion between the conclusions drawn. Therefore, we must explain the function of each region more specifically when describing their role (and avoid simply labelling it). This is particularly relevant when there is overlap between the functions assigned to an area: a more detailed description would assess whether we are in fact dealing with different processes, or if instead the area in question implements a more general computation that is evidenced in different experimental situations. In this regard, the continuous sophistication of paradigms and analysis techniques promises to shed light on the matter.

On the other hand, studies conducted so far have tried to answer, broadly, two questions: *where* and *how* is control implemented. This leaves a third, also central, issue unresolved: *why* is control implemented in this way and not another. Recent research using simulations and computational models has suggested that representations of control are a reflection of the structure of the problems we have had to face during phylogenetic evolution (Botvinick & Cohen, 2014), thus offering an explanation as a phenomenon occurring during the evolution of the brain as a biological system.

Finally, research on cognitive control would benefit from its integration with other theories of brain function. Such is the case of predictive coding (Friston, 2005). According to this theory, perception is not a passive phenomenon, guided by bottom-up information that accesses the system, but emerges from bottom-up and top-down cycles. From this perspective then, we should investigate whether proactive control mechanisms are involved in perceptual processes. This is an unexplored area which raises intriguing questions in the field.

In short, the study of the brain basis of cognitive control is a highly productive field, but we still have a long way to go. Undoubtedly, research in the coming years accompanied by technological innovations will answer many of these issues, which are of great interest to neuroscience and cognitive psychology.

Mecanismos neurales de control cognitivo

Nuestra adaptación a entornos diversos y en constante cambio responde, en gran parte, a la habilidad para guiar nuestro comportamiento en base a objetivos, en especial en situaciones nuevas o que activan planes de acción preponderantes pero ineficaces (Norman & Shallice, 1986). A la base de esto se encuentran los procesos de control cognitivo (o de *control*, para más brevedad), que engloban los mecanismos cognitivos que articulan las funciones ejecutivas característicamente humanas. La psicología y la neurociencia cognitiva buscan describirlos y explicarlos, así como conocer sus bases neurales.

La forma en la que el cerebro sustenta los procesos de control se ha estudiado a distintos niveles de análisis: desde el nivel más microscópico, atendiendo al funcionamiento de grupos de neuronas, hasta el más macroscópico de las redes neurales y sus dinámicas. Actualmente se conoce que las funciones cognitivas (e.g., el control) están implementadas en conjuntos de regiones, o redes, en los que cada área desempeña cómputos específicos (Posner & Petersen, 1990). El desarrollo de técnicas de neuroimagen (como la resonancia magnética funcional) y de análisis más sofisticados (e.g., los análisis de patrones multivoxel), conjuntamente con el estudio de la dinámica de interacciones entre las regiones (mediante electro o magnetoencefalografía), han avanzado significativamente este campo de investigación.

Sin embargo, el consenso sobre la definición y taxonomía del control cognitivo resulta esquivo. Esto se evidencia, por ejemplo, en su solapamiento parcial con el constructo de la atención. Mientras que algunos modelos teóricos conceptualizan el control como una de las tres funciones atencionales (Posner & Petersen, 1990), otras propuestas lo asocian a regiones que mantienen activos los objetivos de la tarea, y que sesgan la actividad en áreas de procesamiento de la información, en las que se produce la selección asociada a la atención (Desimone & Duncan, 1995). Añadiendo complejidad, otros marcos teóricos sobre el control cognitivo enfatizan su dimensión temporal. Así, Braver (2012) propone dos modos de control: proactivo, asociado a ajustes preparatorios que ocurren con antelación a una situación demandante; y reactivo, implicado en la resolución de demandas sobre la marcha. En la presente revisión repasamos los hallazgos clave de estos modelos. Ofrecemos primero una organización general en torno a las redes de control en el cerebro humano, para luego desgranar las estructuras implicadas en su funcionamiento proactivo y reactivo, así como las dinámicas subyacentes.

Redes neurales de control

Los primeros estudios sobre las bases anatómicas de los procesos de control quedaron reflejados en la revisión que Posner y Petersen realizaron en 1990. En ella sentaron las bases teóricas del estudio de la atención y el control en los años siguientes, y además, realizaron una de las primeras propuestas de red neural de control, el Sistema Atencional Anterior o Red de Atención Ejecutiva, que fue identificada por presentar atributos propios del procesamiento controlado según modelos teóricos clásicos (e.g., limitación de capacidad, o acceso de la información a consciencia; Norman & Shallice, 1986). Por ello, en aquel momento, esta red se asoció a la atención focal (característica de cuando se detecta un target), en contraposición a una red posterior, relacionada con la orientación atencional.

Posner y Petersen (1990) situaron el control en dos estructuras: el cíngulo anterior y la corteza prefrontal (ACC y PFC respectivamente, por sus siglas en inglés; aparecen en la [Tabla 1](#), junto con el resto de siglas empleadas para designar regiones). Investigaciones posteriores han ampliado las regiones involucradas y matizado su rol, describiendo las señales de control que procesan. Una de las aportaciones más significativas es la realizada por Dosenbach y cols. (Dosenbach, Fair, Cohen, Schlaggar, & Petersen, 2008), que diferencia dos subcomponentes neurales del control ejecutivo: una red fronto-parietal, encargada de actuar ante señales de inicio de tarea y errores, asociada a procesos de ajuste rápido, y una red cíngulo-opercular, a la base de un control tónico, manteniendo activos objetivos y reglas a lo largo de periodos prolongados. Esta propuesta, además de incluir otras regiones que son también claves para el control, enfatiza el rol de las dinámicas temporales (fásicas vs. tónicas) para identificar las funciones implementadas por cada sistema. Permite también establecer predicciones acerca de cómo estas dos redes interactúan entre sí y con los estímulos entrantes: ambas ejercen una influencia *top-down* sobre el procesamiento, pero sus conexiones con el cerebelo permiten el acceso continuo de información *bottom-up*, así como la interacción entre las dos redes.

Tabla 1. Índice de las siglas en inglés empleadas para designar las distintas regiones cerebrales.

