

F-8
438
38

LLIÇÓ INAUGURAL
DEL CURS ACADÈMIC
2012-2013



EL CONCEPTE DE REPRESENTACIÓ CEREBRAL EN NEUROCIÈNCIA COGNITIVA

LLIÇÓ INAUGURAL DEL
Dr. Carles Escera

CATEDRÀTIC
DE LA FACULTAT DE PSICOLOGIA
DE LA UNIVERSITAT DE BARCELONA



UNIVERSITAT DE BARCELONA

$$\begin{array}{r} F-8 \\ \hline 438 \\ \hline 38 \end{array}$$

UB

BIBLIOTECA DE LA UNIVERSITAT DE BARCELONA



0701675273

x

LLIÇÓ INAUGURAL
DEL CURS ACADÈMIC
2012-2013

EL CONCEPTE DE REPRESENTACIÓ CEREBRAL EN NEUROCIÈNCIA COGNITIVA

LLIÇÓ INAUGURAL DEL
Dr. Carles Escera
CATEDRÀTIC
DE LA FACULTAT DE PSICOLOGIA
DE LA UNIVERSITAT DE BARCELONA

BARCELONA, 8 D'OCTUBRE DE 2012



© Publicacions i Edicions de la Universitat de Barcelona
Adolf Florensa, s/n, 08028 Barcelona, tel.: 934 035 530, fax: 934 035 531,
comercial.edicions@ub.edu, www.publicacions.ub.edu

Fotografia de la coberta: Detall del primer pis de l'Edifici Històric
Tiratge: 500 exemplars
Dipòsit Legal: B-28.200-2012
Impressió: Gráficas Rey

Família tipogràfica: Janson
Paper: Paper òfset, compost de pura polpa ecològica FSC i 100% de pasta ECF

**EL CONCEPTE DE REPRESENTACIÓ CEREBRAL
EN NEUROCIÈNCIA COGNITIVA**

Lenka Selinger, Jordi Costa Faidella, Francisco Barceló i Manuel S. Malmierca llegiren críticament i constructivament aquest text i els vull agrair els seus comentaris i suggeriments. També estic en deute amb la Facultat de Psicologia de la Universitat de Barcelona, i en particular amb el seu actual degà, el Dr. Manuel Viader, pel seu suport incondicional al llarg d'aquests anys. (*N. de l'A.*)

Magnífic Senyor Rector,
Senyor Degà de la Facultat de Psicologia,
personal d'administració i serveis,
estudiants, amigues i amics,

ORÍGENS DE LA NEUROCIÈNCIA COGNITIVA

Fins ben entrat el segle XIX, l'estudi acadèmic de l'activitat mental era una branca del saber reservada a la filosofia, que feia ús de la introspecció com a principal mètode de treball. No fou fins a la segona meitat d'aquell segle que la tradició introspeccionista fou progressivament substituïda per estudis empírics de la ment, els quals donaren lloc al sorgiment de la psicologia científica. Qui fou rector d'aquesta Universitat, el Dr. Antoni Caparrós, i professor meu a l'inici dels anys vuitanta, estudià a bastament aquests textos originals i fixà, juntament amb altres estudiosos, l'origen de la psicologia científica l'any 1879 a Leipzig (Alemanya), amb la figura de Wilhelm Wundt (1832-1920), autor de l'obra *Principis de psicologia fisiològica*.

Durant aquells primers anys, Wundt, així com molts dels seus deixebles, entre ells Gustav Fechner (1801-1887), que és considerat el pare de la psicofísica, s'interessà fonamentalment per l'estudi de les sensacions, és a dir, per la seqüència de fenòmens pels quals un estímul origina una resposta subjectiva. No fou fins a finals de segle que els psicòlegs tornaren a dirigir les anàlisis vers els fenòmens subjectius, com ara l'aprenentatge, la memòria, l'atenció, la percepció i l'acció voluntària. Aquest interès, i el desenvolupament d'estratègies experimentals apropiades, permeté estendre l'aproximació quantitativa de la psicologia experimental als processos mentals superiors.

L'afany empirista i per una psicologia objectiva afavorí, a causa de la influència de la reflexologia russa i especialment de la seva figura més des-

tacada, Ivan Pavlov (1849-1936), el sorgiment d'un corrent epistemològic cabdal dins la psicologia científica. Em refereixo al conductisme impulsat per John B. Watson (1878-1958), que promulgava l'estudi de la conducta estrictament observable —la dels humans, de la mateixa manera que la dels animals—, al marge d'especulacions sobre qualsevol activitat mental que, per naturalesa, es considerava no observable. Durant la seva hegemonia, compresa entre els anys deu i cinquanta del segle xx, l'interès exclusiu per la conducta observable reduí el camp d'interès de la psicologia experimental a un conjunt de problemes molt limitat —fonamentalment relatius a l'aprenentatge i la memòria—, cosa que excloué algunes de les característiques més fascinants de l'activitat mental.

Tanmateix, l'hegemonia conductista perdé empenta quan els psicòlegs de la Gestalt plantejaren que els fenòmens perceptius s'explicaven millor en relació amb les propietats emergents de la configuració dels estímuls que els donaven lloc, segons la màxima que «el tot és més que la suma de les seves parts». Cap a finals dels anys cinquanta, el conductisme va anar perdent influència, en part per les seves limitacions i els seus fracassos, i en part per les possibilitats que obrien el desenvolupament de la tecnologia i la teoria de la computació, i va anar prenent cos un nou plantejament epistemològic en psicologia: la psicologia cognitiva. Un dels seus impulsors més decisius, George A. Miller (1920-2012), publicà l'any 1956 l'influent article «The magical number seven, plus or minus two». Juntament amb altres treballs apareguts aquells anys, es començà a insistir en conceptes molt allunyats del conductisme, com ara l'organització de la memòria, els plans de conducta, etc.

Gràcies a les idees d'Edward Tolman, Ulric Neisser, Herbert Simon, Noam Chomsky i el mateix Miller, entre d'altres, la psicologia va convèncer la comunitat científica que la vida mental és, de fet, molt més rica que l'acceptada pels plantejaments conductistes, i es perfilà una nova manera d'entendre la conducta, segons la qual aquesta conducta depèn en molt bona part de la percepció, de l'aprehensió que l'organisme fa del seu entorn, i considerarà aquesta aprehensió com un procés constructiu que no depèn únicament de la informació intrínseca a l'estímul percebut sinó de l'estructura mental de qui el percep. Amb aquest plantejament, doncs, la tasca del psicòleg cognitiu esdevé la d'analitzar els processos que intervien entre l'estímul i la resposta manifesta que dóna lloc a la conducta,

accedint a la «caixa negra» que els conductistes s'havien negat a tenir en compte.

Una menció a part mereix Donald Hebb (1904-1985), considerat un dels precursors de la psicologia fisiològica moderna. És pertinent recordar aquí que l'origen de la psicologia científica es remunta a Wundt precisament amb la publicació dels seus *Principis de psicologia fisiològica*; tanmateix, la psicologia fisiològica de Wundt, com ja he apuntat, és una psicologia de les sensacions, sense cap referència —ni, òbviament, mesura— explícita a la fisiologia que la sustentava. En canvi, el llibre de Hebb, publicat el 1949, encara sota hegemonia conductista, titulat *The organization of behavior*, no només formulà uns plantejaments associacionistes que tingueren una influència destacada en el desenvolupament de la nova psicologia, sinó que situà el sistema nerviós en una posició central en l'explicació de la conducta, cosa que suposà un trencament conceptual amb el conductisme. A Hebb també devem el concepte de sinapsi hebbiana, cabdal per explicar els mecanismes d'aprenentatge associatiu, de plasticitat cerebral i per a la formació de xarxes neuronals distribuïdes, i que ha cobrat una renovada rellevància recentment.

