

MENTE E CEREBRO

Carlos Acuña Castroviejo*
Universidade de Santiago
de Compostela

Os principios evolutivos baseados na doutrina de Darwin¹ foron unha ferramenta fundamental para chegar a comprender as formas e as funcións dos corpos dos animais. Unicamente as ciencias que tratan do cerebro, a mente e a conducta humana quedaron relativamente illadas do poder explicativo deste enfoque, concentrándose en cambio nas operacións e atributos do cerebro e da conducta tal e como os coñecemos hoxe en día.

Se a selección² natural darwiniana é a principal forza organizadora detrás do deseño funcional das especies, evidentemente proporciona un marco teórico para ordenar a enorme cantidade de datos que se acumularon nos últimos anos sobre o cerebro, a mente e maila conducta. Ó trata-lo cerebro e a

mente como unha colección de instrumentos que evolucionan para resolverlos problemas de adaptación cos que se enfrontaron os nosos devanceiros, a lóxica do cerebro e da mente contemporánea tórnase máis clara.

A teoría da selección establece que os individuos de calquera especie que estean mellor adaptados para sobreviviren nas condicións ambientais predominantes son os que se reproducen con máis éxito. Esta teoría viuse reforzada pola Xenética³ e polo coñecemento de que moitos xenes⁴ existen en distintas variantes (alelos⁵), cada un dos cales pode conferirlle características lixeiramente diferentes ó seu portador. Esta variación alélica proporciona o ambiente rico sobre o cal actúa a selección, e cando as situacións

* Catedrático de Fisioloxía

1 C. Darwin, *The origin of species by means of natural selection*, Londres, J. Murray, sexta edición, 1884.

2 Reproducción diferencial e non ó azar de diferentes xenotipos que operan para alterar a frecuencia de xenes nunha poboación.

3 A Xenética é a rama da ciencia implicada en cómo se transmite e cáles son as consecuencias da xeración dos compoñentes da herdanza biolóxica.

4 Secuencias específicas de nucleótidos na molécula de ADN (ácido desoxirribonucleico) que representan as unidades funcionais da herdanza.

5 Formas mutuamente exclusivas do mesmo xene, que ocupan idéntico lugar en cromosomas homólogos e gobernan o mesmo proceso bioquímico e de desenvolvemento.

cambian os individuos que levan outros alelos vólvense os mellor adaptados e, xa que logo, os de máis éxito. Engadidas á fonte da variación alélica, as mutacións⁶ ou mesmo os cambios maiores no xenoma⁷ producidos pola reordenación⁸ dos cromosomas poden, en condicións axeitadas, producir maiores desvíos na forma e tamén na función. Esta selección darwiniana, con todo, non nos informa sobre o progreso, o éxito ou o fracaso, ou a competencia dunha especie.

A ciencia da evolución unifica a bioloxía, desde as moléculas ata a conducta máis complexa. Baixo a ampla diversidade do deseño animal descansan uns principios organizadores unificadores e un proceso común de desenvolvemento. O descubrimento de que os vertebrados e os invertebrados expresan xenos similares (por exemplo, os xenos *homeobox*⁹) durante o desenvolvemento de rexións aproximadamente comparables tivo un impacto enorme, e non menor na promoción da re-emerxencia do campo da bioloxía evolutiva do desenvolvemento.

6 Calquera cambio detectable e herdable no material xenético non producido por segregación xenética ou recombinación, que é transmitido a células fillas e a xeracións sucesivas, sempre e cando non sexa un factor letal dominante.

7 O complemento xenético completo dun organismo. Encóntrase nun grupo de cromosomas en eucariotas (células de organismos superiores que conteñen un verdadeiro núcleo rodeado por unha membrana nuclear).

8 Ordenación de maneira diferente das rexións dos cromosomas. Os cromosomas son as estruturas dentro do núcleo das células do home que conteñen o material hereditario (ADN). Normalmente hai 46 cromosomas no home, incluíndo dous que determinan o sexo do individuo, XX para a muller e XY para o home.

9 Do grego *homeo*, 'similar', e do inglés *box*, 'caixa', refírese a unha secuencia no ADN, común ós xenos que dirixen o desenvolvemento da estrutura corporal en, virtualmente, tódolos animais, incluíndo vermes, moscas, paxaros, ratos e o home.

10 Desenvolvemento do individuo, referido en especial ó período embrionario.

11 As relacións de grupos de organismos reflectidas nas súas historias evolutivas.

12 A tendencia á estabilidade nos estados corporais normais (ambiente interno) do organismo. Prodúcese por un sistema de mecanismos de control activados por un *feedback* negativo.

A EVOLUCIÓN DO CEREBRO HUMANO

ESTRUCTURA, ONTOXENIA¹⁰ E FILOXENIA¹¹

Se o que fai humano o home é o seu cerebro, ¿que é este órgano dotado desas calidades?, ¿é unha máquina, unha computadora? Non, é un biosistema. Esta distinción é fundamental xa que os biosistemas teñen historia, filoxenética e ontoxenética, e están dotados das leis e propiedades de tódolos seres vivos.

O cerebro contén dous tipos principais de células. As neuronas son os elementos que producen sinais de maneira activa. As células gliais son máis numerosas, de varios tipos e con funcións diversas; un tipo de glía actúa como elemento estrutural do cerebro; outros teñen funcións de mantemento do medio interno cerebral (homeostase¹²). No cerebro hai varios tipos de neuronas, pero todas teñen un patrón xeral similar (figura 1.A). O corpo celular (soma) contén o núcleo e varios orgánulos implicados en funcións de

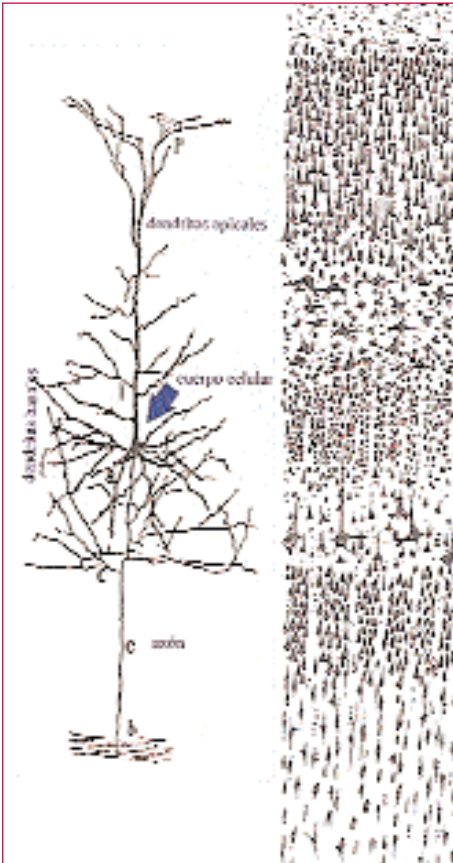


Figura 1. A: neurona da cortiza cerebral. e: axón; a, l e p: dendritas. O soma neuronal é a parte central máis escura. B: corte da cortiza cerebral visual do home, mostrando os tipos de neuronas en cada lámina horizontal. A parte superior é a superficie da cortiza e a inferior continúaase coa substancia branca¹³.

síntese para o mantemento da función neuronal. Do soma, que pode medir entre unhas dez e cen micras de diámetro, saen unhas arborizacións chama-

das dendritas que reciben moitos contactos procedentes doutras neuronas; estes contactos chámanse sinapse. Os sinais doutras neuronas chegan sempre a través da sinapse. Cada neurona emite un axón, unha prolongación da neurona de lonxitude variable, desde algunhas micras ata cento cincuenta centímetros. O axón é a vía de saída da neurona, que leva os sinais ata outras neuronas a través da sinapse. Os sinais xerados nas neuronas condúcense como un impulso nervioso a través do axón. A velocidade de condución é finita e varía segundo o tipo de neurona, pero é constante ó longo de cada axón. O impulso nervioso xérase mediante un mecanismo electroquímico que consome enerxía, orixinando o potencial de acción, un cambio transitorio rápido no potencial eléctrico da membrana da neurona que se despraza a velocidade constante desde o soma ata o final do axón, o terminal sináptico.