Siglas	Región cerebral
ACC	Corteza del cíngulo anterior
aI/fo	Ínsula anterior/Opérculo frontal
aPFC	Corteza prefrontal anterior
dACC	Corteza del cíngulo anterior dorsal
IFJ	Unión frontal inferior
IFS	Surco frontal inferior
IPS	Surco intraparietal
LPFC	Corteza prefrontal lateral
PFC	Corteza prefrontal
pre-SMA	Área premotora suplementaria
RLPFC	Corteza prefrontal rostralateral
VLPFC	Corteza prefrontal ventrolateral
vmPFC	Corteza prefrontal ventromedial

La participación en procesos de control de una red fronto-parietal junto a otras regiones como la ínsula y el ACC ha sido defendida también desde otros modelos. Entre ellos, el de la Red de Múltiple Demanda (MDN, por sus siglas en inglés), propuesta por Duncan (2010). Esta teoría define claramente los cómputos necesarios para el control, enfatizando su papel en el ensamblado de sub-tareas a través de programas mentales estructurados (Duncan, 2010). En este sentido, la red de control cumpliría tres grandes objetivos: (1) representar el contenido específico de la operación cognitiva que se esté realizando; (2) reorganizar rápidamente los recursos conforme el estado mental cambia; y (3) separar de manera robusta sub-tareas sucesivas. Pese a que, de acuerdo con Duncan (2010) la disociación a nivel neural entre control proactivo y reactivo no es tan directa como en la propuesta de Dosenbach, lo que sí parece evidente es la activación, bajo diversos contextos de alta demanda cognitiva, del conjunto de áreas que componen la MDN (ver Figura 1): el surco frontal inferior (IFS, por sus siglas en inglés), la corteza prefrontal rostrolateral (RLPFC, por sus siglas en inglés), la ínsula anterior/opérculo frontal (aI/fO, por sus siglas en inglés), el ACC, la corteza motora presuplementaria (pre-SMA, por sus siglas en inglés) y el surco intraparietal (IPS, por sus siglas en inglés). Estas regiones también se activan durante la realización de pruebas de inteligencia fluida.

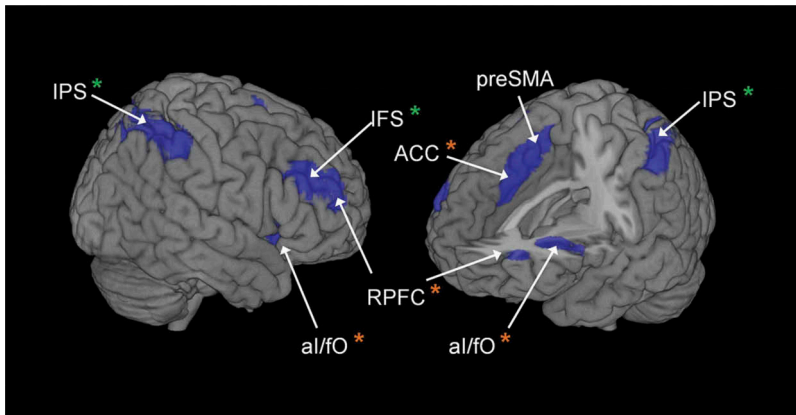


Figura 1. Red de Múltiple Demanda (Duncan, 2010; en imaging.mrc-cbu.cam.ac.uk/imaging/MDsystem). La corteza del cíngulo anterior (ACC), corteza prefrontal rostrolateral (RLPFC) y la ínsula anterior/opérculo frontal (aI/fO) conforman el sistema Cingulo-Opercular, y el surco intraparietal (IPS) y el surco frontal inferior (IFS) forman parte del Fronto-Parietal (asteriscos naranjas y verdes, respectivamente; Dosenbach et al., 2008).

Datos procedentes del estudio del cerebro en reposo (en ausencia de tarea) también apoyan la visión de que las áreas mencionadas forman, efectivamente, una red funcional. En este sentido, se ha descrito una Red Orientada a Tareas (*Task-positive network*; Fox et al., 2005), con alto solapamiento anatómico con la MDN, que presenta sincronía entre las fluctuaciones de actividad de sus nodos en estado de reposo, siendo esto índice de comunicación funcional. Por otro lado,

estudios recientes avalan la subdivisión de la misma en los dos componentes (fronto-parietal y cíngulo-opercular) propuestos por Dosenbach: la conectividad funcional es mayor dentro de cada subcomponente que entre ambos, y además, la información codificada en cada región difiere en función del sistema al que pertenezca (Crittenden, Mitchell, & Duncan, 2016).

Finalmente, es importante destacar la importancia para el control de otras estructuras más allá de la MDN. Por ejemplo, la Red por Defecto (Raichle et al., 2001), anclada en la corteza prefrontal ventromedial (vmPFC, por sus siglas en inglés) y el precúneo, presenta frecuentemente desactivación durante tareas cognitivas, habiéndose asociado a funciones opuestas al control, como el *mind-wandering*. No obstante, recientemente se ha evidenciado su participación activa, junto con el hipocampo, cuando se requieren grandes cambios en el contexto cognitivo (Crittenden, Mitchell, & Duncan, 2015). Por otro lado, la interacción continua entre los ganglios basales y el PFC parece estar a la base de la adquisición de comportamientos complejos (Buschman & Miller, 2014). Igualmente, el papel de áreas como el tálamo o el cerebelo en las redes de control ha sido puesto de manifiesto en algunos de los modelos mencionados en este apartado (Dosenbach et al., 2008).

En definitiva, la evidencia obtenida hasta el momento coincide en la relevancia de una serie de estructuras en el control cognitivo. Una vez identificadas, resulta crucial desentrañar con claridad su función. Con este objetivo, en los siguientes apartados describimos la literatura actual al respecto, partiendo inicialmente de aquellos procesos encuadrados dentro del control proactivo de la conducta.