En redirigir l'atenció envers les operacions mentals, els psicòlegs cognitius es començaren a interessar pel processament de la informació, és a dir, pel flux de la informació sensorial que va des dels receptors perifèrics fins a les eventuals operacions al cervell que comporten l'emmagatzemament de la informació (memòria) i l'acció (conducta). El punt de vista cognitiu s'assentà en el pressupòsit que cada acte perceptiu o motor té una representació interna al cervell i que les nostres percepcions, accions i pensaments depenen de les transformacions internes o computacions d'aquestes representacions. Formulats explícitament, en paraules de Miller, aquests pressupòsits cognitius estableixen, en forma de postulats, que:

- Les funcions cognitives complexes es poden descompondre en processos simples.
- Els processos simples es poden localitzar anatòmicament al cervell i es poden estudiar en un relatiu aïllament.
- Aquests processos cerebrals simples correlacionen directament amb formes simples de processos conductuals.

En aquest context, foren tres els psicòlegs cognitius que aportaren proves en favor de la validesa d'aquests principis. El primer fou Saul Sternberg, que demostrà que algunes tasques cognitives es duen a terme en una sèrie discreta d'etapes de processament i desenvolupà un mètode per caracteritzar-les, l'anomenat mètode dels factors additius (Sternberg, 1969), similar al desenvolupat per Donders un segle abans per a l'estudi dels processos introspectius. Per exemple, en el conegut experiment de cerca serial en memòria, Sternberg postulà que aquest procés es duu a terme en quatre fases successives de processament —codificació, comparació de l'ítem codificat amb la representació dels ítems en memòria, decisió i generació de la resposta— i evidencià que el temps de resposta és directament proporcional a la posició serial que l'ítem de prova ocupa en la seqüència recordada.

Un altre psicòleg cognitiu clau en aquest procés fou Michael I. Posner, que, dotat d'un talent especial per a la creació de tasques experimentals, desenvolupà un seguit de procediments per avaluar aspectes simples del processament de la informació, alguns dels quals li permeteren demostrar que les representacions mentals són, efectivament, objecte de transformacions.

Una tercera influència decisiva correspon a Roger N. Shepard, que mostrà, mitjançant experiments conductuals, que el cervell duu a terme operacions anàlogues, com la rotació d'objectes. Així, en un dels seus experiments, Shepard i Cooper (1982) demostraren que el temps de rotació mental d'un objecte visual era directament proporcional a l'angle de rotació, cosa que implicava novament l'existència de representacions cerebrals internes.

Tot i així, aquests postulats cognitius sorgits de l'experimentació psicològica d'aquells anys no deixaven de ser propostes conceptuals que no acabaven de trobar suport empíric directe, i a poc a poc derivaren en allò que alguns hem considerat una crisi paradigmàtica. Calgué esperar encara dues o tres dècades perquè tingués lloc un canvi de paradigma científic, en el marc de la neurociència cognitiva, que es forjà durant la dècada dels vuitanta.

Així, si hem de considerar algun moment de la història com a especialment rellevant en el sorgiment i la consolidació del concepte de representació cerebral, el moment en què adquireix suport empíric directe, ha de correspondre a l'any 1988, que es pot prendre com el punt de referència de la constitució formal de la neurociència cognitiva. En efecte, aquell

any es publicaren quatre articles a la revista científica *Science* que es poden considerar els textos fundacionals de la disciplina. A més, aquell mateix any, la Fundació James S. McDonnell inicià un ambiciós programa de finançament en formació i recerca en neurociència cognitiva que encara avui continua actiu. I l'any següent aparegué publicat el primer volum de la revista *Journal of Cognitive Neuroscience*.

En el seu influent article, titulat «Localization of cognitive operations in the human brain», Posner i els seus col·laboradors (1988) revisaren el treball sobre processament del llenguatge, dut a terme amb tomografia per emissió de positrons (TEP) —una tècnica d'imatges cerebrals funcionals posada a punt durant aquesta dècada—, i a partir d'aquesta anàlisi innovadora proposaren la hipòtesi que les operacions mentals que constitueixen la base de l'anàlisi cognitiva estan estrictament localitzades al cervell. Moltes d'aquestes operacions havien d'estar, segons aquests autors, implicades en qualsevol tasca cognitiva, fet pel qual hom dedueix que en l'execució de les tasques cognitives més simples hi han de treballar un conjunt d'àrees cerebrals distribuïdes. Segons aquest punt de vista, les tasques no s'executen en cap àrea en particular, però les operacions específiques que les sustenten han de tenir una localització anatòmica específica. La contribució cabdal de Posner al sorgiment de la neurociència cognitiva consisteix en la utilització de la metodologia de la subtracció de Donders (1868), reintroduïda en la psicologia cognitiva per Sternberg —com ja he comentat abans—, per aïllar mòduls específics de processament cerebral i determinar, mitjançant la tècnica de la tomografia per emissió de positrons, la localització específica de les transformacions dutes a terme en cada un dels nodes de la xarxa.

Igualment influent fou l'article de Kosslyn (1988), titulat «Aspects of a cognitive neuroscience of mental imagery», atès que constitueix un elegant exemple de resolució de crisi paradigmàtica amb la proposta d'un nou marc de referència sobre el qual es pot basar la investigació científica de les funcions cognitives. Kosslyn estava interessat en la manera en què les imatges mentals —per exemple, d'objectes concrets— es construeixen al cervell, i les dades de la recerca introspectiva i conductual suggerien que aquesta construcció tenia lloc per parts (de l'objecte). Els seus estudis conductuals no avançaven, per tal com la seva hipòtesi era que les imatges mentals tenien la mateixa estructura espacial que els objectes reals, però no disposava

dels instruments apropiats per contrastar-la. Tanmateix, en començar a estudiar pacients amb lesions cerebrals de localització anatòmica específica, i posteriorment en dur a terme estudis amb la tècnica de la tomografia per emissió de positrons, com Posner, Kosslyn començà a trobar resposta als seus problemes, i amb la incorporació de l'anàlisi del cervell al discurs cognitiu aconseguí superar la crisi paradigmàtica de la psicologia cognitiva.