O volume do cerebro do home é duns 1.370 ml, e a cortiza cerebral contén uns 28 billóns de neuronas cada unha conectada coa outra por medio dun gran número (de un a dez trillóns) de contactos sinápticos. Santiago Ramón y Cajal (1904) estableceu o dogma de que a relación entre as células nerviosas é de contigüidade, non de continuidade. Para saltar esa separación entre unha e outra neurona no contacto sináptico necesítase unha substancia química que transmita o sinal entre

13 S. Ramón y Cajal, 1904.

elas. Estas substancias chámanse neurotransmisores. Cando o potencial de acción chega ó terminal sináptico, promove a liberación dun neurotransmisor que leva o sinal á seguinte neurona. Os neurotransmisores únense a lugares específicos na membrana das neuronas chamados receptores. Un dos maiores avances na Neurofarmacoloxía do século XX foi o coñecemento dos tipos de neurotransmisor, de receptor e da interacción neurotransmisor-receptor.

Outro dos descubrimentos máis importantes da Neurociencia foi o da plasticidade sináptica, no que se mantén que a eficacia da transmisión nunha sinapse neuronal —e a formación

inicial de sinapse durante o desenvolvemento— depende do nivel de actividade sincrónica nas neuronas. A plasticidade sináptica é un factor importante na ontoxenia dos circuitos neuronais na corteza cerebral. Durante a ontoxenia, os axóns son guiados por sinais químicos ata establece-los seus contactos. A estabilización e o refinamento posterior deses contactos sinápticos depende en parte da actividade dos circuitos. Algúns deses contactos fortalecéense, mentres que outros se debilitan e mesmo desaparecen dependendo da actividade sincrónica nesas neuronas. Polo tanto, no nivel sináptico, non hai dous cerebros iguais e debido á súa experiencia cada cerebro está cambiando continuamente. Existe

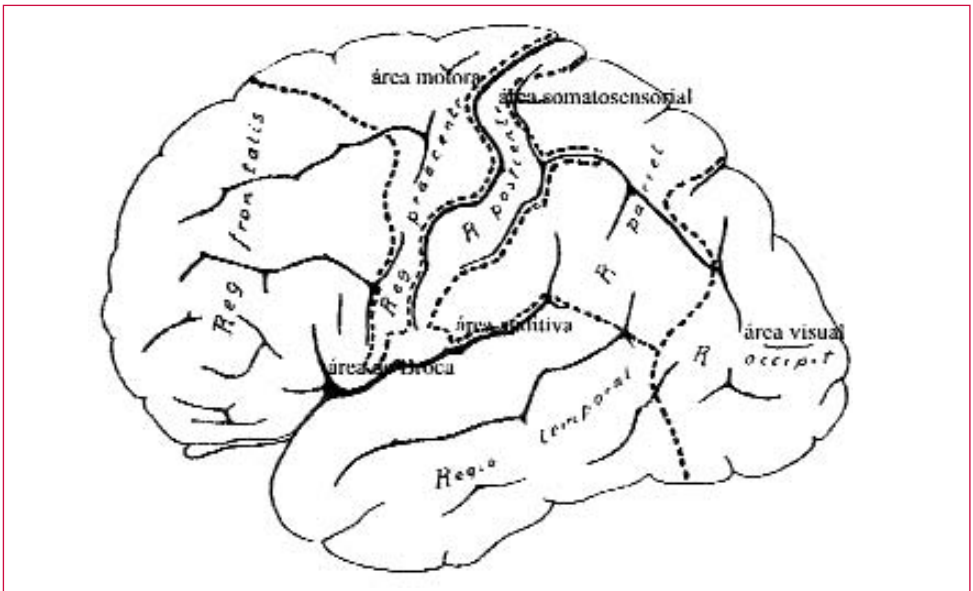


Figura 2. Vista lateral do hemisferio cerebral dereito do home. Sinálanse as rexións frontal, temporal, parietal e occipital. A rexión arredor da fisura de Rolando subdivídese en dúas rexións, a pre- e a poscentral (Brodman, 1909).

a evidencia de que os mecanismos de plasticidade sináptica son as bases da aprendizaxe e da memoria.

A cortiza cerebral¹⁴ (figura 1.B) ten unha estrutura formada por, en xeral, seis láminas horizontais constituídas por diferentes tipos de neuronas; as neuronas de cada lámina están interconectadas a través de conexións verticais formando unha columna; cada columna de neuronas está conectada a outras a través de conexións horizontais. Esta estrutura fundamental é o módulo básico para o procesamento da información no cerebro. A riqueza de conexións sinápticas, determinada pola plasticidade sináptica, determinará as características —é dicir, a eficacia— deste procesamento.

¿Como se desenvolve e como evolucionou a cortiza cerebral? (figura 2) Durante o transcurso da evolución, a cortiza cerebral incrementou a súa superficie pero non o seu grosor, unha tendencia que pode apreciarse nun período relativamente curto da evolución dos primates. A cortiza do home só é un quince por cento máis grosa cá dos macacos, pero é dez veces maior en superficie. É indubidable que para comprender cómo medrou esta estrutura tan complexa no transcurso da evolución dos mamíferos, necesitamos

examina-los cambios celulares que se produciron durante a ontoxenia do cerebro¹⁵.

Os xenos e as moléculas que controlan as primeiras etapas da xénese da cortiza cerebral son bos candidatos para determina-lo tamaño e o patrón básico da organización cortical específica das especies. Pasko Rakic¹⁶ demostrou que, durante o desenvolvemento, a cortiza cerebral está formada por un elevado número de unidades radiais, cada unha delas constituída por un grupo de neuronas relacionadas clonicamente¹⁷ producidas no mesmo lugar da zona proliferante que dá orixe á cortiza cerebral. O incremento da superficie da cortiza cerebral puido ocorrer mediante a adición de unidades radiais, tanto como resultado de divisións extra das células fundadoras da zona proliferante como, posiblemente, por alteración do momento e da velocidade á que morren células fundadoras superfluas.

A zona proliferante ou ventricular (está próxima ó ventrículo cerebral durante o período embrionario, de aí o seu nome) vai orixina-las neuronas da cortiza cerebral e alí encóntranse moitas células precursoras en período de división, de aí o seu nome de 'proliferante'. As células migran cara á placa

14 Manto duns 3 mm de espesor que cobre a superficie do cerebro. Está formado por células (neuronas e glía) dispostas en láminas paralelas á superficie do cerebro.