Control proactivo en el cerebro

Los humanos podemos prepararnos con antelación implementando un control de tipo proactivo en nuestra conducta. Para ello, codificamos los aspectos relevantes de la tarea a realizar de forma anticipatoria y los mantenemos activos (Sakai, 2008). En términos de procesos esto refiere a la representación del *set* de tarea, abstracto y global, y la activación posterior de las reglas concretas que lo componen (Rubinstein, Meyer, & Evans, 2001). Además, se dan procesos de preparación motora y de inhibición de respuestas irrelevantes. Gracias a esto se produce una reconfiguración de los procesos de selección, perceptivos y motores, lo que mejora la ejecución posterior (Miller & Cohen, 2001).

Para poder estudiar este fenómeno, se han empleado paradigmas que avanzan algún aspecto de la conducta que será demandada, siendo los más prominentes los que emplean una señal que instruye sobre la tarea a realizar sobre un estímulo posterior (e.g., Monsell, 2003). Una manipulación frecuente es introducir un intervalo temporal entre la señal y el estímulo, para que la persona pueda prepararse. La actividad cerebral asociada a la señal o mantenida a lo largo del intervalo nos permite estudiar las regiones subyacentes a los distintos procesos de control proactivo.

Corteza prefrontal y la representación del set de tarea

El PFC es crucial para representar de forma anticipatoria el *set* de tarea, es decir, el modelo mental de la tarea que incluye los estímulos y respuestas relevantes, las reglas que los ligan, y las consecuencias de ejecutar dicha acción (Sakai, 2008). Esta representación compleja iniciaría el sesgo en otras estructuras posteriores relacionadas con cómputos más modulares (Miller & Cohen, 2001).

Concretamente, la corteza prefrontal lateral (LPFC, por sus siglas en inglés) presenta con frecuencia actividad asociada a la codificación y al mantenimiento de reglas (e.g., Brass & von Cramon, 2004), pudiéndose decodificar su contenido antes de la implementación (Reverberi, Gorgen, & Haynes, 2012). De forma importante, la precisión al discriminar la tarea a realizar a partir de la actividad de esta región está positivamente relacionada con el desempeño y al mismo tiempo, se ve modificada por factores como la motivación (Etzel, Cole, Zacks, Kay, & Braver, 2016). Esto nos indica que, en efecto, estos procesos son de naturaleza preparatoria y ejercen un claro impacto en la conducta.

Según nos desplazamos rostralmente en el PFC hacia la corteza prefrontal anterior (aPFC, por sus siglas en inglés), las representaciones se vuelven más abstractas y se codifican también estrategias e intenciones (Haynes et al., 2007). Tanto la porción lateral como la medial del aPFC han sido relacionadas con estos procesos, aunque es esta última (no contemplada dentro de redes de control como la MDN) la que más evidencia reciente ha acumulado en este sentido (e.g., Landsiedel & Gilbert, 2015). No obstante, la cara lateral del aPFC también participa de ello (Momennejad & Haynes, 2013), y además, cumple un importante papel coordinando la actuación de regiones del LPFC durante la preparación (Sakai & Passingham, 2006). En definitiva, estos datos en su conjunto pueden interpretarse en términos de un gradiente a lo largo del eje rostro-caudal en el PFC (Figura 2): regiones más anteriores representan contenido más abstracto y ejercen control sobre otras áreas más posteriores (Koechlin, Ody, & Kouneiher, 2003).

Además, es importante destacar el papel de un área funcionalmente diferenciable en la parte caudal del PFC: la unión frontal inferior (IFJ, por sus siglas en inglés). Varios metaanálisis indican que se encarga de la actualización del *set* cuando cambian las demandas de tarea (e.g., Brass, Derrfuss, Forstmann, & von Cramon, 2005), un aspecto central para la flexibilidad cognitiva.

Papel de la corteza parietal durante la preparación

El IPS (es decir, el surco intraparietal) se encuentra con frecuencia implicado en control proactivo. Su papel en la integración sensoriomotora ha motivado a que su actividad preparatoria se asocie a la representación de reglas concretas: asociaciones entre estímulos y respuestas (Brass & von Cramon, 2004). Si extendiésemos hasta la corteza parietal el gradiente rostro-caudal ya citado, el IPS continuaría especificando el *set* de tarea, más abstracto, representado en regiones más anteriores de la corteza frontal (ver Figura 2). Avalando esta idea, la inhibición del IPS con estimulación magnética transcraneal afecta, específicamente, el proceso de reconfiguración de reglas de acción (Muhle-Karbe, Andres, & Brass, 2014).

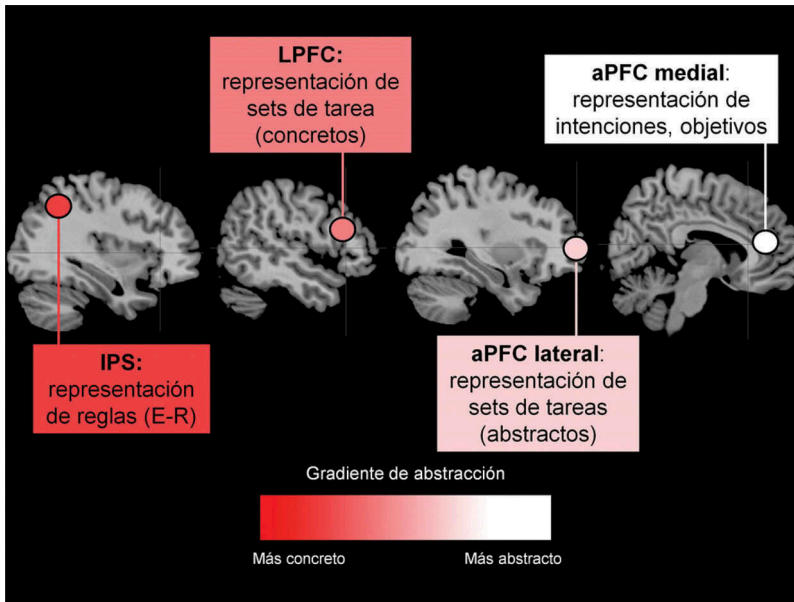


Figura 2. Posible interpretación de los procesos de control proactivo en términos de un gradiente de abstracción rostro-caudal (Koechlin et al., 2003). El gradiente se desarrolla de izquierda (en rojo, más concreto) a derecha (en blanco, más abstracto), indicando tanto las representaciones subyacentes como las regiones cerebrales asociadas. IPS: Surco intraparietal; LPFC: Corteza prefrontal lateral; aPFC: Corteza prefrontal anterior.