En un altre treball seminal d'aquella època, Churchland i Sejnowski (1988) introduïren una perspectiva que actualment ha pres un gran protagonisme en la neurociència cognitiva: l'anàlisi computacional. En aquest treball, els autors posen en relleu que, a més de caldre dades experimentals sobre les capacitats psicològiques i les propietats fisiològiques del teixit nerviós, també calen models que expliquin la manera com patrons específics d'activitat neuronal representen els objectes del món i com es desenvolupen i aprenen les xarxes neuronals. Aquests models són necessaris per informar, guiar i corregir els dissenys experimentals que permeten l'obtenció de noves dades que, alhora, han de servir per generar models més potents. Segons els autors, la neurobiologia proporciona restriccions essencials a les teories computacionals —i, en conseqüència, redueix considerablement l'espai de cerca—, ja que, com que l'espai neurobiològic és immens, hi ha nombroses solucions possibles a la manera com es pot resoldre un problema computacional. A més, hi ha dades neurobiològiques molt suggeridores. Es desconeix quines són les categories funcionals de la cognició, de manera que teories de baix nivell (neurobiològiques) podrien ser crucials per descobrir l'organització de la naturalesa cognitiva en nivells superiors. Val a dir que aquest treball de Churchland i Sejnowski també és conegut perquè s'hi presenta una classificació de les tècniques en neurociències en un sistema de coordenades espai-temps que encara avui és vigent.

Ara bé, potser el treball que defineix més clarament el nou paradigma de la neurociència cognitiva és el de Gazzaniga, «Organization of the human brain», publicat el 1989. Gazzaniga hi ofereix una perspectiva de la neurociència cognitiva similar a la de Kosslyn (1988), basada en l'estudi de pacients amb lesions cerebrals de localització ben definida mitjançant els mètodes de la psicologia experimental, tal vegada de manera més convincent. A parer d'aquest autor, estudis com aquest ofereixen una visió nova sobre l'organització cerebral de la cognició humana, segons la qual el cer-

vell humà està organitzat estructuralment i funcionalment en unitats discretes o mòduls, sustentats per l'activitat de poblacions neuronals de localització anatòmica específica que operen en paral·lel i que interaccionen entre si per produir les activitats mentals.

Amb aquestes publicacions el 1988 i el 1989 s'ha configurat una nova manera d'abordar les relacions entre la ment i el cervell i s'ha configurat la neurociència cognitiva com a disciplina científica. Així mateix, amb els plantejaments resumits anteriorment en les propostes de Gazzaniga, es formalitza l'abordatge paradigmàtic de la neurociència cognitiva —el mòdul com a estructura elemental de processament de la informació— i s'estableix un full de ruta: determinar la localització dels mòduls al cervell i establir la manera en què aquests interaccionen entre si per sustentar les activitats cognitives.

Arribats a aquest punt del meu discurs, confio que no hagi passat desapercebut que he omès, deliberadament, qualsevol referència a les arrels de la neurociència cognitiva en la història de les neurociències. Aquestes arrels estan a la base dels conceptes cabdals de la disciplina —el mòdul, la representació neuronal, les poblacions neuronals discretes, la seva localització anatòmica, les seves formes d'interacció— que exposaré tot seguit.

L'interès per la localització de les funcions cognitives al cervell té una llarga història que es remunta als primers anys del segle XIX. En efecte, el primer intent sistemàtic de relacionar la topografia cerebral amb les funcions psíquiques correspon a Franz Joseph Gall (1758-1828), fundador de la frenologia, i al seu deixeble Johann Gaspar Spurzheim (1776-1832). La frenologia constituí una mena de «psicologia de les facultats», decidida a atribuir característiques mentals específiques a les diferents regions del cervell (entre 27 i 50 segons els frenòlegs de l'època, inclosa, per exemple, la regió del nacionalisme). Malgrat que els postulats de la frenologia estaven mancats de fonament empíric, la neurociència moderna li deu dues contribucions importants. En primer lloc, els frenòlegs foren els primers que emfatitzaren la importància de la superfície cerebral, l'escorça, i desplaçaren el centre d'interès prevalent, que en l'època hom ubicava als ventricles. En segon lloc, foren els primers que postularen que el cervell no és un òrgan unitari i indiferenciat i així obriren la porta a l'estudi sistemàtic i, sobretot, caracteritzat pel mètode científic, de la localització de les funcions cognitives.

Els postulats de la frenologia desencadenaren reaccions tant a favor com en contra. Un dels primers que utilitzaren l'experimentació científica contra la frenologia fou Marie-Jean-Pierre Flourens (1794-1867). Flourens dugué a terme reseccions quirúrgiques en diverses parts de l'encèfal de coloms i observà que, si bé en alguns casos hi havia una certa correlació entre la localització de les lesions i la pèrdua de facultats específiques, en general els efectes de l'ablació cerebral eren difusos i, en tot cas, no tenien relació amb els efectes pretesos per les formulacions de la frenologia. Arran d'això, Flourens proposà una teoria sobre la funció cerebral que no tenia en compte cap localització particular per a habilitats específiques. No obstant això, avui sabem que els seus treballs estaven mancats de fonament a causa de les limitacions metodològiques de l'època. A més, en els anys successius s'acumularen dades en favor de l'especialització funcional de les regions cerebrals.

Efectivament, Paul Broca (1824-1880), neuròleg francès, descrigué el cas d'un pacient, Tan, que havia perdut la capacitat de produir llenguatge parlat, i en l'autòpsia observà una lesió a la tercera circumvolució frontal de l'hemisferi esquerre. El 1874, Karl Wernicke (1848-1904) descrigué un segon tipus de dificultat per al llenguatge, relacionada amb la comprensió, deguda a una lesió localitzada en una zona posterior a la del pacient de Broca, concretament al pla temporal del lòbul temporal. La tercera prova a favor de l'especialització funcional l'obtingueren el 1870 Eduard Hitzig (1838-1907) i Gustav Fritsch (1838-1927), els quals descrigueren, a partir de l'estimulació elèctrica cerebral, l'organització somatotòpica de l'escorça motora del gos. Una menció a part mereix John Hughlings Jackson (1835-1911), que el 1864 descrigué, a partir dels seus estudis de pacients epilèptics i amb hemiplegia, que les funcions sensorials i motores estaven ubicades en diferents zones de l'escorça, i postulà un model d'organització jeràrquica del sistema nerviós segons el qual els nivells superiors controlen els inferiors, i on múltiples àrees cerebrals contribueixen als processos complexos.

El canvi de segle suposà l'eclosió d'estudis neuroanatòmics i neurofisiològics que anaren perfilant el sorgiment de la neurociència cap als anys setanta. Sens dubte, la contribució més destacada a la neurociència moderna és la de qui fou catedràtic d'aquesta Universitat ara fa 125 anys, i premi Nobel de fisiologia i medicina el 1906, Santiago Ramón y Cajal (1852-

1934), amb la seva doctrina de la neurona i el principi de polarització dinàmica. Fou en aquesta època que se succeïren els estudis citoarquitectònics de l'escorça cerebral, liderats per Korbinian Brodmann (1868-1918), que posaren de manifest l'existència d'una complexa organització anatòmica en identificar diverses desenes d'àrees característiques formades per cèl·lules nervioses de morfologia diferenciada. Si bé moltes d'aquestes àrees no resistiren el pas del temps, d'altres encara són vàlides, i el descobriment que el cervell posseïa una organització estructural complexa semblava que donava suport al punt de vista localitzacionista.