15 S. J. Gould, *Ontogeny and Phylogeny*, Cambridge, MA, Harvard University Press, 1977.

16 P. Rakic, "Specification of cerebral cortical areas", *Science*, 241, 1988, 170-176.

17 Os clons celulares son un grupo de células idénticas xeneticamente que descendem, en células eucariotas, por mitose dunha célula ancestral única común.

cortical en desenvolvemento que está por baixo da superficie da pia¹⁸. A migración entre a zona proliferante e a placa cortical realízase formando un regueiro de neuronas: as unidades radiais. Varios mecanismos celulares determinan a localización exacta das neuronas que se van formando nas tres dimensións da cortiza cerebral. A posición de cada neurona é moi importante cando empezan a formarse conexións intrínsecas e extrínsecas e cando comezan a emerxer as áreas corticais. A superficie da cortiza vén determinada polo número de unidades radiais formadas polas células fundadoras na zona ventricular. Isto implica que o incremento da superficie cortical durante a evolución puido realizarse mediante o incremento de novas unidades radiais¹⁹. Un corolario é que os xenes que controlan a produción de células na zona ventricular durante as primeiras etapas do desenvolvemento do embrión poderían determina-lo tamaño da cortiza cerebral. Cambios relativamente pequenos no momento das divisións celulares poderían ter grandes consecuencias funcionais; por exemplo, incrementaríase o número de células fundadoras, e como inicialmente a proliferación é exponencial, duplicaríanse o número de células fundadoras e, xa que logo, o número de

columnas radiais. Estes cambios poden explica-las diferencias de dez veces o tamaño da superficie da cortiza cerebral nos macacos e no home.

A morte celular (apoptose²⁰) pode ser tamén un factor de control do número de células na zona proliferante ventricular. A apoptose é un proceso complexo, polo que as mutacións en certos xenes poden afecta-lo momento en que ocorre e desta forma altera-la produción de células destinadas para estruturas cerebrais específicas. A alteración do balance entre formación e apoptose de células na zona proliferante puido ser un mecanismo mediante o cal as mutacións influirían na expansión da cortiza cerebral durante a evolución.

Para comprende-lo proceso da evolución é necesario examina-los seus produtos: a morfoloxía actual nun certo número de especies. A comparación revela similitudes e diferencias que nos permiten facer inferencias sobre os mecanismos que conduciron ás estruturas actuais. Características comúns puideron herdarse dun antepasado común. Se unha estrutura non está presente entre dous especies pódese asumir que evolucionaron de maneira independente.

18 Ou piamáter: membrana que cobre a superficie da cortiza cerebral.

19 P. Rakic, "A small step for the cell, a giant leap for mankind: a hypothesis of neocortical expansion during evolution", *Trends in Neuroscience*, 18, 1995, 383-388.

20 Un dos dous mecanismos polos que ten lugar a morte celular (o outro é por necrose). Apoptose é o mecanismo responsable da eliminación fisiolóxica das células e parece estar programada intrinsecamente. Esta forma de morte celular serve como balance da mitose para regula-lo tamaño dos tecidos dos animais.

A neocortiza²¹ cerebral está dividida en tódolos mamíferos en moitas unidades funcionais, cada unha cunha aparencia diferente, cun patrón de conexións único e con neuronas con preferencias comúns a estímulos (figura 2). A complexidade da conducta²² é paralela ó incremento no tamaño da neocortiza, ó número das súas subdivisións funcionais e á complexidade da súa organización interna. As similitudes e diferencias na organización da cortiza cerebral entre especies son moi claras, o problema é determinar cómo ocorreron eses cambios en tamaño e número e cómo relacionalos con cambios na conducta. Intentáronse varias formas de acometer este problema e revelouose que existe un plan básico común para a cortiza cerebral en tódolos mamíferos, o que permitiu propoñer algunhas das maneiras en que este plan puido modificarse. Como os tipos de cambios son comúns a tódalas especies e restrinxidos, considérase que detrás hai un mecanismo común. O tamaño da neocortiza cerebral e o número de áreas corticais puido incrementarse mediante a adición de novas aferencias²³ sensoriais desde a expansión da periferia, canda unha expansión do rudimento embrionario da neocortiza, a placa cortical, durante o desenvolvemento. Unha proposta é que os cambios teñen lugar a través de variacións no desenvolvemento do sistema nervioso e que a identidade das áreas corticais resulta dos patróns de

actividade das súas aferencias durante o desenvolvemento.

As áreas sensoriais da cortiza cerebral poden diferenciarse porque cada unha contén unha representación completa dun sistema sensorial periférico, por exemplo, da retina, da pel, da cóclea, etc. (figura 2). As neuronas en cada área teñen respostas específicas ou preferencias a estímulos. Debido a isto é posible determinar estes sistemas en diferentes especies de mamíferos, o que revelou que a organización da neocortiza ten características comúns en tódalas especies, como a presenza de distintas áreas funcionais, incluíndo campos independentes para representa-la visión, a audición, etc. Este feito indica que tódolos mamíferos, independentemente da súa orixe filoxenética, teñen o mesmo patrón de organización. Cambia, sen embargo, o tamaño e a localización deses campos. En xeral, o tamaño das áreas da cortiza parece relacionado co uso que cada especie fai do órgano periférico. Por exemplo, o gato ten almofadas especializadas nas súas patas dianteiras —probablemente para identificar e captura-las súas presas— e como consecuencia ten unha representación das almofadas moi grande na cortiza somatosensorial; é dicir, o número de neuronas dedicadas ás almofadas é moito maior có número das dedicadas a representa-lo rabo, que usa menos. Da mesma maneira, o incremento no tamaño da súa área

21 Cortiza cerebral de aparición filoxenética máis recente.

22 A resposta observable dunha situación e os procesos inconscientes subxacentes.

23 Sinais nerviosos que chegan a unha zona determinada do sistema nervioso.

auditiva pode tamén indicar un aumento na especialización funcional.

A organización da cortiza parece outrosí reflecti-la conducta social. Por exemplo, os marsupiais con conducta social máis elaborada (por exemplo, a vida en comunidades, a defensa común ante predadores) posúen zonas corticais moito máis desenvolvidas ca outros marsupiais que non teñen esa conducta social. En xeral, a diversidade da organización cortical vai parella á especialización relacionada coa función. Tódolos mamíferos teñen unha constelación común de campos corticais e as súas modificacións son limitadas. Aínda que o tamaño e a organización interna cambien, os campos corticais nunca desaparecen completa-

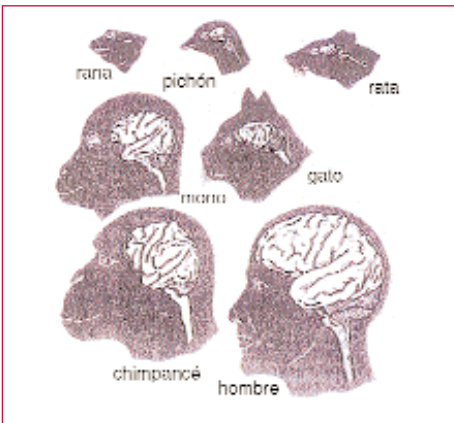


Figura 3. Cerebros de varias especies de vertebrados, desde a rana e ata o home²⁴, pasando polo mono.

mente. Mesmo se algunha función está pouco desenvolvida, como a visión nas toupas, hai un campo visual mínimo desenvolvido na súa cortiza cerebral.

Outra tendencia no desenvolvemento filoxenético é o incremento na cantidade de cortiza cerebral que aparece entre as áreas sensoriais primarias²⁵ (figura 3). Os primates teñen moita máis cortiza entre as áreas primarias visuais, somatosensoriais e auditivas có resto dos mamíferos. Por exemplo, os marsupiais teñen dúas ou tres áreas visuais, mentres que o mono macaco ten máis de vinte. O punto importante é o incremento na superficie cortical e no número de campos que aparecen entre os campos sensoriais primarios.