Sin embargo, el papel proactivo de la corteza parietal aún no está claro. Su comportamiento en experimentos de señalización de tarea es, en ocasiones, muy paralelo al del LPFC, resultando complejo disociar ambas zonas (Crone, Wendelken, Donohue, & Bunge, 2006). También hay evidencia de que es precisamente la sinergia entre ambas regiones (el funcionamiento de la red frontoparietal como unidad) la clave en la preparación ante tareas de alta complejidad (Cole et al., 2013). Existen también resultados mostrando que, en determinadas situaciones, el IPS es la única región que codifica el *set* de tarea, incluso cuando este incluye información contextual bastante abstracta (Wisniewski, Reverberi, Momennejad, Kahnt, & Haynes, 2015). Todo esto apunta a la necesidad de afinar con los diseños experimentales, así como interpretar cautelosamente los datos obtenidos sobre esta región.

El área motora presuplementaria

El pre-SMA (es decir, el área premotora suplementaria) se ha asociado, en este contexto, a dos funciones diferentes. Por un lado, podría estar a la base de procesos preparatorios inespecíficos: por ejemplo, cuando se presentan dos señales consecutivas antes del estímulo, se activa durante la codificación de ambas, independientemente de que indiquen la misma o diferentes tareas (Brass & von Cramon, 2004). Por otro lado, también se ha implicado en la inhibición de

respuestas o contingencias previamente relevantes (Crone et al., 2006). No obstante, también se ha podido decodificar aspectos específicos del *set* de tarea en los patrones de actividad multivoxel de este área (Crittenden et al., 2016). Es posible que, tal y como ocurría con la corteza parietal, esta región desempeñe procesos preparatorios diferentes, dependiendo de las características de la situación. El rol preciso en cada situación podría venir determinado por las representaciones abstractas del contexto, que orquestarían las redes implicadas en la tarea y la dinámica de sus interacciones (ver apartado posterior).

La red cíngulo-opercular: un sistema general de control proactivo

La red conformada por el ACC y aI/fO (cíngulo anterior e ínsula anterior/opérculo frontal, respectivamente) fue identificada por presentar, además de respuestas transitorias ante señales y errores, periodos prolongados de actividad sostenida (Dosenbach et al., 2008). Esto podría subyacer al mantenimiento de *sets* de tarea que perduran en el tiempo, liberando así las demandas de control reactivo.

Sin embargo, no hay evidencia clara de que estas regiones codifiquen la tarea a realizar en estas escalas temporales más lentas; a nivel transitorio, aunque representan las reglas a implementar, lo hacen de forma menos discernible que en otras regiones fronto-parietales (Crittenden et al., 2016). Esto puede indicar que su rol en el control proactivo es más general: la actividad sostenida podría estar instaurando un ‘modo de control’, interpretable como una estrategia de alta abstracción, común a tareas demandantes. No obstante, existen evidencias contradictorias: e.g., un metaanálisis reciente sugiere que el patrón funcional de esta red es indistinguible del asociado a la red fronto-parietal (Anderson, Kinnison, & Pessoa, 2013). Sin duda, caracterizar la información implementada por el sistema cíngulo-opercular es una de las preguntas clave en el escenario actual del control proactivo.

Control reactivo en el cerebro

Tal y como se introdujo anteriormente, los mecanismos de control no sólo preparan el sistema, sino que también realizan ajustes de forma adaptativa durante la ejecución de la tarea. Esto ocurre cuando nos encontramos ante un evento que genera un conflicto en el procesamiento de la información, usualmente por la activación simultánea de tendencias de acción incompatibles (Botvinick, Braver, Barch, Carter, & Cohen, 2001). Esto se ha estudiado empleando paradigmas de conflicto, como por ejemplo la tarea Stroop (Stroop, 1935), o la de flancos (Eriksen & Eriksen, 1974). En este tipo de paradigmas las dimensiones irrelevantes de los estímulos están asociadas a respuestas preponderantes o automáticas que, en ocasiones, pueden ser incongruentes e interferir con la acción adecuada.

Así, el control reactivo implica un mecanismo de detección del conflicto y otro de resolución de la interferencia que este genera (Botvinick et al., 2001). Además, el *set* de tarea que guía procesos preparatorios también debe mantenerse activo durante la propia realización de la actividad. Aún así, nos focalizaremos en los dos

mecanismos, de detección y resolución, por considerarse más distintivos de esta modalidad de control.

Detección del conflicto

En cuanto al primero de estos dos procesos, múltiples fuentes de evidencia coinciden en la relevancia del ACC, en especial a su porción dorsal (dACC, por sus siglas en inglés), como la región clave (e.g., Botvinick et al., 2001; Shenhav, Botvinick, & Cohen, 2013). Sin embargo, las posiciones adoptadas sobre los cálculos o mecanismos concretos que subyacen esta región han ido variando.

Una de las hipótesis planteadas es que el ACC se encarga del procesamiento de los errores (Holroyd & Coles, 2002). A favor de esta hipótesis se encuentra un potencial electroencefalográfico: la ERN (de *Error Related Negativity*), una negatividad localizada en el ACC que aparece asociada a la comisión de errores. En esta misma línea, posteriormente se ha propuesto que el ACC no detectaría errores en sí, sino que más bien estimaría su probabilidad de ocurrencia (Brown & Braver, 2005).