Tanmateix, cap als anys trenta alguns científics qüestionaren que les diferències morfològiques impliquessin diferències funcionals. En aquest sentit, el treball de Karl Lashley (1890-1958) fou especialment influent. Lashley dugué a terme experiments d'ablació en rates, semblants als de Flourens en coloms, i els resultats el dugueren a definir dos principis per explicar els efectes difusos de les lesions corticals sobre l'aprenentatge i la memòria: el principi d'acció de massa, segons el qual el cervell treballa com un sistema unitari, i el principi d'equipotencialitat, que sosté que totes les parts del cervell sustenten habilitats similars. Però els treballs de Woolsey, Bard i Rose duts a terme en la mateixa època, i que discutiré en detall més endavant, suposaren un avenç significatiu en la investigació neurofisiològica, que donà suport de manera ja definitiva a la visió d'una especialització funcional de les regions cerebrals. En efecte, aquests autors foren capaços de cartografiar l'activitat provocada per estímuls sensorials mitjançant elèctrodes col·locats a la superfície cortical d'animals en àrees somatosensorials i auditives, un preludi del concepte de representació cerebral.

Durant els anys següents, la utilització de la tècnica per a l'enregistrament de l'activitat de les cèl·lules nervioses individuals suposà un pas important per a la convergència de la neurociència i la psicologia. Aquesta tècnica, desenvolupada per Edgar Douglas Adrian (1889-1977), premi Nobel de fisiologia i medicina el 1932, juntament amb Sir Charles Scott Sherrington (1857-1952), i aplicada al sistema visual d'invertebrats per Haldan Keffer Hartline (1903-1983), també premi Nobel el 1967, i de mamífers per Stephen Kuffler (1913-1980), il·lustrà fins a quin punt la neurociència i la psicologia s'influeixen mútuament. Efectivament, en endinsar-se en l'aproximació cel·lular a la fisiologia dels sistemes sensorials, els neurofisiòlegs es basaren en els rigorosos mètodes experimentals de la psicologia

conductista i la psicofísica per explorar de quina manera un estímul sensorial donava lloc a una resposta neuronal particular.

Els primers estudis neurofisiològics de registre de l'activitat neuronal unitària a l'escorça cerebral en mones, duts a terme per Allman i Kaas, demostraren l'existència de diverses representacions de la retina més enllà de l'escorça visual primària (o V1), en contrast amb l'única representació visual trobada en aquesta àrea. Paral·lelament, els treballs anatòmics de Zeki sobre les connexions entre V1 i altres àrees visuals, així com el descobriment de la preferència per la direcció del moviment de les cèl·lules de l'àrea visual anomenada MT (o V5), o pel color a V4, significaren l'inici de dues dècades d'investigació que conduïren a la proposta de l'existència de dos circuits segregats i paral·lels de processament a l'escorça visual. Simultàniament, també s'anaven descobrint múltiples àrees funcionals a l'escorça auditiva i somatosensorial, i l'acumulació de dades permetia albirar una resolució elegant del debat localitzacionista / globalista, atès que evidenciava que les funcions complexes, com ara la percepció, la memòria o el raonament, es duen a terme per un conjunt de processos subjacents de localització específica cada un dels quals, per si mateix, és insuficient per explicar la funció.

Hi ha un cert acord unànime que una primera passa decisiva envers la convergència de la neurociència i la psicologia cognitiva es deu a Vernon Mountcastle, David Hubel i Torsten Wiesel, els dos darrers també guanyadors del premi Nobel de fisiologia i medicina, el 1981, per les seves contribucions a la comprensió del sistema visual. Els estudis unicel·lulars d'aquests autors sobre l'escorça somestèsica (Mountcastle) i visual (Hubel i Wiesel) de mones i gats no només posaren de manifest que les neurones corticals tenen propietats de resposta altament selectives, sinó que les cèl·lules amb les mateixes propietats de resposta estan organitzades en columnes corticals d'especialització funcional i originen el concepte d'organització modular de l'escorça cerebral.

El pas decisiu següent envers la convergència entre psicologia cognitiva i neurociències tingué lloc cap a finals dels setanta, quan hom posà a punt les tècniques per a l'enregistrament de l'activitat cel·lular unitària en animals no anestesiats entrenats per dur a terme tasques sensorials o motores. De la mà d'Edward Evarts en el sistema motor, i de la del ja al·ludit Mountcastle en el sistema somatosensorial, aquests estudis palesaren que

les activitats perceptives i els actes motors simples correlacionaven amb patrons específics d'activitat neuronal —i, doncs, validaren els postulats de Miller—, i obriren la porta a l'estudi de les representacions internes de conductes específiques mitjançant l'enregistrament de l'activitat de neurones individuals. Poc després, a aquests treballs els seguien els de Wurtz i Goldberg (1980) i Moran i Desimone (1985), que demostraren la modulació de l'activitat neuronal unitària per l'atenció selectiva, i també els estudis del català establert als Estats Units, Joaquim Fuster (1971), sobre l'activitat neuronal implicada en la memòria a curt termini.

En aquest punt de la història, ja només calia esperar el desenvolupament de les tècniques per obtenir imatges de l'activitat cerebral de manera no cruenta en subjectes humans sans, durant les tasques cognitives, perquè els estudis en neurociència cognitiva es multipliquessin de manera exponencial durant les dècades dels vuitanta i noranta. Em refereixo a la ja al·ludida tomografia per emissió de positrons (TEP) i a la ressonància magnètica funcional (RMf), posades a punt a finals dels anys setanta i durant els vuitanta, respectivament. L'aplicació sistemàtica d'aquestes tècniques de neuroimatgeria ha permès configurar una cartografia cerebral de les funcions cognitives sense precedents, si bé no és exempta de crítica epistemològica, com la del mateix Fuster, per tal com l'interès per localitzar els constructs propis de la psicologia cognitiva no dista d'una nova frenologia més o menys validada pel mètode científic. És una neurociència cognitiva interessada no només en la localització sinó també en les formes d'interacció entre els diferents mòduls localitzats i en la incorporació de la dimensió temporal —en l'ordre de magnitud del mil·lisegon—, potser a partir de l'anàlisi de la sincronització de l'activitat neuronal en aquests mòduls, la que ens perfila un camí prometedor envers la comprensió de la funció cerebral humana.

EL CONCEPTE DE REPRESENTACIÓ CEREBRAL

La tesi que defenso, fent meus els plantejaments de la neurociència cognitiva que acabo d'exposar, és que l'entorn extern —el món físic que ens rodeja, les experiències de la vida quotidiana— i l'entorn intern —la musculatura, les articulacions, les vísceres, el nostre cos en general—, així com

les funcions cognitives i els estats mentals —els plans de conducta més immediats i els nostres propòsits a mitjà termini, l'atenció i els records, el disgust i la joia, el lliure albir i l'amor, i un inesgotable etcètera— estan representats al cervell per patrons específics d'activitat neuronal en localitzacions anatòmiques discretes, i que, com ja he esmentat, l'activitat neuronal en aquestes localitzacions anatòmiques discretes interacciona entre si per donar lloc a les activitats mentals. Permeteu-me, doncs, que desenvolupi aquest plantejament.