Nalgunhas especies engadíronse novos campos corticais cun cambio concomitante no patrón ou no peso das conexións entre áreas que altera a relación entre os campos existentes. Como resultado, estruturas que se mantiveran desde antepasados comúns poden desempeñar novas funcións, é dicir, son homólogas. Por exemplo, os receptores representados na área somatosensorial primaria cambiaron durante a evolución; no *platypus*²⁶ están representados receptores mecano-sensoriais e electro-sensoriais, mentres que nos primates se intercala a representación de

24 Baseado en M. R. Rosenzweig e A. L. Leiman (1982), *Physiological Psychology*, D. C. Heath & Co.

25 Aquelas zonas da cortiza cerebral que primeiro reciben os sinais dunha modalidade sensorial dada (somestesia, visual, auditiva, olfatoria, gustativa).

26 Un pequeno mamífero ovíparo acuático da orde dos monotremas.

receptores mecano-sensoriais de adaptación lenta e rápida.

En resumo, especies moi separadas —pertencentes ás tres ramas principais da árbore evolutiva dos mamíferos— amosan algunhas similitudes nas divisións básicas da neocortiza. Todas teñen subdivisións corticais independentes que responden preferentemente a unha ou máis das modalidades sensoriais. Cada campo ten unha organización topográfica e unha aparencia microscópica xeral similar, o que indica que os campos son homólogos ou herdados dun antepasado común en vez orixinárense independentemente en cada especie. Este plan básico é tan robusto que está presente en animais moi especializados e ata nos primates.

¿Que mecanismos produciron eses cambios durante a evolución? Semella probable que estivesen implicados diferentes procesos no cambio de tamaño e complexidade dunha área, no número de áreas e nas súas localizacións. As mutacións xenéticas que alteran o número de divisións celulares durante o desenvolvemento son unha posible causa do incremento do tamaño dunha área ou da súa complexidade. Os cambios na periferia sensorial como resultado de mutacións que alteran o número e o tipo de receptores nun órgano sensorial poden influír no tamaño dun campo cortical ó modificar as condicións de desenvolvemento, así como contribuír á organización do campo no individuo adulto a través de mecanismos dependentes do uso.

Nun sentido amplo, acontecementos ambientais, como a aparición da cultura ou a aprendizaxe social, poden influír no desenvolvemento cortical e axudar ós cambios dinámicos no cerebro adulto. Por exemplo, a evolución da linguaxe no home debeu de producir cambios dependentes do uso na organización da cortiza cerebral. A área de Broca (figura 2) —área primaria para a produción da linguaxe— pode considerarse como a expansión dependente do uso da representación das estruturas orais na cortiza motora. Modificacións estruturais e funcionais na periferia axudan a poñer en marcha a especialización funcional cortical.

A aparición de novas áreas corticais entre as áreas primarias puido xerarse como resultado de cambios nas aferencias, que crearían combinacións de aferencias novas. Se a actividade dos novos sinais aferentes se correlaciona co dos sinais aferentes xa existentes procedentes da mesma parte do corpo, pódense formar novos módulos. A agregación deses novos módulos funcionalmente similares, cunha redistribución a unha nova localización, puidera dar lugar a unha nova área. Eses cambios poden ocorrer con bastante rapidez na evolución. Por exemplo, a cortiza somatosensorial do raposo voador (un megaquiróptero, probablemente ramificación precoz da liña dos primates e, polo tanto, unha etapa primitiva na evolución da cortiza cerebral dos primates) ten tres áreas; nunha delas represéntase o tacto profundo e o superficial. Os primates

teñen catro áreas, e o tacto superficial e o profundo están representados en áreas independentes.

Existe entón a evidencia de que as grandes diferencias na organización da corteza cerebral nos mamíferos actuais pode explicarse por cambios na morfoloxía do corpo, incluíndo a adición ou modificación dos receptores sensoriais, de influencias ambientais e de cambios no tamaño da lámina cortical no desenvolvemento. Como a conducta supe-

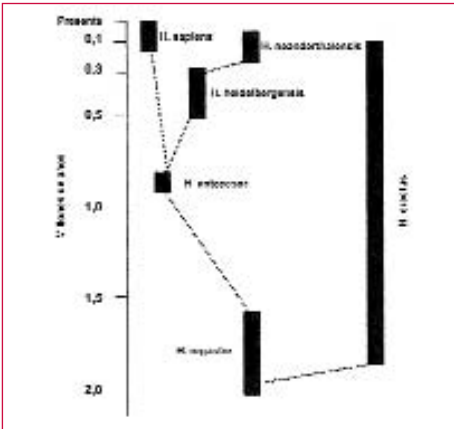


Figura 4. *Homo* ó longo dos dous millóns de anos pasados, comezando nunha división entre o *H. erectus*, que migrou a Asia, e o *H. ergaster* que despois migrou en varias ondas a Europa pero que tamén retivo unha poboación en África. O *H. ergaster* puido chegar a se-lo *H. antecessor*, que parece que deu orixe a dúas liñaxes: unha, os predecesores dos Neandertal, migraron a Europa mentres que os outros ficaron en África e chegaron a se-los *H. sapiens*, que emigraron a Europa e a Asia hai uns 70.000 anos (baseado en M. C. Corballis, 1998²⁷).

rior, as actividades cognitivas e a linguaxe están claramente ligadas á corteza cerebral, deberon orixinarse a través dun proceso similar. Esta perspectiva conduce a un novo grupo de regras para estudialas funcións cognitivas, porque o incremento da capacidade cognitiva, a linguaxe e as habilidades sociais asociadas co home están suxeitas a cambios na morfoloxía externa, ó ambiente e á rede interna de procesamento sensorial. As funcións superiores non poden separarse deses factores. A evolución da mente é a evolución do cerebro, que depende de efectos xenéticos e epixenéticos sobre o desenvolvemento do sistema nervioso.

Podemos afirmar que a arquitectura da mente ten as súas bases na arquitectura do cerebro. O tamaño e a complexidade da corteza cerebral é unha das características distintivas dos primates, especialmente do home. Para comprender cómo evolucionou a mente humana debemos coñecer as presións, influencias e mecanismos que moldearon a evolución desta corteza cerebral.

Existe un plan básico para a organización da corteza cerebral en tódolos mamíferos. Estes patróns de organización cortical puideron orixinarse a partir dunha combinación de requisitos ambientais e de cambios nos programas de desenvolvemento. O desenvolvemento é a etapa sensible na que pode actuar a selección. ¿Como operan esas

²⁷ "Evolution of the human mind", en *Advances in Psychological Science*, vol. 2: *Biological and Cognitive Aspects*, M. Sabourin, F. Craik e M. Robert (eds.), páxs. 31-62, Hove, Inglaterra, Psychology Press/Erlbaum.

influencias no ámbito xenético e celular?

A cortiza cerebral dos mamíferos actuais está formada por seis láminas e teñen unha organización modular. Aínda que os tipos neuronais difiren significativamente no detalle, todos utilizan os mesmos grupos de neurotransmisores e receptores. Os diferentes mamíferos elaboran cortizas grandes ó aumenta-las áreas corticais sensoriais primarias e as áreas motoras²⁸ (figura 2) e ó elaborar novas áreas corticais. Un dos acontecementos máis rechamantes da bioloxía evolutiva é o incremento do cerebro homínido (de 400 a uns 1300 gramos) que está asociado a un incremento nas habilidades manuais, á adquisición dunha cultura de útiles de pedra, de vida familiar e, quizais máis tarde, dunha linguaxe e culturas actuais. O aumento de tamaño do cerebro foi acompañado da expansión da cortiza dos lóbulos parietal e temporal, da aparición das áreas corticais da linguaxe e dun incremento na asimetría entre os hemisferios cerebrais. O cerebro do *homo sapiens* non semella ter cambiado un chisco o seu tamaño, forma ou morfoloxía externa des que a especie apareceu hai cen mil anos. Parece difícil de crer, sen embargo, que a transición do home das cavernas ata o actual tivese lugar sen cambios importantes nas características de operación do cerebro (figura 4). Tales cambios evolutivos puideron ocorrer dentro dos parámetros da estrutura cerebral, polo que as modificacións no

procesamento dinámico do cerebro poden non se revelar en cambios do tamaño ou morfoloxía externa.