Una de las teorías de mayor impacto en el campo es la de Botvinick y colaboradores (2001). Su modelo, originado en una serie de simulaciones con tareas clásicas de conflicto, propone un mecanismo de monitorización del conflicto en el dACC. Este se vería implicado en situaciones donde diferentes fuentes de información interfieren entre sí: cuando se produce una competición entre una respuesta automática irrelevante y otra relevante pero menos preponderante; o cuando la respuesta es indeterminada y distintas alternativas compiten por ser seleccionadas (e.g., generación de verbos; Barch, Braver, Sabb, & Noll, 2000). Asimismo, y enlazando con los estudios previos del ERN, una tercera fuente de conflicto sería la comisión de errores, normalmente producidos por la coactivación de la respuesta correcta e incorrecta.

Posteriormente, Shenhav y colaboradores (Shenhav et al., 2013) han propuesto una nueva perspectiva sobre el dACC, reinterpretando su rol en términos de una toma de decisiones que busca optimizar la implementación de control. En este sentido, esta estructura realizaría un análisis de costes y beneficios, computando el valor esperado del control (EVC, por sus siglas en inglés), que guiaría la decisión de cuánto control implementar y en qué dirección. El dACC sigue teniendo en este modelo un importante papel en la monitorización pues, para calcular el EVC, debe registrar información del estado actual de la persona y las consecuencias de implementar el control, encontrándose entre estas tanto las posibles recompensas, como los costes inherentes al mismo. El dACC serviría, así, como centro de integración de control y motivación, recibiendo información procedente de la ínsula y de las regiones ventromedial y orbitofrontal del PFC. Una vez computado el EVC, esta estructura desempeñaría su rol central en la especificación del control que va a implementarse, buscando maximizar recompensas y minimizar costes.

Finalmente, Heilbronner y Hayden (2016) han ofrecido una perspectiva integradora, según la cual el dACC se encargaría de registrar variables de distinta naturaleza para generar señales de control de la acción. De esta forma, tanto la

probabilidad de error, la aparición de conflicto, o el valor del resultado serían relevantes para la tarea y, por consiguiente, utilizadas en la implementación física de control.

Resolución del conflicto

Muchos de los modelos expuestos en el apartado anterior asignan al LPFC un papel central en la resolución del conflicto señalado, de una forma u otra, por el dACC. De forma más reciente, se ha apuntado más bien a un conjunto de estructuras fronto-parietales, que coinciden con las propuestas en la MDN, y que actuarían sobre diferentes aspectos del procesamiento de la información para proporcionar los ajustes necesarios. En este sentido, se trata de áreas que también están implicadas, en gran medida, durante procesos de control proactivo. A la base de esto, se encuentra la capacidad de las mismas para funcionar adoptando uno u otro modo de control, en función de las demandas del contexto (Marini, Demeter, Roberts, Chelazzi, & Woldorff, 2016).

Por ejemplo, la porción dorsal del LPFC es crucial para el control reactivo, al facilitar el procesamiento perceptivo de estímulos relevantes que entran en conflicto con otros más automáticos (Egner & Hirsch, 2005). La corteza prefrontal ventrolateral (VLPFC, por sus siglas en inglés) también está involucrada, inhibiendo respuestas que entran en competición con la alternativa relevante para la tarea, y actuando para ello en colaboración con otras regiones de la MDN como la ínsula anterior o el pre-SMA, (Levy & Wagner, 2011). De igual forma, la corteza parietal en sus porciones dorsal y ventral también colabora en la resolución del conflicto, inhibiendo el procesamiento de estímulos distractores que generan interferencia (Marini et al., 2016).

Finalmente, un mecanismo más global a la base del control reactivo de la conducta reside en la flexibilidad con la que regiones fronto-parietales representan los aspectos clave de la tarea (reglas, estímulos y respuestas relevantes). La codificación de esta información varía dinámicamente, ajustándose a modificaciones inesperadas en las demandas de la situación. Este principio, denominado *adaptive coding*, se ha evidenciado a lo largo de toda la MDN (Woolgar, Jackson, & Duncan, 2016).

Dinámica del control cognitivo

Los apartados anteriores han repasado estructuras cerebrales ligadas al control y los cálculos que subyacen a su actividad. En los últimos años, la investigación sobre la dinámica de estos procesos también ha avanzado notablemente. Esta indica que la sincronización y el acoplamiento de distintos rangos de frecuencias entre las redes que representan las metas relevantes, y otras de procesamiento más modular o local de la información pertinente, son procesos neurales centrales en el control cognitivo (Fries, 2015). Mientras que los cálculos de asambleas neurales locales estarían mediados, principalmente, por sincronías en el rango de las frecuencias altas o rápidas, las interacciones de largo alcance entre regiones

distantes, relacionadas con el control cognitivo, emplean frecuencias más lentas englobando a grupos neurales más amplios (Fries, 2015). Parte de la literatura sobre el control cognitivo destaca la importancia del acoplamiento mediado por la actividad en la banda beta (Bressler & Richter, 2015), y otros resultados también apuntan a la relevancia de theta y alfa (e.g., Capilla, Schoffelen, Paterson, Thut, & Gross, 2014).

La dinámica relacionada con la implementación de metas ha sido mostrada en diferentes especies animales, empleando distintas técnicas de registro y paradigmas de diverso tipo. Buschman y Miller (2007), por ejemplo, mostraron sincronía neural entre el PFC y el IPS, con una direccionalidad de la influencia opuesta, y un rango de frecuencias distintas, dependiendo de si la ejecución se guiaba por las características salientes de los estímulos o por las metas del individuo. Estudios relacionados sugieren que este tipo de interacciones dependen en parte de mecanismos de sincronía generados en núcleos talámicos, como el pulvinar (Saalmann, Pinsk, Wang, Li, & Kastner, 2012).