Durant el període comprès entre els anys 1928 i 1947, el neurocirurgià Wilder Penfield i els seus col·laboradors dugueren a terme una destacada sèrie d'experiments sobre els cervells de més de 400 pacients que foren sotmesos a cirurgia cerebral per al tractament de l'epilèpsia. Amb el propòsit que la resecció del teixit cerebral afectés al mínim possible les regions implicades en la sensació, el moviment i especialment el llenguatge, la intervenció es duia a terme amb anestèsia local, mentre el pacient encara estava conscient, de manera que el cirurgià podia estimular elèctricament diverses àrees corticals i anotar les conseqüències derivades d'aquesta estimulació. Val a dir que el procediment no és dolorós (el teixit cerebral no té receptors per al dolor) i que permeté identificar les àrees d'interès: un estímul aplicat a una regió motora comportava la contracció d'un petit grup muscular, per exemple de la mà o de la cama; un estímul aplicat sobre regions implicades en el llenguatge comportava la interferència en la parla del pacient (recordem que l'anestèsia era únicament local); els estímuls aplicats a les àrees sensorials generaren experiències fascinants: després d'un estímul aplicat al lòbul temporal, una pacient explicà que «havia tornat a sentir aquella música una altra vegada; com si fos la ràdio». Una altra pacient, que rebé l'estimulació a la regió propera al solc central (una fita anatòmica que divideix el cervell en dues meitats, anterior / posterior, i que separa els lòbuls frontal i parietal), comentà que «era com si aquests dos dits i el polze fessin un saltiró».

Amb l'aplicació d'aquest procediment i recopilant-ne de manera sistemàtica les dades obtingudes, Penfield fou capaç d'establir que parcel·les específiques de la superfície cortical estaven relacionades amb la sensibilitat —o el control motor— d'una part localitzada amb precisió a la superfície corporal, de manera que dibuixà un mapa ordenat i detallat de tota l'extensió del cos sensitiu i motor a les circumvolucions postcentral i pre-

central, respectivament. Són tres els trets característics que destaquen d'aquests mapes.

El primer és que parts contigües del cos estan representades en àrees contigües de l'escorça cerebral (amb alguna excepció); així, l'àrea per a la sensibilitat del peu és adjacent a l'àrea per a la sensibilitat de la cama, i aquesta a la de la sensibilitat dels malucs, en una organització en què les parts més distals del cos (peu, cama) tenen una representació que s'inicia prop del solc interhemisfèric (l'eix de simetria dels hemisferis cerebrals), mentre que la resta del cos «llisca» per l'escorça cerebral lateralment de manera que la cara, la llengua i la faringe estan representades en els aspectes més laterals dels lòbuls cerebrals. Val a dir que una de les discontinuïtats anatòmiques més remarcables es dona entre la representació de la mà i la de la cara, que, com que són contigües a l'escorça cerebral, explicarien el fenomen del membre fantasma en persones que han sofert l'amputació d'una extremitat superior. Més endavant reprendré aquesta idea.

El segon tret característic és que no totes les parts del cos tenen una representació equivalent a l'escorça cerebral. Així, els dits de la mà, la cara i especialment els llavis tenen una representació cortical considerablement exagerada en relació amb la superfície sensible que els correspon; és a dir, l'extensió de la representació cortical no té relació amb la mida de la superfície representada sinó amb la sensibilitat d'aquesta part del cos. D'aquesta manera, les parts del cos amb més agudesza sensitiva tenen més representació cortical; o millor encara, és precisament l'extensió de la representació cortical la que determina la sensibilitat de la pell innervada, que alhora depèn de la densitat de terminals sensibles a la perifèria. Aquests mapes corporals, distorsionats, de la sensibilitat cortical es coneixen amb el nom d'homuncles de Penfield, un de sensorial i un de motor, dels quals recentment s'ha fet alguna reproducció tridimensional que ha originat homenets caracteritzats per un cap, uns llavis i, especialment, unes mans exageradament grans, de la mida del cos sencer en el cas de l'homuncle motor.

La tercera característica dels homuncles de Penfield és encara més extraordinària. Estudis fets en diverses espècies animals mitjançant la tècnica del registre cortical amb elèctrodes —com els de Marshall, Woolsey i Bard als anys quaranta— havien posat en evidència l'existència de mapes de la perifèria sensible de la pell a l'escorça somatosensorial, similars als de

Penfield. En aquests estudis la tècnica consistia a estimular la perifèria sensible, la pell de l'animal, amb l'estímul apropiat —un breu estímul mecànic— i anar desplaçant l'elèctrode sobre la superfície cortical fins que es trobava una resposta neuronal a l'estimulació. Mitjançant la manipulació sistemàtica del lloc d'estimulació fou possible obtenir mapes detallats de la representació de la sensibilitat somestèsica que, en general, reproduïen les característiques dels de Penfield: parts contigües del cos de l'animal tenien representació cortical contigua, i algunes parts presentaven una representació cortical desproporcionadament gran en relació amb la superfície corporal, a causa de la seva rellevància funcional (per exemple, l'àrea corresponent al morro i les vibrisses en el conill). En canvi, els estudis de Penfield es dugueren a terme amb una aproximació experimental reveladorament oposada: en comptes d'estimular la pell i identificar la regió de l'escorça que responia amb activitat neuronal a l'estimulació sensorial, Penfield aplicà directament un estímul elèctric sobre el teixit cortical per tal d'excitar les neurones subjacents i observà que aquesta activitat neuronal induïda correlacionava amb experiències sensorials subjectives en localitzacions corporals acotades amb precisió. La revelació extraordinària d'aquestes observacions és que proporcionen, per primera vegada, suport empíric directe al fet que l'experiència subjectiva —l'activitat mental— se sustenta en patrons d'activitat neuronal localitzats en regions anatòmiques discretes.

Si bé aquestes observacions seminals constitueixen la primera prova que l'activitat mental correlaciona amb patrons d'activitat específics de les neurones corticals i fa vàlid el postulat original de la psicologia cognitiva formulat als anys cinquanta per Miller, encara són lluny de proporcionar les bases per entendre els mecanismes que sustenten la idea de representació cerebral. Vegem-les amb una mica més de detall.

Els primers mapes de la superfície corporal a l'escorça cerebral foren fets amb tècniques rudimentàries d'enregistrament electrofisiològic. El desenvolupament de la tècnica de registre mitjançant microelèctrodes permeté, uns anys més tard, demostrar que a la circumvolució postcentral no hi ha un mapa sinó que n'hi ha quatre, bastant complets, de la superfície corporal, que es corresponen amb cada una de les quatre àrees citoarquitectòniques que Brodmann identificà en aquesta circumvolució (3a, 3b, 1 i 2). I el que és més important: en cada una d'aquestes àrees hi ha represen-

tades característiques diferenciades de la informació somestèsica. Així, la informació propioceptiva (que prové de receptors sensorials ubicats en músculs i articulacions) es projecta, o està representada, a l'àrea 3a, mentre que la informació de la superfície de la pell, rellevant per al sentit del tacte, es projecta a l'àrea 3b. La informació rebuda per l'àrea 3b es projecta a l'àrea 1, i aquesta convergeix a l'àrea 2 juntament amb la informació de l'àrea 3a, de manera que l'àrea 2 esdevé una regió cerebral important en el reconeixement de la forma tridimensional dels objectes a partir del tacte.