A preadaptación foi unha das contribucións máis significativas á evolución. A preadaptación é o concepto de que unha estrutura, función ou habilidade pode chegar a modificarse para executar unha función nova, e a miúdo non relacionada. Estudos comparativos da cortiza cerebral están revelando cómo o mapa básico da periferia sensorial chegou a modificarse para propósitos especiais en mamíferos tan apartados como os monotremas e os monos.

Unha forma de preadaptación é que unha estrutura engada novas funcións a outra existente. A boca, que se especializou para respirar e comer, é un exemplo interesante xa que proporcionou unha preadaptación na evolución do home que permitiu o desenvolvemento da fala. Aínda que a lingua e os dentes evolucionaron para manipular a comida, fixéronse esenciais para a articulación lingüística. O achado de neuronas na cortiza do lóbulo prefrontal (área F5) que se activan cando un mono observa outro que realiza xestos ou manipulacións é de grande interese. Estas neuronas, chamadas especulares, xa que reflicten o que outro mono fai, poden se-la evidencia dun sistema que permita a representación directa entre a produción e a percepción de xestos intencionais. A área F5 nos monos é a equivalente á de Broca no home, a área

28 Aquelas zonas da cortiza cerebral de onde saen os axóns que levan as ordes para o movemento.

cortical máis importante involucrada na produción da linguaxe. Como o antepasado común dos monos e do home viviu hai uns trinta millóns de anos, as preadaptacións neurofisiolóxicas para, polo menos, algúns aspectos da linguaxe puideron ter lugar moito antes do que se pensaba.

Aínda que o bipedalismo e a liberación das mans puideron lanza-la comunicación xestual, o primeiro homínido aínda tiña o cerebro dos grandes monos. O enorme incremento do tamaño do cerebro que distingue o home moderno dos grandes monos empezou hai máis de dous millóns de anos (figura 4) coa emerxencia do xénero *homo*, asociada coa primeira evidencia da fabricación de utensilios de pedra. Os cambios no tracto vocal necesarios para produci-la linguaxe parece que ocorreron relativamente tarde na evolución do homínido e aínda do Neandertal, que viviron hai só trinta mil anos, e probablemente eran anatomicamente incapaces de producir unha linguaxe articulada. Algúns investigadores pensan que a linguaxe non apareceu ata que xurdiu o *Homo sapiens*, pero parece bioloxicamente máis plausible que un sistema tan complexo como a linguaxe se desenvolvese gradualmente a través da evolución do homínido.

O paso de usa-la man para xesticular a emprega-la boca traería varias vantaxes: requiríase menos enerxía; a comunicación podía continuar na escuridade e entre grandes distancias; as mans estaban libres. Estes feitos facili-

tarían a ensinanza ó mesmo tempo que se facían demostracións e probablemente se aceleraría a manufactura e a tecnoloxía. O reduci-la linguaxe a un fluxo temporal forza os símbolos a ser menos icónicos e, polo tanto, máis simbólicos, o que aumentaría a capacidade de almacenamento e a habilidade para asociar e abstraer.

Pero eses cambios non se fixeron sen custo, xa que unha forma puramente temporal de comunicación impón unha gran carga na temporización precisa e no patrón temporal. Isto puido proporcionar unha gran presión na asimetría cerebral para a linguaxe, xa que o control preciso da secuencia temporal sería máis doada de executar dentro dun único hemisferio cerebral, sen a necesidade de utilizar conexións entre os dous, que son relativamente lentas. Unha consecuencia do cambio á linguaxe vocal puido ser unha asimetría programada xeneticamente, quizais imposta sobre asimetrías débiles preexistentes, que se reflicten, no home moderno, na forte tendencia da poboación ós destros e na dominancia do hemisferio esquerdo para a linguaxe.

As preadaptacións non teñen que ser por forza só estruturais; moitas actitudes do home, incluíndo a emoción de desgusto ou as manifestacións —mediadas polo sistema nervioso autónomo— do amor, como o avermellarse, poden te-la súa orixe en ancestrais mecanismos protectores ou estratéxicos do homínido.

Outro concepto importante é o de modularidade, a idea de que o cerebro e a mente están formados por moitas unidades, cada unha ó servizo dunha función particular e utilizando mecanismos adaptados a ela, en vez de ser unha máquina de propósito xeral. A organización modular reflíctese no desenvolvemento de habilidades conceptuais nos nenos, e os experimentos que revelaron esas habilidades son un exemplo de ‘enxeñaría ó revés’, despezar un sistema para ver cómo funciona. O mesmo enfoque, guiado polos principios evolutivos, estase a utilizar para analiza-las funcións da mente tales como a linguaxe, as emocións ou a aparente conducta irracional (por exemplo, comer feces). O enfoque oposto—utilizado por investigadores da vida artificial e por algúns deseñadores de robots—é empregar principios evolutivos para construír un organismo activo desde cero. O máis importante é a demostración de que ve-lo cerebro e a mente a través da lente da selección natural se está revelando un rico filón de ideas. Ó final estas poderían axudar a integra-los enfoques dispares da Neurociencia contemporánea e da Psicología cognitiva.

PERCEPCIÓN²⁹

¿Cal é a relación entre o mundo físico que nos rodea e a nosa experien-

cia perceptiva sensorial? O obxectivo experimental é descubri-los mecanismos cerebrais implicados nas transformacións neuronais que ocorren nas sucesivas etapas do procesamento. As características primitivas dun estímulo (luz, calor, son, forza, substancias químicas) que nos afecta transdúcese³⁰ selectivamente nos terminais periféricos das fibras nerviosas sensoriais (receptores). A nosa experiencia perceptiva está mediada, unha vez que o estímulo desapareceu e cun pequeno atraso temporal, por imaxes abstractas determinadas polas propiedades de transducción dos receptores e polas propiedades de procesamento das redes neuronais cerebrais implicadas. Como estas redes neuronais son propias de cada individuo, a nosa experiencia perceptiva é única. A activación dos receptores xera impulsos nerviosos (potenciais de acción) que se proxectan e reenvían a través das vías sensoriais do sistema nervioso; estes sinais son susceptibles de transformación a cada nivel sináptico, impostos pola microestructura das poboacións neuronais e pola influencia reguladora dos sistemas neurais do sistema nervioso central. Os sistemas sensoriais principais (visión, somestesia, etc.) proxectan as súas conexións ás áreas sensoriais primarias da corteza cerebral coma nun mapa topográfico (figura 2); son as chamadas *representacións*, que nos proporcionan a idea dun reflexo neural no

²⁹ O proceso mediante o cal se recoñecen e interpretan a natureza e o significado dos estímulos sensoriais.

³⁰ Transformación dun tipo de enerxía noutro. Por exemplo, a enerxía electroquímica nos fotorreceptores da retina é a transducción da enerxía luminosa.

cerebro dalgún aspecto particular do mundo sensorial. Algúns sinais van máis ou menos directamente a unha saída motora e realizan as transformacións de coordenadas espaciais unindo as dimensións sensoriais e motoras. Supoñemos que as representacións de entrada se combinan con recordos almacenados de experiencias pasadas, conducindo nun caso a percepción e noutro a patróns de actividade neural que ó se activar producen movementos; en moitos casos están inextricablemente unidos. As representacións neurais no cerebro varían ó longo dun *continuum* desde as isomórficas ó estímulo físico ou patróns de movemento a eses que son máis abstractos.