En otro estudio, en un contexto de cambio de tarea donde los individuos tenían que alternar entre reglas acerca del color o la orientación de los estímulos, Buschman y cols. (Buschman, Denovellis, Diogo, Bullock, & Miller, 2012) describieron la formación de conjuntos de neuronas en regiones prefrontales que sincronizaban su disparo en bandas de frecuencia beta de manera selectiva a la regla implementada. Al mismo tiempo, la asamblea neural que representaba la regla no relevante incrementaba su sincronía en el rango de alfa, asociada a la desección de información irrelevante. Recientemente, y profundizando más en esta idea, Voytek y cols. (2015) emplearon una tarea en la que los participantes implementaban reglas que incrementaban en abstracción. Además de involucrar a regiones cada vez más anteriores de la corteza prefrontal, la abstracción de las reglas conllevaba un incremento en la codificación en fase en el rango de theta, así como un incremento poblaciones locales sincronizadas en gamma, lo que era predictivo de diferencias en la velocidad de respuestas ensayo a ensayo. Estos mecanismos son similares a otros propuestos en ámbitos de investigación relacionados, como, por ejemplo, el de la atención sostenida (Clayton, Yeung, & Kadosh, 2015).

Consideraciones finales

A lo largo de esta revisión, hemos expuesto cómo un conjunto de regiones cerebrales, actuando conjuntamente, implementan los procesos proactivos y reactivos que subyacen a la aplicación de control sobre nuestros actos. La distinción entre ambos tipos de control no está relacionada con el reclutamiento, en exclusividad, de uno u otro conjunto de áreas. Por el contrario, corresponden a un posible principio organizativo de la función cerebral, en el que el modo temporal de actuación contextualiza los cómputos que una estructura desempeña para resolver determinadas demandas. Esto supone una ventaja considerable, al permitir una especialización funcional que depende de la dinámica temporal adoptada, y no necesariamente del plano anatómico, limitado al fin y al cabo (Braver, 2012).

Este marco teórico tiene un gran poder explicativo y dispone de un amplio cuerpo de evidencias respaldándolo. Cuando estas son consideradas en conjunto con los datos sobre dinámicas cerebrales, podemos construir un escenario amplio y detallado sobre la implementación neural de los procesos de control cognitivo. La primera de esas fuentes de información nos habla de cómo se instauran las representaciones que guían nuestra conducta, y cómo estas se adaptan ante cambios de demanda. Por otro lado, los datos sobre dinámicas nos acercan a los mecanismos mediante los cuales estas ejercen un sesgo sobre los sistemas neurales que actúan de interfaz con el entorno (interactuando en distintas bandas de frecuencia). En definitiva, ambas perspectivas son complementarias, y permiten resolver las preguntas que plantean los modelos clásicos de control (Miller & Cohen, 2001).

Aún así, existen varios aspectos en los que se hace preciso continuar investigando. Uno de ellos refiere a la especificidad anatómica de los datos recabados hasta la actualidad. A pesar de los múltiples intentos de establecer una parcelación exhaustiva del cerebro humano, siguen prevaleciendo las inconsistencias en el etiquetado y delimitación de regiones cerebrales específicas, lo que dificulta considerablemente comparar resultados procedentes de estudios distintos. Esfuerzos recientes están avanzando el campo en esta dirección (Glasser et al., 2016).

Paralela a esta problemática, la multiplicidad de tareas empleadas (en especial cuando se emplean para medir una misma variable, pero con manipulaciones diferentes) puede dar lugar a confusión entre las conclusiones extraídas. Por ello, es preciso también incrementar la especificidad funcional a la hora de describir el rol de cada región (evitando el mero etiquetado de las mismas). Esto cobra especial relevancia cuando existe solapamiento entre las funciones atribuidas a un área: una descripción más detallada permitiría evaluar si, en efecto, se trata de procesos distintos, o si por el contrario, implementan un cómputo más general que se evidencia en distintas situaciones experimentales. En este sentido, la continua sofisticación de paradigmas y de técnicas de análisis promete arrojar más luz al respecto.

Por otro lado, en los estudios llevado a cabo se ha tratado de responder, en líneas generales, a dos preguntas: *dónde* y *cómo* se implementa el control. Esto deja sin resolver una tercera cuestión, también central: *por qué* se implementa el control de esta forma, y no de otra. Investigaciones recientes, empleando simulaciones y modelos computacionales, han propuesto que las representaciones de control son un reflejo de la estructura de problemas que tuvimos que afrontar en nuestro desarrollo filogenético (Botvinick & Cohen, 2014), permitiendo así explicar su origen como un fenómeno acontecido durante la evolución de cerebro como sistema biológico.

Finalmente, la investigación sobre control cognitivo podría enriquecerse mediante su integración con otras teorías del funcionamiento cerebral. Tal es el caso del *predictive coding* (Friston, 2005). Según esta perspectiva, la percepción no es un fenómeno pasivo, guiado por la información *bottom-up* que accede al sistema, sino que surge a partir de ciclos *bottom-up* y *top-down*. Desde este punto de vista,

pues, cabe investigar si los mecanismos proactivos de control podrían estar participando en procesos perceptivos. Se trata de un ámbito aún inexplorado, que plantea cuestiones muy interesantes al campo.

En definitiva, el estudio de las bases cerebrales del control cognitivo es un campo altamente productivo, pero al que aún le queda camino por delante. Sin lugar a dudas, la investigación en los próximos años acompañada de innovaciones tecnológicas traerá respuestas para muchas de estas cuestiones, de enorme interés para la neurociencia y la psicología cognitiva.

Acknowledgements / Agradecimientos

This work has been supported through grants PSI2013-45567-P and PSI2016-78236-P from the Ministry of Economy and Competitiveness to M.R., and also scholarships FPU2014-271 and FPU2014-272 from the Ministry of Education, Culture and Sports to A.F.P. and P.D.G. This work is part of A.F.P. activities for the Ph.D. programme in Psychology at the University of Granada, Spain. / *Este trabajo se ha realizado dentro de los proyectos PSI2013-45567-P y PSI2016-78236-P, subvencionados por el Ministerio de Economía y Competitividad, y asociado a las ayudas FPU2014-271 y FPU2014-272 del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte, del Gobierno de España. Este trabajo forma parte de las actividades de A.F.P. para el Programa de Doctorado en Psicología de la Universidad de Granada.*

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors. / *Los autores no han referido ningún potencial conflicto de interés en relación con este artículo.*