Aquí convé que ens detinguem un moment a analitzar com els diferents atributs de les sensacions corporals estan representats a l'escorça cerebral. De fet, la nostra pell conté receptors per al tacte, per a la pressió, per a la temperatura, per al dolor. Hi ha una àmplia varietat de receptors somestèsics, per exemple, per al fred i per a la calor, situats molt superficialment, just sota l'epidermis, o en les profunditats de la dermis; i poden variar de mida (de manera que alguns s'estenen en una porció considerablement gran de la pell) o pel que fa a les propietats temporals de resposta. El que vull destacar, però, és que la gran majoria de les neurones situades a les àrees primàries de la circumvolució postcentral estan relacionades amb un únic tipus de receptors somestèsics. En altres paraules, hi ha mapes paral·lels i solapats que representen la totalitat de la superfície del cos per a cada un d'aquests tipus de sensibilitat somestèsica; és a dir, de la complexitat de l'organització de les neurones en el teixit cerebral emergeixen múltiples representacions paral·leles de la perifèria sensible. A més, al llarg del sistema somatosensorial, les neurones que responen a una modalitat en particular tendeixen a agrupar-se en una estructura característica, descoberta per Vernon Mountcastle als anys cinquanta, coneguda amb el nom de *columna cortical*, i que conformen el mòdul funcional elemental de l'escorça cerebral.

En aquest punt el meu discurs ha estat més enrevessat, detallat i tècnic, però aquesta complicació era necessària per donar compte de la complexitat organitzativa del teixit nerviós. Vegem-ne altres detalls.

En el sistema auditiu, l'ús de l'espai neuronal (tecnicisme emprat per referir-se a l'extensió del teixit d'un sistema sensorial en un nivell jeràrquic particular) es regeix per un principi d'organització funcional diferent: si al sistema somatosensorial hi ha un mapa topogràfic del cos, al sistema auditiu l'espai neuronal és usat pel sistema nerviós per representar l'espectre

audible. És a dir, neurones adjacents de l'escorça auditiva primària responen a tons de freqüència contigua formant bandes d'isofreqüència que s'estenen en l'eix anteroposterior, amb els tons més alts representats més anteriorment. De fet, a l'escorça auditiva hi ha múltiples mapes tonotòpics de complexitat creixent, i les neurones en nivells jeràrquics superiors van perdre la sintonia per la freqüència, és a dir, tenen una banda de resposta molt més àmplia. A més a més, s'han descrit neurones que, dins d'una mateixa banda d'isofreqüència amb resposta per estímuls del mateix to, tenen preferència per la localització de l'estímul, és a dir, responen selectivament quan aquest estímulo ocorre en una posició específica en l'espai.

Al sistema visual, el principi pel qual la perifèria sensible està representada corticalment és similar al del sistema somatosensorial, és a dir, a l'escorça visual primària (o V_1) hi ha un mapa topogràfic de la retina. D'aquesta manera, el camp visual està representat espacialment a l'escorça cerebral i l'activació d'una neurona particular a V_1 identifica, en si mateixa, el punt concret de l'entorn visual on aquest estímulo ha ocorregut. De fet, fou el treball sistemàtic de Hubel i Wiesel, valedor d'un premi Nobel, com ja he apuntat, el que permeté caracteritzar les propietats de les respostes de les neurones de l'escorça visual primària i identificar els mecanismes d'anàlisi i representació dels estímuls visuals. En aquest punt haig d'aportar de nou algun detall. Per exemple, Hubel i Wiesel descrigueren dos tipus diferenciats de cèl·lules a V_1 : les cèl·lules simples i les cèl·lules complexes. Les cèl·lules simples disposen d'un camp receptor allargat (el camp receptor és la porció de la perifèria sensible, la retina en aquest cas, que cal estimular per provocar una resposta en la cèl·lula), amb preferència pels estímuls lumínics allargats que tenen una certa orientació en l'eix vertical. Hubel i Wiesel determinaren, a més, que les propietats de resposta d'una cèl·lula simple en particular depenien del sistema de circuits intrínsec de totes les neurones de nivells jeràrquics inferiors que s'hi connectaven. En general, aquest és un principi vàlid per explicar les propietats de resposta de les neurones en els diferents nivells jeràrquics dels sistemes sensorials: aquestes propietats estan determinades per la naturalesa de les connexions anatòmiques que s'estableixen amb les neurones que hi convergeixen. Tornant a les cèl·lules simples, val a dir que la complexitat organitzativa és alta, perquè per a cada punt del camp visual hi ha un conjunt de neurones simples amb el mateix camp receptor, però cada una mostra preferència per una orientació de l'estímul única.

D'altra banda, les cèl·lules complexes, que, per cert, estan situades en una altra capa de l'escorça visual primària (l'escorça cerebral consta de sis capes, i en algunes regions, de diverses subcapes addicionals), també tenen camps receptors allargats amb eixos d'orientació específica, coincidents amb els de les cèl·lules simples. Tanmateix, a diferència d'aquestes, l'estímul apropiat no és la mera estimulació del seu camp receptor amb un feix de llum amb l'orientació adient, sinó el moviment de l'estímul lumínic en una direcció determinada a través d'aquest camp. Aquí, de nou, la complexitat organitzativa del sistema visual és gran, car el conjunt de cèl·lules simples i complexes que tenen el mateix camp receptor, però que, recordem-ho, estan situades en diferents capes de l'escorça cerebral i prefereixen estímuls amb la mateixa orientació, estan agrupades en una columna cortical. A més, és evident que per al mateix punt del camp visual hi ha altres columnes formades per cèl·lules simples i complexes amb una orientació preferida diferent, i així fins a cobrir els 360 ° del camp visual. I encara, pel mateix punt del camp visual hi ha altres neurones visuals, situades en columnes adjacents, que responen preferentment al color; és a dir, són cromàtiques, en oposició a les cèl·lules simples i complexes, que no ho són. I la complexitat organitzativa de l'escorça visual primària encara incorpora un nivell addicional, el de les columnes de dominància ocular, destinat a la visió binocular, que, juntament amb la seqüència de les columnes d'orientació —formades per les cèl·lules simples i complexes— i les corresponents a les neurones sensibles al color ocupen una regió de l'escorça d'1 mm² anomenada hipercolumna, que analitza i codifica els atributs de l'escena en un únic punt del camp visual.

Ha estat novament enrevessat, però era necessari per il·lustrar la complexitat organitzativa que sustenta la representació cerebral de la imatge visual.

Fins aquí he revisat com el concepte de representació cerebral se sustenta en les propietats de resposta de neurones individuals en els sistemes somatosensorial, auditiu i visual. Aquest no és, però, l'únic mecanisme que permet generar representacions cerebrals del món extern. En altres modalitats sensorials, com ara en el gust i en l'olfacte, el mecanisme que sustenta la representació de les experiències sensibles no és el de la propietat de resposta de la neurona individual, sinó el patró d'activació en el conjunt de l'espai neuronal corresponent. Permeteu-me novament que en doni alguns detalls, ja que els mecanismes es coneixen no només a escala neurofisiolò-

gica sinó fins i tot molecular. Els treballs de Richard Axel i Linda B. Buck que permeteren especificar aquests mecanismes reberen el premi Nobel de fisiologia i medicina molt recentment, l'any 2004. L'epiteli olfactori està poblat d'unes cèl·lules especials, les neurones olfactòries, que tenen la capacitat d'excitar-se i enviar un senyal cap al sistema nerviós central —al bulb olfactori— quan una molècula olorosa s'uneix a una proteïna receptora de la seva membrana. Els treballs d'Axel i Buck permeteren descobrir que hi ha un conjunt reduït de proteïnes receptores diferents, entre 350 i 500 segons l'espècie, i que cada neurona olfactiva n'expressa només una a la seva membrana, tot i que el conjunt de neurones que expressa la mateixa proteïna receptora està distribuït uniformement per l'epiteli. Sorprenentment, el conjunt de neurones olfactives que expressen aquesta proteïna, i que per tant són sensibles a la mateixa molècula olorosa, projecten —envien— els seus axons a una mateixa, i per tant única, cèl·lula del bulb olfactori. Així, la presentació d'una olor pura —caracteritzada per una única molècula— determina l'activació d'una única cèl·lula a l'espai neuronal del bulb olfactori, mentre que una olor complexa, formada per la combinació de diverses molècules, determina l'activació d'un conjunt específic de neurones. En altres paraules, l'experiència olfactiva es representa al cervell per un mapa topogràfic d'activació neuronal conjunta.