O método máis productivo utilizado en estudos dos mecanismos cerebrais en percepción é a combinación de medidas psicofísicas³¹ da execución de primates humanos e non humanos mentres realizan tarefas perceptivas, con rexistros simultáneos de sinais da actividade cerebral evocadas polos estímulos das tarefas e as respostas dos suxeitos. A finalidade é identificar as relacións causais entre a conducta e os acontecementos cerebrais e determinar cales deses acontecementos poden mostrarse necesarios e suficientes para a conducta.

Os sinais dos atributos dos diferentes estímulos (por exemplo, de ima-

xes visuais, tacto) proxéctanse a través dos sistemas aferentes a distintas áreas corticais, conectadas entre si, que están especializadas en formas de procesamento dun ou máis atributos, máis que en localización funcional. Non se atopou zona final ningunha de orde superior á que esas zonas proxectasen e na que se integrase unha imaxe neuronal de percepción (figura 6). Unha hipótese é que tales imaxes neuronais están embebidas na actividade dinámica dos mesmos sistemas distribuídos³². En efecto, ó non estar localizada toda a información que necesita o cerebro para realizar unha tarefa determinada, a conclusión inevitable é que os procesos sensoriais, cognitivos e motores resultan de interaccións paralelas entre grandes poboacións de neuronas distribuídas entre múltiples estruturas da corteza cerebral e subcorticais. De aquí derivou a necesidade da 'unión', é dicir, do proceso responsable da unión funcional desta actividade distribuída. Esta hipótese deu lugar ó 'problema da unión': ¿como se unen e recoñecen as actividades neuronais dentro e entre os nodos dun sistema distribuído como un estado de representación coherente da percepción? A solución proposta é que a unión se permite gracias a unha sincronización transitoria da actividade neuronal nas diferentes rexións do sistema. A hipótese da unión está limitada xa que non ofrece solución ó

31 A Psicofísica é a ciencia que correlaciona as características físicas dun estímulo (por exemplo, a súa intensidade) coa resposta a ese estímulo, para explicar os factores psicolóxicos implicados na relación.

32 Un sistema formado por calquera combinación de grupos neuronais interconectados, coa finalidade de transmitir, recibir e procesar información.

eterno problema: ¿que ocorre a continuación? É dicir, ¿que mecanismos neuronais poden imaxinarse que recoñezan a presenza ou ausencia de sincronización a unha frecuencia particular, e identifiquen o patrón como o evocado por un evento externo particular?

¿CALES SON AS FUNCIÓNS BÁSICAS DA CORTIZA CEREBRAL?

A contestación directa é que non o sabemos. Sobre a base do dito ata agora puidera supoñerse que coñecemos moito sobre a función da cortiza cerebral, pero non é así. O coñecemento dispoñible é fenomenolóxico³³, con poucas explicacións dos mecanismos. Sabemos moito da 'xeografía' do cerebro e das súas conexións. Foron respostas ás preguntas de 'onde', formuladas no século XX. Tales respostas revelan pouco sobre as características operativas do cerebro. O que necesitamos para unha comprensión da función cerebral é coñece-los mecanismos da actividade dinámica de grandes poboacións de neuronas nos sistemas cerebrais.

Dous dos principais problemas da Neurociencia que non se deron resolvido son, o primeiro a natureza das operacións dinámicas nos microcircuitos locais e nos sistemas distribuídos da cortiza cerebral. Atribuíronse moitas funcións da cortiza cerebral no ámbito fenomenolóxico, tales como a

detección do limiar dos estímulos, amplificación, converxencia de características dos estímulos, sincronización, etc. Ningún deles, sen embargo, se comprende completamente no ámbito da operación dos circuitos locais. O segundo problema sitúase a maior escala: ¿cales son as operacións neuronais dentro dos sistemas distribuídos da cortiza cerebral? Aquí o fenómeno de converxencia de características dos estímulos alcanza a súa expresión máxima nos sistemas distribuídos dos lóbulos parietal, temporal e frontal. Nas neuronas do lóbulo parietal intégranse combinacións de características sensoriais e motoras integradas con mecanismos neuronais asociados a estados de motivación. Aínda que coñecemos-las propiedades funcionais dos sistemas distribuídos do lóbulo parietal, descoñecemos-las operacións corticais que as producen.

Esas dúas preguntas tratan con accións en poboacións neuronais que varían en número desde uns centos de neuronas nunha columna cortical a millóns nos sistemas distribuídos. Pero teñen unha calidade en común: as propiedades dinámicas das accións das poboacións neuronais non poden deducirse da acción de neuronas individuais dentro delas. As propiedades das poboacións non son a simple suma das partes, emerxen da actividade dinámica como un todo. As propiedades emerxentes cerebro-mente non son

33 A rama dunha ciencia que clasifica e describe os seus fenómenos sen intentar explicalos.

iguais, da mesma maneira que pulmóns e respiración non son idénticos.

NEUROCIENCIA COGNITIVA

Este novo campo formouse pola unión de certos aspectos da ciencia cognitiva³⁴ coa Neurobioloxía do cerebro humano, coa finalidade de descubrir cómo funcionan os cerebros humanos durante a reflexión. Quizais é a máis humana das ciencias xa que está implicada na natureza do coñecemento e en cómo o adquirimos e usamos. O

tema central das ciencias cognitivas, formulado en termos actuais, é o do concepto das representacións mentais.

Os deseños experimentais dos psicólogos cognitivos e neurocientíficos proceden de deseños da arquitectura cognitiva da percepción, a memoria, a linguaxe, a atención e actividades similares embutidas en tarefas que os suxeitos poidan realizar. Recentemente coincidiu a aparición neste campo dos métodos para ve-lo cerebro do home durante o funcionamento. Son os métodos de imaxe cerebral, como o PET³⁵ e a IRMf³⁶. A actividade xerada no cerebro

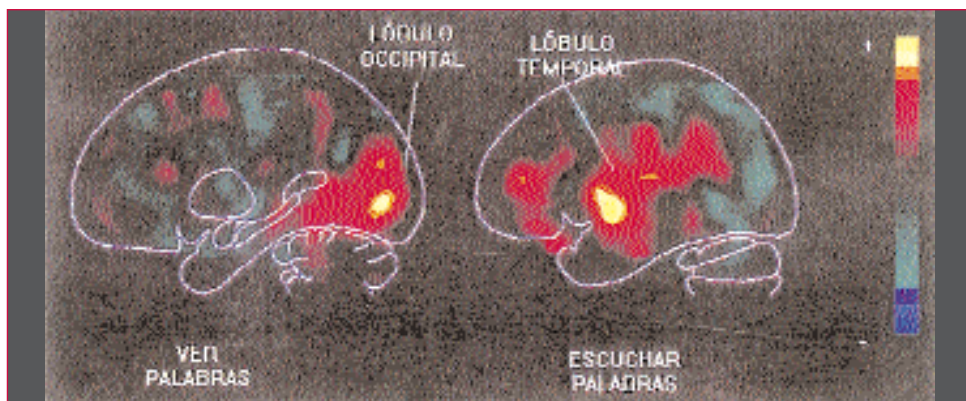


Figura 5. Imaxe de zonas de activación no cerebro do home obtida coa técnica da PET. Cando o suxeito ve palabras prodúcese unha forte activación na rexión occipital, correspondente á área visual. Cando escoita palabras prodúcese unha intensa activación na zona do lóbulo temporal, correspondente á rexión auditiva.