References / Referencias

- Anderson, M. L., Kinnison, J., & Pessoa, L. (2013). Describing functional diversity of brain regions and brain networks. *Neuroimage*, *73*, 50–58. doi:10.1016/j.neuroimage.2013.01.071
- Barch, D. M., Braver, T. S., Sabb, F. W., & Noll, D. C. (2000). Anterior cingulate and the monitoring of response conflict: Evidence from an fMRI study of overt verb generation. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*, 298–309. doi:10.1162/089892900562110
- Botvinick, M. M., Braver, T. S., Barch, D. M., Carter, C. S., & Cohen, J. D. (2001). Conflict monitoring and cognitive control. *Psychological Review*, *108*, 624–652. doi:10.1037/0033-295X.108.3.624
- Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (2014). The computational and neural basis of cognitive control: Charted territory and new frontiers. *Cognitive Science*, *38*, 1249–1285. doi:10.1111/cogs.12126
- Brass, M., Derrfuss, J., Forstmann, B., & von Cramon, D. Y. (2005). The role of the inferior frontal junction area in cognitive control. *Trends in Cognitive Sciences*, *9*, 314–316. doi:10.1016/j.tics.2005.05.001
- Brass, M., & von Cramon, D. Y. (2004). Decomposing components of task preparation with functional magnetic resonance imaging. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *16*, 609–620. doi:10.1162/089892904323057335
- Braver, T. S. (2012). The variable nature of cognitive control: A dual mechanisms framework. *Trends in Cognitive Sciences*, *16*, 106–113. doi:10.1016/j.tics.2011.12.010
- Bressler, S. L., & Richter, C. G. (2015). Interareal oscillatory synchronization in top-down neocortical processing. *Current Opinion in Neurobiology*, *31*, 62–66. doi:10.1016/j.conb.2014.08.010

- Brown, J. W., & Braver, T. S. (2005). Learned predictions of error likelihood in the anterior cingulate cortex. *Science*, *307*, 1118–1121. doi:10.1126/science.1105783
- Buschman, T. J., Denovellis, E. L., Diogo, C., Bullock, D., & Miller, E. K. (2012). Synchronous oscillatory neural ensembles for rules in the prefrontal cortex. *Neuron*, *76*, 838–846. doi:10.1016/j.neuron.2012.09.029
- Buschman, T. J., & Miller, E. K. (2007). Top-down versus bottom-up control of attention in the prefrontal and posterior parietal cortices. *Science*, *315*, 1860–1862. doi:10.1126/science.1138071
- Buschman, T. J., & Miller, E. K. (2014). Goal-direction and top-down control. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *369*, 20130471. doi:10.1098/rstb.2013.0471
- Capilla, A., Schoffelen, J.-M., Paterson, G., Thut, G., & Gross, J. (2014). Dissociated α -band modulations in the dorsal and ventral visual pathways in visuospatial attention and perception. *Cerebral Cortex*, *24*, 550–561. doi:10.1093/cercor/bhs343
- Clayton, M. S., Yeung, N., & Kadosh, R. C. (2015). The roles of cortical oscillations in sustained attention. *Trends in Cognitive Sciences*, *19*, 188–195. doi:10.1016/j.tics.2015.02.004
- Cole, M. W., Reynolds, J. R., Power, J. D., Repovs, G., Anticevic, A., & Braver, T. S. (2013). Multi-task connectivity reveals flexible hubs for adaptive task control. *Nature Neuroscience*, *16*, 1348–1355. doi:10.1038/nn.3470
- Crittenden, B. M., Mitchell, D. J., & Duncan, J. (2015). Recruitment of the default mode network during a demanding act of executive control. *eLife*, *4*, e06481. doi:10.7554/eLife.06481
- Crittenden, B. M., Mitchell, D. J., & Duncan, J. (2016). Task encoding across the Multiple Demand cortex is consistent with a Frontoparietal and Cingulo-Opercular dual networks distinction. *Journal of Neuroscience*, *36*, 6147–6155. doi:10.1523/JNEUROSCI.4590-15.2016
- Crone, E. A., Wendelken, C., Donohue, S. E., & Bunge, S. A. (2006). Neural evidence for dissociable components of task-switching. *Cerebral Cortex*, *16*, 475–486. doi:10.1093/cercor/bhi127
- Desimone, R., & Duncan, J. (1995). Neural mechanisms of selective visual attention. *Annual Review of Neuroscience*, *18*, 193–222. doi:10.1146/annurev.ne.18.030195.001205
- Dosenbach, N. U., Fair, D. A., Cohen, A. L., Schlaggar, B. L., & Petersen, S. E. (2008). A dual-networks architecture of top-down control. *Trends in Cognitive Sciences*, *12*, 99–105. doi:10.1016/j.tics.2008.01.001
- Duncan, J. (2010). The multiple-demand (MD) system of the primate brain: Mental programs for intelligent behaviour. *Trends in Cognitive Sciences*, *14*, 172–179. doi:10.1016/j.tics.2010.01.004
- Egner, T., & Hirsch, J. (2005). Cognitive control mechanisms resolve conflict through cortical amplification of task-relevant information. *Nature Neuroscience*, *8*, 1784–1790. doi:10.1038/nn1594
- Eriksen, B. A., & Eriksen, C. W. (1974). Effects of noise letters upon the identification of a target letter in a nonsearch task. *Perception & Psychophysics*, *16*, 143–149. doi:10.3758/BF03203267
- Etzel, J. A., Cole, M. W., Zacks, J. M., Kay, K. N., & Braver, T. S. (2016). Reward motivation enhances task coding in frontoparietal cortex. *Cerebral Cortex*, *26*, 1647–1659. doi:10.1093/cercor/bhu327
- Fox, M. D., Snyder, A. Z., Vincent, J. L., Corbetta, M., Van Essen, D. C., & Raichle, M. E. (2005). The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*, 9673–9678. doi:10.1073/pnas.0504136102
- Fries, P. (2015). Rhythms for cognition: Communication through coherence. *Neuron*, *88*, 220–235. doi:10.1016/j.neuron.2015.09.034