Les dades revisades fins ara esbossen només una idea rudimentària de la complexitat dels mecanismes neurològics per analitzar i representar la informació sensorial del nostre món extern i intern. I tot i així es refereixen només a les àrees sensorials primàries (la primera estació de relleu a l'escorça cerebral des de la perifèria sensible) i a la representació d'atributs molt simples (el to en audició o l'orientació de línies en visió) dels estímuls sensorials. Què ocorre més enllà de les àrees primàries?; què sabem sobre la representació d'atributs molt més complexos dels estímuls, com ara el timbre de la veu o la cara de les persones conegudes? D'antuvi, en coneixem molt menys, tot i que sabem que més enllà de les àrees primàries hi ha altres àrees sensorials, anomenades secundàries, formades per neurones amb camps receptors molt més grans i propietats de resposta més complexes; i que, en nivells superiors de la jerarquia cerebral, hi ha àrees associatives en què convergeix la informació de potser més d'una modalitat sensorial. Però cal suposar que els mecanismes pels quals les neurones presenten propietats de resposta més complexes en aquestes àrees són si-

milars als descoberts per a les neurones de les àrees primàries: per la naturalesa de les propietats de resposta i dels camps receptors de les neurones que hi convergeixen.

Deixeu-me que ho il·lustri amb dos exemples. Més enllà de l'escorça visual secundària, a la regió temporal inferior, en una porció del còrtex anomenada fusiforme, hi ha una àrea que quan es lesiona genera una síndrome característica, la prosopagnòsia o incapacitat per reconèixer el rostre de les persones. No és estrany, doncs, que en la regió homònima de l'escorça del mico, però també en subjectes humans (pacients que havien de rebre cirurgia per l'epilèpsia), s'hagin trobat neurones que tenen un camp receptor molt gran —quasi tan gran com tota la fòvea— i preferència per uns estímuls molt particulars: les cares. És a dir, responen a estímuls amb forma de rostre (de mona en micos, de persona en persones), i no ho fan a estímuls igualment complexos com els paisatges o les natures mortes, ni biològicament significatius com les mans o el menjar. De fet, hom ha descrit que cada neurona particular d'aquesta regió respon a la cara d'una persona concreta i no a moltes altres cares diferents. En definitiva, aquestes neurones aparentment «representen» les cares. Originalment, hom especulà sobre la possibilitat que existís una neurona especialitzada en representar cada una de les cares conegudes, inclosa per exemple la de la nostra àvia. Avui sabem, però, que el mecanisme de representació de les cares a l'escorça fusiforme és similar al que opera al sistema olfatori: les neurones en aquesta àrea estan especialitzades a analitzar els diferents trets dels rostres (la distància entre els ulls, el gruix de les celles, la separació entre les fosses nasals, etc.); el que determina la representació d'una cara en particular és el patró d'activació conjunta de la totalitat de les neurones en aquesta regió de l'escorça.

El segon exemple deriva d'una aproximació metodològica radicalment diferent de la implicada fins ara. Em refereixo a l'estudi de l'activitat elèctrica cerebral mitjançant elèctrodes situats a la superfície del cap per tal d'enregistrar l'electroencefalograma (EEG) i extreure'n els anomenats potencials evocats, una tècnica que no difereix gaire de la utilitzada anys enrere per mesurar directament sobre l'escorça respostes evocades (per exemple, a la circumvolució postcentral en els estudis de Marshall, Woolsey i Bard), i que enregistra la resposta, no d'una neurona individual, sinó d'un agregat neuronal compost per un o diversos milers d'unitats. La tècnica és més grollera, però utilitzada convenientment permet revelar que aquests

agregats neuronals estan sintonitzats a determinades propietats complexes dels estímuls i que, per tant, la seva activitat els representa. L'exemple a què em refereixo són els treballs de Risto Näätänen, que fou investit doctor honoris causa a proposta de la Facultat de Psicologia ara fa cinc anys en aquesta magnífica sala. Els seus treballs, duts a terme a la dècada dels noranta, permeteren demostrar que els sons del llenguatge —els fonemes— estan representats per patrons d'activitat electrofisiològica específica en poblacions neuronals localitzades a l'escorça temporal posterior de l'hemisferi esquerre, a les proximitats de l'àrea de Wernicke, i que els nadons adquireixen aquestes representacions dels fonemes durant les primeres etapes de vida, entre els sis i els dotze mesos d'edat, de manera passiva, fins i tot mentre dormen. Igualment, els treballs de Näätänen han demostrat que, en adults que aprenen una segona llengua, aquest aprenentatge va acompanyat —de fet, precedit— del desenvolupament de representacions neuronals específiques pels fonemes nous de la nova llengua, de manera que, a mesura que aquestes representacions es van afinant, va millorant la comprensió i la dicció en aquesta segona llengua. Aquest fenomen —el desenvolupament de representacions noves— posa en relleu una característica extraordinària i poderosa de les representacions cerebrals: són plàstiques, és a dir, tenen la capacitat de modificar-se amb l'experiència.

Ara no és el moment d'entrar en els detalls d'aquesta capacitat, però els mecanismes que la fan possible són els responsables que, reprement un tema que havíem deixat de banda fa una estona, les persones que han sofert l'amputació d'una extremitat superior continuïn experimentant sensacions, especialment de dolor, a l'extremitat absent, fins i tot molts anys després de perdre-la. Les neurones que representaven aquesta extremitat han quedat òrfenes, mancades d'estimulació aferent i, per tant, a disposició funcional del teixit nerviós circumdant; en aquestes condicions, comencen a excitar-se per senyals provinents de les neurones veïnes, que representen altres parts del cos, de manera que no ha d'estranyar que hom hagi descrit que l'estimulació directa de la cara en pacients amputats desencadeni sensacions fantasma per, recordem-ho, la proximitat de la representació de la cara a la de l'extremitat superior.