34 Relacionada co proceso de coñecemento, comprensión e aprendizaxe de algo.

35 PET: Positron Emission Tomography (tomografía mediante a emisión de positróns). Require a inhalación ou inxección de moléculas trazadoras marcadas radioactivamente. Proporcionou información da anatomía funcional do cerebro e cómo cambia en diferentes estados de conducta, particularmente cando o home executa tarefas cognitivas.

36 Imaxe por resonancia magnética funcional. A resonancia magnética nuclear (RMN) é un método non invasivo que permite estudos químicos específicos do tecido cerebral vivo. A imaxe mediante resonancia magnética (MRI: magnetic resonance imaging) é un método para visualizar tecidos vivos baseados en sinais de RMN de prótons na auga dos tecidos. O sinal local da auga aumenta co aumento da actividade neuronal. O método proporciona imaxes tridimensionais da anatomía cerebral.

durante a execución das tarefas pode detectarse e localizarse; prodúcense así mapas de actividade cerebral durante os procesos perceptivos, motores e cognitivos (figura 5).

Con esta metodoloxía confirmouse a localización das áreas sensoriais e

motoras da corteza cerebral do home. Pero eses estudos revelaron que o tamaño desas áreas varía entre individuos e entre hemisferios do mesmo cerebro, e que poden cambiar de tamaño debido a experiencias intensas de tipo sensorial ou motor. Ademais, púxose de manifesto que esas áreas

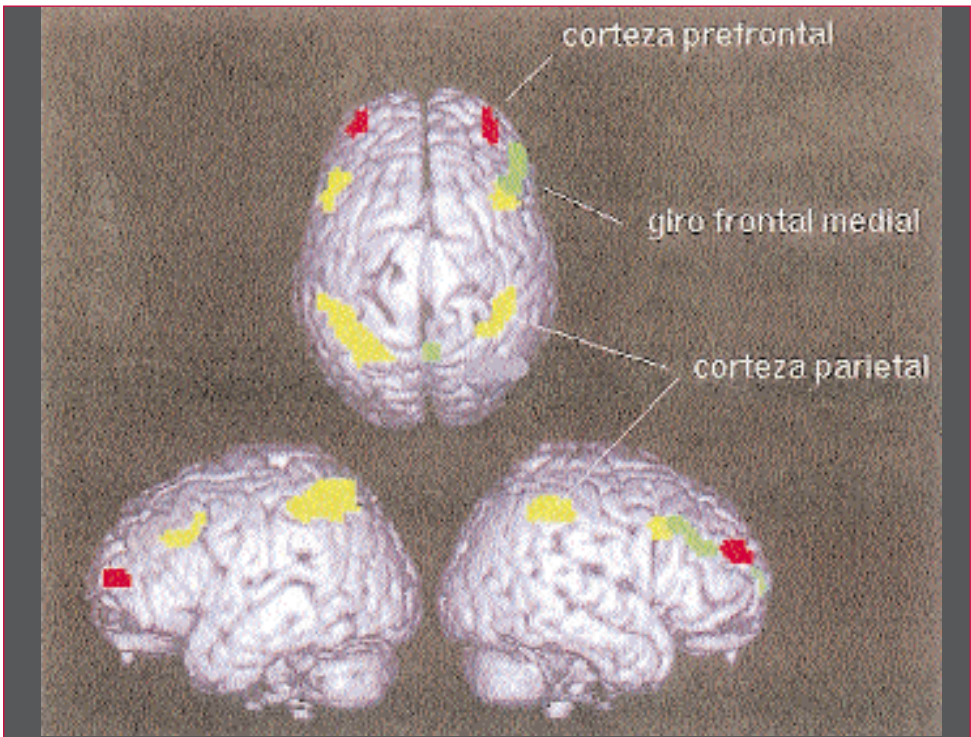


Figura 6. Imaxe obtida mediante RMNf do cerebro humano cando o suxeito realiza unha tarefa na que ten que recordar un obxectivo xeral final mentres executa outras tarefas con obxectivos distintos. Equivalente a cando se nos interrompe cunha pregunta mentres lemos un libro e temos que recordar e volver ó punto onde deixámo-la lectura. As cores amarela, verde e vermella sinalan as áreas da corteza cerebral activadas durante a execución da tarefa. Non hai unha activación de toda a corteza do cerebro, senón que se producen activacións en zonas discretas, distribuídas na corteza cerebral.³⁷

37 Segundo E. Koehlin, *et al.*, *Nature* 399, 148, 1999, 151.

poden estar activas cando un suxeito imaxina experiencias perceptivas ou motoras, pero sen movemento.

De xeito similar tamén se definiu a localización de rexións activas durante operacións perceptivas superiores. Demostrouse que moitas funcións cognitivas que se cría que se localizaban nunha área única da corteza cerebral implican en realidade moitas áreas, frecuentemente moi separadas, nunha disposición distribuída, non xerárquica (figura 6).

Ata a máis simple das operacións cognitivas, incluíndo a linguaxe, a aprendizaxe, o recordo e a atención, están asociadas con grupos máis ou menos diferentes de rexións activas distribuídas por toda a corteza cerebral. Eses nodos de actividade cambian en intensidade e posición no tempo conforme progresa a execución da tarefa cognitiva. É importante notar que as áreas da corteza cerebral entre os lugares activos non amosan signos de activación relacionada coa tarefa. Este é un feito importante, xa que non hai evidencia dunha actividade masiva na corteza cerebral. Finalmente, confirmáronse as funcións da corteza cerebral do lóbulo frontal na memoria do traballo³⁸, en planificación e en accións voluntarias, e mesmo se observaron defectos na activación do lóbulo frontal nalgúns estados psicóticos³⁹ (figura 7).

Estes resultados apoian os conceptos de segregación funcional de certos procesos en rexións localizadas da corteza cerebral e a súa integración funcional na acción dun sistema distribuído formado por moitas rexións locais activas durante a realización de tarefas perceptivas ou cognitivas (figura 6). Pero estes resultados non son máis que respostas elegantes a preguntas 'xeográficas'; só nos informan de 'ónde' ocorren os acontecementos, pero non revelan as operacións neuronais que xeran eses sinais. Esta será a seguinte importante e difícil etapa: descubrir cómo se relacionan eses sinais coa actividade das neuronas que as xeran. Este é un problema crucial que moitos científicos están abordando mediante experimentos con primates non humanos mentres traballan en tarefas perceptivas ou cognitivas. O paradigma experimental inclúe o rexistro simultáneo da actividade cerebral.

A EXPLICACIÓN NEUROBIOLÓXICA DO EU

Unha das preguntas máis problemáticas en filosofía das ciencias biolóxicas é cómo algo chamado 'sentimento' entra nos acontecementos físicos que comprenden un organismo. O problema da consciencia pode describirse en termos de cómo o cerebro xera un sentido de si mesmo (o eu) que é o

38 A memoria é unha función mental complexa que ten catro fases distintas: (1) memorización ou aprendizaxe, (2) retención, (3) recordo e (4) recoñecemento. Clinicamente subdivídese en inmediata, recente e remota. A memoria de traballo é a memoria inmediata, que utilizamos para retermos recordos durante tempos curtos.