- Friston, K. J. (2005). A theory of cortical responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360, 815–836. doi:10.1098/rstb.2005.1622
- Glasser, M. F., Coalson, T. S., Robinson, E. C., Hacker, C. D., Harwell, J., Yacoub, E., . . . Van Essen, D. C. (2016). A multi-modal parcellation of human cerebral cortex. *Nature*, 536, 171–178. doi:10.1038/nature18933
- Haynes, J.-D., Sakai, K., Rees, G., Gilbert, S., Frith, C., & Passingham, R. E. (2007). Reading hidden intentions in the human brain. *Current Biology*, 17, 323–328. doi:10.1016/j.cub.2006.11.072
- Heilbronner, S. R., & Hayden, B. Y. (2016). Dorsal anterior cingulate cortex: A bottom-up view. *Annual Review of Neuroscience*, 39, 149–170. doi:10.1146/annurev-neuro-070815-013952
- Holroyd, C. B., & Coles, M. G. (2002). The neural basis of human error processing: Reinforcement learning, dopamine, and the error-related negativity. *Psychological Review*, 109, 679–709. doi:10.1037/0033-295X.109.4.679
- Koechlin, E., Ody, C., & Kouneiher, F. (2003). The architecture of cognitive control in the human prefrontal cortex. *Science*, 302, 1181–1185. doi:10.1126/science.1088545
- Landsiedel, J., & Gilbert, S. J. (2015). Creating external reminders for delayed intentions: Dissociable influence on “task-positive” and “task-negative” brain networks. *NeuroImage*, 104, 231–240. doi:10.1016/j.neuroimage.2014.10.021
- Levy, B. J., & Wagner, A. D. (2011). Cognitive control and right ventrolateral prefrontal cortex: Reflexive reorienting, motor inhibition, and action updating. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1224, 40–62. doi:10.1111/j.1749-6632.2011.05958.x
- Marini, F., Demeter, E., Roberts, K., Chelazzi, L., & Woldorff, M. (2016). Orchestrating proactive and reactive mechanisms for filtering distracting information: Brain-behavior relationships revealed by a mixed-design fMRI study. *The Journal of Neuroscience*, 36, 988–1000. doi:10.1523/JNEUROSCI.2966-15.2016
- Miller, E. K., & Cohen, J. D. (2001). Integrative theory of PFC function. *Annual Review of Neuroscience*, 24, 167–202. doi:10.1146/annurev.neuro.24.1.167
- Momennejad, I., & Haynes, J.-D. (2013). Encoding of prospective tasks in the human prefrontal cortex under varying task loads. *The Journal of Neuroscience*, 33, 17342–17349. doi:10.1523/JNEUROSCI.0492-13.2013
- Monsell, S. (2003). Task switching. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 134–140. doi:10.1016/S1364-6613(03)00028-7
- Muhle-Karbe, P. S., Andres, M., & Brass, M. (2014). Transcranial magnetic stimulation dissociates prefrontal and parietal contributions to task preparation. *Journal of Neuroscience*, 34, 12481–12489. doi:10.1523/JNEUROSCI.4931-13.2014
- Norman, D., & Shallice, T. (1986). Attention to action: Willed and automatic control of behavior. In R. Davidson, R. Schwartz, & D. Shapiro (Eds.), *Consciousness and self-regulation: Advances in research and theory* (Vol. 4, pp. 1–18). New York, NY: Plenum Press.
- Posner, M., & Petersen, S. E. (1990). The attention system of the human brain. *Annual Review of Neuroscience*, 13, 25–42. doi:10.1146/annurev.ne.13.030190.000325
- Raichle, M. E., MacLeod, A. M., Snyder, A. Z., Powers, W. J., Gusnard, D. A., & Shulman, G. L. (2001). A default mode of brain function. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 676–682. doi:10.1073/pnas.98.2.676
- Reverberi, C., Gorgen, K., & Haynes, J.-D. (2012). Compositionality of rule representations in human prefrontal cortex. *Cerebral Cortex*, 22, 1237–1246. doi:10.1093/cercor/bhr200
- Rubinstein, J. S., Meyer, D. E., & Evans, J. E. (2001). Executive control of cognitive processes in task switching. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 27, 763–797. doi:10.1037/0096-1523.27.4.763

- Saalmann, Y. B., Pinsk, M. A., Wang, L., Li, X., & Kastner, S. (2012). The pulvinar regulates information transmission between cortical areas based on attention demands. *Science*, 337, 753–756. doi:10.1126/science.1223082
- Sakai, K. (2008). Task set and prefrontal cortex. *Annual Review of Neuroscience*, 31, 219–245. doi:10.1146/annurev.neuro.31.060407.125642
- Sakai, K., & Passingham, R. E. (2006). Prefrontal set activity predicts rule-specific neural processing during subsequent cognitive performance. *Journal of Neuroscience*, 26, 1211–1218. doi:10.1523/JNEUROSCI.3887-05.2006
- Shenhav, A., Botvinick, M. M., & Cohen, J. D. (2013). The expected value of control: An integrative theory of anterior cingulate cortex function. *Neuron*, 79, 217–240. doi:10.1016/j.neuron.2013.07.007
- Stroop, J. R. (1935). Studies of interference in serial verbal reactions. *Journal of Experimental Psychology*, 18, 643–662. doi:10.1037/h0054651
- Voytek, B., Kayser, A., Badre, D., Fegen, D., Chang, E. F., Crone, N. E., . . . D’Esposito, M. (2015). Oscillatory dynamics coordinating human frontal networks in support of goal maintenance. *Nature Neuroscience*, 18, 1318–1324. doi:10.1038/nn.4071
- Wisniewski, D., Reverberi, C., Momennejad, I., Kahnt, T., & Haynes, J. D. (2015). The role of the parietal cortex in the representation of task–reward associations. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 35, 12355–12365. doi:10.1523/JNEUROSCI.4882-14.2015
- Woolgar, A., Jackson, J., & Duncan, J. (2016). Coding of visual, auditory, rule, and response information in the brain: 10 years of multivoxel pattern analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 28, 1433–1454. doi:10.1162/jocn_a_00981