M'havia proposat defensar la tesi que l'entorn extern i intern i les funcions cognitives estan representats al cervell per patrons específics d'activitat neuronal en localitzacions anatòmiques discretes, i que l'activitat en

aquestes localitzacions interacciona entre si per originar la ment humana. En lloc d'optar per una descripció exhaustiva d'estudis localitzacionistes moderns que doni compte de la manera com els diferents atributs de la ment es cartografien sobre l'escorça cerebral —fent un repàs de la frenologia moderna—, he preferit revisar sumàriament els mecanismes neurològics que sustenten aquest concepte de representació cerebral. Són diversos els aspectes que he destacat d'aquests mecanismes. Primer, que neurones individuals situades en regions específiques de les escorces sensorials estan sintonitzades a característiques úniques dels estímuls sensorials i que, per tant, amb els seus patrons de resposta els representen. Segon, que a aquest mecanisme de representació cerebral se n'hi afegeix un altre pel qual l'entorn no està representat per la resposta d'una neurona individual, sinó pel patró del conjunt de neurones en una regió cerebral específica; és el cas, per exemple, de les olors o dels rostres. Tercer, que hi ha estímuls complexos, com ara els fonemes de la llengua, que estan representats per patrons de resposta específics en agregats o poblacions neuronals. Quart, que les representacions cerebrals es modifiquen amb l'experiència i obren la porta al fonament neuronal de l'entrenament intensiu o a teràpies rehabilitadores, si bé aquest aspecte no l'he desenvolupat amb detall. Com tampoc no ho han estat els mecanismes mitjançant els quals els mòduls de representació sensorial es comuniquen entre si, tot i que la sincronització de l'activitat neuronal té un paper determinant en la conjunció, és a dir, en la integració dels diferents aspectes de l'estimulació sensorial en un objecte perceptiu coherent i unitari. En qualsevol cas, el tema que ens ocupa ens situa davant d'una de les fronteres del coneixement actual, la que ha de permetre conèixer-nos en tant que persones i desxifrar la naturalesa humana, i que requereix el treball incansable d'una host de minúsculs investigadors i el suport incondicional de les nostres institucions.

En definitiva, avui el meu propòsit ha estat doble: a partir de l'anàlisi de la representació de les sensacions, he volgut il·lustrar la manera com els mecanismes neuronals subjacents poden donar compte de les representacions en altres nivells (funcions cognitives, estats mentals), i, en última instància, il·lustrar la manera com el concepte de representació cerebral és útil, té fonament neurobiològic, i pot servir per guiar la nostra curiositat en la recerca dels mecanismes de la ment humana. Espero haver-ho aconseguit.

Moltes gràcies.

REFERÈNCIES BIBLIOGRÀFIQUES

- ALBRIGHT, T. D., KANDEL, E. R. i POSNER, M. I. (2000). «Cognitive neuroscience». *Current Opinion in Neurobiology*, 10, 612-624.
- BARD, P. (1938). «Studies of the cortical representation of somatic sensibility». *Bulletin of the New York Academy of Medicine*, 14, 585-607.
- BUCK, L. i AXEL, R. (1991). «A novel multigene family may encode odorant receptors: a molecular basis for odor recognition». *Cell*, 65, 175-187.
- CAPARRÓS, A. (1984). *La psicología y sus perfiles*. Barcelona: Barcanova.
- CHEOUR, M., CEPONIENE, R., LEHTOKOSKI, A., LUUK, A., ALLIK, J., ALHO, K. i NÄÄTÄNEN, R. (1998). «Development of language-specific phoneme representations in the infant brain». *Nature Neuroscience*, 1, 351-353.
- CHEOUR, M., MARTYNOVA, O., NÄÄTÄNEN, R., ERKKOLA, R., SILLANPÄÄ, M., KERO, P., RAZ, A., KAPIO, M. L., HILTUNEN, J., AALTONEN, O., SVELA, J. i HÄMÄLÄINEN, H. (2002). «Speech sounds learned by sleeping newborns». *Nature*, 415, 599-600.
- CHURCHLAND, P. S. i SEJNOWSKI, T. J. (1988). «Perspectives on cognitive neuroscience». *Science*, 242, 741-745.
- FINGER, S. (1984). *Origins of Neuroscience*. Nova York: Oxford University Press.
- FUSTER, J. M. (2000). «The module: Crisis of a paradigm». *Neuron*, 26, 51-53.
- FUSTER, J. M. i ALEXANDER, G. E. (1971). «Neuron activity related to short-term memory». *Science*, 173, 652-654.
- GAZZANIGA, M. S. (1989). «Organization of the human brain». *Science*, 245, 947-952.
- HUBEL, D. H. i WIESEL, T. N. (1959). «Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex». *Journal of Physiology* (London), 148, 574-591.
- KANDEL, E. R., SCHWARTZ, J. H. i JESSELL, T. M. (eds.) (2000). *Principles of neural science*. Nova York: McGraw Hill.
- KOSSLYN, S. M. (1988). «Aspects of a cognitive neuroscience of mental imagery». *Science*, 240, 1621-1626.
- KOSSLYN, S. M. i ANDERSEN, R. A. (eds.) (1992). *Frontiers in Cognitive Neuroscience*. Cambridge: The MIT Press.
- KAAS, J. H., NELSON, R. J., SUR, M., LIN, C. S. i MERZENICH, M. M. (1979). «Multiple representations of the body within the primary somatosensory cortex of primates». *Science*, 204, 521-523.
- MORAN, J. i DESIMONE, R. (1985). «Selective attention gates visual processing in the extrastriate cortex». *Science*, 229, 782-784.
- MOUNTCASTLE, V. B. (1957). «Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex». *Journal of Neurophysiology*, 20, 408-434.
- NÄÄTÄNEN, R., LEHTOKOSKI, A., LENNES, M., CHEOUR, M., HUOTILAINEN, M., IIVONEN, A., VAINIO, M., ALKU, P., ILMONIEMI, R. J., LUUK, A., ALLIK, J., SINKKONEN, J. i ALHO, K. (1997). «Language-specific phoneme representations revealed by electric and magnetic brain responses». *Nature*, 385, 432-434.
- POSNER, M. I. (1978). *Chronometric explorations of mind*. Hillsdale: Erlbaum Associates.
- POSNER, M. I., PETERSEN, S. E., FOX, P. T. i RAICHLE, M. E. (1988). «Localization of

cognitive operations in the human brain». *Science*, 240, 1627-1631.

ROSE, J. E. i WOOLSEY, N. C. (1949). «The relations of thalamic connections, cellular structure and evocable activity in the auditory region of the cat». *Journal of Comparative Neurology*, 91, 441-450.

SHEPARD, R. i COOPER, L. (1982). *Mental images and their transformations*. Cambridge: MIT Press.

STERNBERG, S. (1966). «High-speed scanning in human memory». *Science*, 153, 652-654.

STENBERG, S. (1969). «The discovery of processing stages: Extension of Donder's method». *Acta Psychologica*, 30, 276-315.

VASSAR, R., CHAO, S. K., SITCHERAN, R., NUÑEZ, J. M., VOSSHALL, L. B. i AXEL, R.

(1994). «Topographic organization of sensory projections to the olfactory bulb». *Cell*, 79, 981-991.

WOOLSEY, N. C., MARSHALL, W. H. i BARD, P. (1942). «Representation of cutaneous tactile sensibility in the cerebral cortex of the monkey as indicated by evoked potentials». *Bulletin John Hopkins Hospital*, 70, 399-441.

WURTZ, R. H., GOLDBERG, M. E. i ROBINSON, D. L. (1980). «Behavioral modulation of visual responses in the monkey: Stimulus selection for attention and movement». *Progress in Psychobiology and Physiological Psychology*, 9, 43-83.

ZEKI, S. (1978). «Functional specialization in the visual cortex of the rhesus monkey». *Nature*, 274, 423-428.