39 Trastornos nos que hai unha perda dos límites do ego ou unha grande alteración da realidade con delirios ou alucinacións

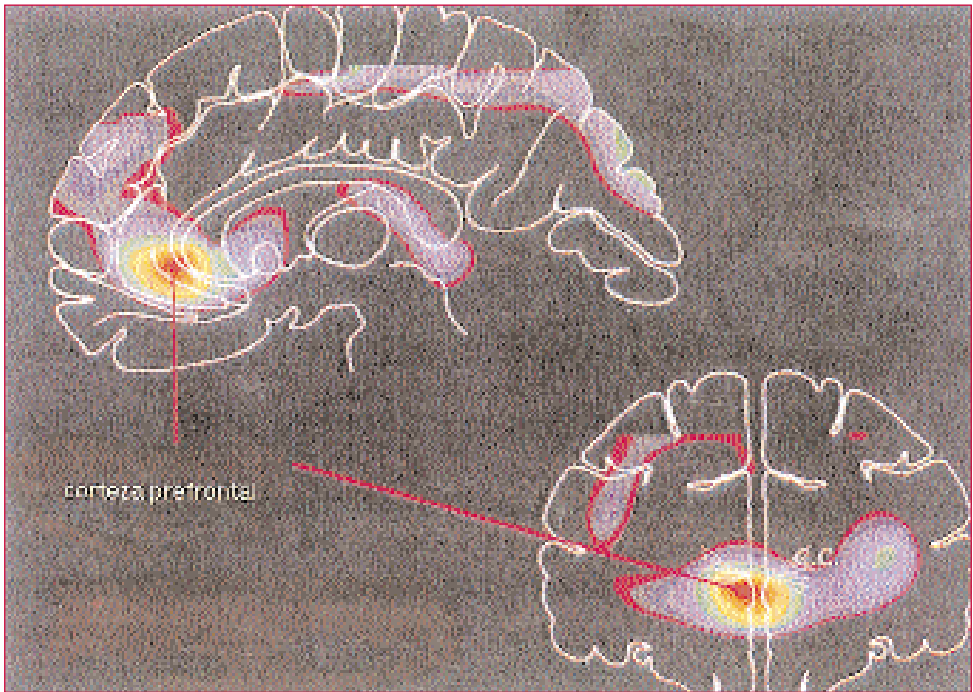


Figura 7. Imaxe obtida mediante a PET nun enfermo psicótico. Hai unha diminución significativa da actividade metabólica na rexión sinalada na corteza prefrontal (á esquerda da imaxe)⁴⁰.

verdadeiro suxeito da experiencia. Moitas das enfermidades que producen os maiores sufrimentos nos seres humanos, como a esquizofrenia⁴¹, son trastornos primarios do eu.

¿Como está organizado o cerebro para facer posible a actividade mental? Esta pregunta, e as súas respostas, é central para comprende-la orixe emerxente da mente. A conciencia dun

mesmo é, quizais, o aspecto evolutivo máis importante: ser consciente de que se é consciente. ¿Cal é a explicación neurobiolóxica do eu? O mantemento dun medio interno estable (homeostase) é imperativo para regula-la vida de calquera organismo. Damasio⁴² suxire que a emerxencia, na evolución, de sistemas neuronais organizados ó servicio desta función proporciona as etapas

40 Baseado en W. C. Drevets *et al.*, *Nature* 386, 1997, 824-827.

41 Un grave trastorno emocional de profundidade psicótica marcado caracteristicamente por un afastamento da realidade con delirios, alucinacións, desharmonía emocional e conducta regresiva.

42 A. Damasio, *The feeling of what happens: Body and emotion in the making of consciousness*, Harcourt Brace, 1999.

iniciais cara á emerxencia do eu. ¿Como xurdiu? ¿Cando xurdiu? A evidencia paleontolóxica apunta a que apareceu moi cedo, nun espacio de centos de miles de anos. Esta evolución tan rápida foi de difícil explicación. A partir de pequenas mutacións nos xenos que regulan a morfoloxía cerebral pódense producir, como levamos visto, grandes cambios na estrutura do cerebro. Estes cambios incorporáranse con gran rapidez ás estruturas cerebrais xa existentes.

A finais da década de 1980, Gerald Edelman propuxo —a partir dun modelo de funcionamento do sistema inmunolóxico, polo que recibiu o premio Nobel de Fisioloxía e Medicina en 1972— que o funcionamento do cerebro podía estar baseado nun sistema de selección, e ofrece unha explicación para esa emerxencia tan rápida no marco da súa Teoría de Selección de Grupo Neuronal. Hai un sistema de selección durante o desenvolvemento do feto e outro determinado pola experiencia durante o resto da vida. Probablemente se ‘programe’ moi pouco durante o desenvolvemento fetal, o que quere dicir que nacemos cun equipo básico moi simple, pero ese deseño permítenos construí-lo noso propio cerebro ó longo da vida. Nesta evolución é crucial o proceso de conectar, correlacionar e xerarquizar-la información. A experiencia —un aspecto importantísimo— non é pasiva, senón que forma parte activa da construción do cerebro.

Naturalmente, o argumento básico está en explicar cómo se incorporan os cambios ós circuítos cerebrais. Para intentar contestar esta pregunta debemos coñecer-la estrutura fundamental do cerebro. É necesario un substrato neuronal, coas súas conexións, é dicir, unha rede neuronal. Ademais, a experiencia utiliza, selecciona ou crea novos circuítos —ou mapas, na terminoloxía de Edelman— nas redes neuronais do cerebro, establecendo conexións adecuadas que permitan soste-la actividade a través de sinais *reentrantes*. Santiago Ramón y Cajal dicíao dunha maneira gráfica: hai que facer ximnasia mental para desenvolve-lo cerebro, da mesma maneira que facemos ximnasia muscular para desenvolve-los músculos do noso corpo.

Para Damasio, o eu ten un precedente pre-consciente biolóxico, o proto-eu, que corresponde a unha colección coherente de patróns neuronais que representan nun mapa, momento a momento, o estado físico do organismo. as principais estruturas do sistema nervioso implicadas inclúen os núcleos do tronco cerebral, hipotálamo, o mesencéfalo e as cortizas insular e somatosensoriais. Este amplo sistema crea unha representación de primeira orde dos estados actuais do corpo. En paralelo créanse mapas sensoriais que representan obxectos, tanto obxectos presentes no mundo coma imaxes mentais. A súa interacción necesariamente altera o estado actual do organismo. Isto conduce á proposición central de que a base para un coñecemento

consciente do eu é un estado de sensación que xorde cando nos organismos se representa un proto-eu non consciente no proceso de ser modificado por obxectos. En esencia, un sentido do eu depende da creación dun mapa de segunda orde, en certas rexións cerebrais, de cómo foi alterado o proto-eu.

Damasio propón distincións conceptuais importantes entre o eu e o eu autobiográfico, entre o núcleo e a consciencia ampla, e entre emoción e sentimento. O núcleo do eu é o protagonista transitorio da consciencia que se xera continuamente a través do encontro con obxectos. En contraste, o eu autobiográfico depende fortemente da formación de recordos duradeiros de experiencias. A identidade persoal é un concomitante obvio do eu autobiográfico.

A consciencia nuclear é unha consecuencia dos mesmos mecanismos que xeran o propio núcleo, co elemento engadido do incremento no procesamento de obxectos que estiveron implicados en xera-lo núcleo. En contraste, a consciencia ampla depende de manter na mente, no tempo, unha multiplicidade de patróns neuronais que describen o eu autobiográfico. Unha implicación importante desta tese é que a consciencia non é o privilexiado dominio dun sistema sensorial, xa que a lesión dunha canle sensorial non ten influencia sobre a consciencia nuclear.

Estamos no albor dunha nova era e nos anos vindeiros participaremos nunha excitante viaxe a través do cerebro e a conducta que nos permitirá comprende-las claves do ser humano.

