

FILOGÈNESI DEL SISTEMA NERVIÓS. LA IMATGE O IDEA DE L'HOME CONSTRUÏDA PER LES NEUROCIÈNCIES

J. JUBERT i GRUART

Neuròleg. Professor de «Biologia de l'Educació»
Col·legi Universitari de Girona. Universitat Autònoma de Barcelona

«Tot l'animal està en l'home,
però no tot l'home està en l'animal».
(Probervi xinès antic)

Introducció

Cada època de l'espècie humana, a partir d'un determinat nivell o "moment", i —en concret— cada cultura dins de cada època i cada individu dins les dues, es caracteritzen —entre altres trets— per ser portadors, de forma explícita o implícita, d'una determinada idea d'allò que som els humans (idea o imatge de l'home). Lògicament, on més explicitació troben aquestes concepcions és —precisament— en el cos doctrinari de les anomenades ciències humanes. Seguint el mateix fil de discussió lògica, caldria esperar que degut a la indubtable i evident expansió aconseguides durant el present segle per les disciplines científiques referents a la vida (ciències biològiques), les idees del fet humà aportades per aquestes ciències es trobessin plenament integrades en el discurs de les ciències humanes. Malauradament, però, dos ordres de fets han vingut a entorpir, dificultar i, a voltes, realment barrar el pas a aquesta necessària síntesi entre el que s'ha convingut anomenar les dues "cultures" (SNOW, 1965). Per un costat, degut a una actitud encara relativament vigent, històricament determinada, «la teoria biològica no ha englobat l'home» (CHANCE, 1983) o, quan ho ha fet, ha adoptat una marcada orientació "reduccionista". Al seu torn, el discurs que fonamenta cadascuna de les anomenades ciències humanes (psicologia, ciències de l'educació, antropologia, sociologia, filosofia,...) massa vegades és insuficientment explícit o excessivament arrelat a corrents ideològics tradicionals i impermeable a les informacions procedents d'altres camps disciplinaris. En definitiva, llevat d'aïllades però significatives i creixents aproximacions sintètiques, en poc es diferencia el panorama actual del descrit per Max SCHELER l'any 1929: «En cap altra època del coneixement humà va ésser l'home tant problemàtic als seus propis ulls com en els nostres propis dies. Posseïm una antropologia científica, filosòfica i teològica que es desconeixen totalment entre si. La creixent multiplicitat de les ciències particulars compromeses en l'estudi de l'home han contribuït més a confondre i enfosquir les nostres idees sobre l'home que a aclarir-les».

Davant les aportacions cabdals de DARWIN i WALLACE i de MENDEL, difoses en la cruïlla del present segle, però sobretot davant del seu ampli desplegament, matisació, modificació i aprofundiment, seria esperable que la idea o imatge dels "humans" explícita o implícita, vigent en l'època actual (almenys a Occident) es trobés marcada i informada inequívocament d'aquests continguts. Resulta evident, però, que en la cultura viva i circulant, no acadèmica, podem constatar o bé una ignorància completa o una fragmentació i nebulosa imprecisió i generalització manifestes. Aquesta incompleta penetrància i insuficient desplegament és encara més directament evidenciable si el referim al cos teòric, acadèmic, de les anomenades ciències humanes, agreujat aquí per la vigència simultània de concepcions antagòniques (o aparentment almenys) de la idea de l'home, aquestes sí àmpliament explícitades, i sense que un necessari destriament conceptual o una necessària síntesi, segons els casos, es produeixi de forma sistemàtica en el terreny docent.

El resultat, d'aquestes insuficiències i limitacions particulars i exclusions mútues, es pot constatar no només en l'evident crisi cultural actual sinó de forma ben objectivable en els subjectes en període de formació intensiva o estudiants de les disciplines d'un i altre cos acadèmic (ciències i lletres, tal com es troben tradicionalment dividits els estudis universitaris), la qual cosa comporta notables dificultats a l'hora d'estructurar amb solidesa les bases fonamentals del marc o plataforma vertebrador del seu pensament (1).

Mes enllà de la validesa objectiva que aquestes ratlles introductòries puguin tenir, l'objectiu d'aquest treball es centra –en concret– en assajar una síntesi explicativa del fet humà des de l'àmbit disciplinari de la neurobiologia, apuntant a algunes de les qüestions bàsiques inherents a les ciències humanes. Aquesta aproximació serà feta presentant de forma sistemàtica, abreujada i sintètica, aquelles dades de la filogènia del sistema nerviós –pacientment recollides per

(1) Al llarg dels darrers 5 anys he anat assajant de mesurar aquest fet, utilitzant com a mostra els meus alumnes de **Biologia de l'Educació**. Invariablement, a l'inici de cada curs acadèmic, han estat enfrontats amb la qüestió de quina és la imatge o idea de l'home que tenia cada un d'ells, comparant-la amb les respostes individuals obtingudes a la fi del curs. Les respostes, en cada promoció a l'inici del curs, han estat massivament allunyades o divergents de les conceptualitzacions consensuades en el marc de les disciplines biològiques (no hi ha en aquest sentit, diferència entre els alumnes procedents de "ciències" o "lletres" durant els estudis previs de BUP, COU o Magisteri). Una cruïlla significativa ha semblat produir-se a l'inici del present curs acadèmic 1983-84. Una explicació hipotètica per aquest fet pot fer-se recaure en l'influx massiu que la

commemoració del centenari de la mort de DARWIN, en els mitjans de comunicació o en les activitats paraacadèmiques, hagués pogut tenir per impactar majoritàriament la imatge o idea de la condició d'humà biològic que fou explicitada per la mostra referida. Quant a la comparació de les respostes intraindividuals obtingudes a l'inici i fi del mateix curs, ha resultat força evident la conflictivitat que en molts casos s'establia entre la idea "humanista" prèvia i l'assimilació dels continguts del programa docent de l'assignatura. El seguiment d'aquesta recerca, tal volta ens permetrà avaluar l'influx d'aquesta divulgació –igual que la de la commemoració, enguany, del centenari de MENDEL– en la penetració, generalització i normalització d'una idea biològica del fenomen humà.

l'anatomia i fisiologia comparades— i que reordenades a la llum de la teoria evolucionista permeten una comprensió del fet humà, imprescindible per abordar-lo, amb criteris de suficient adequació a la realitat, des de les diferents plataformes disciplinàries que aquest número monogràfic agrupa.

Situats en aquest punt, la pregunta clau de les ciències humanes: «**Que és l'home?**» queda traduïda, en el marc de la neurobiologia evolutiva, a «**Com s'ha estructurat i com funciona el sistema nerviós en cada un dels diferents nivells del seu desplegament?**». Contestar a aquesta segona qüestió, i amb ella almenys a part de la primera, comporta donar per sentades les raons mínimes que configuren la teoria de l'evolució de les espècies, no en el sentit d'una doctrina rígida (ni, molt menys, en el sentit d'una dada científica inqüestionable) sinó com a **plataforma** des de la qual observar aspectes de la realitat (2) i dotar-nos d'una interpretació tan provisional com es vulgui.

Ni que pugui resultar elemental, cal reformular les dues premisses (una bàsica i l'altra aplicada) d'aquest enfocament. La premisa bàsica fa referència a la hipòtesi que totes i cadascuna de **les espècies extingides i actuals han aparegut successivament segons un ordre concret, que va de les més simples a les més complexes; les espècies actuals deriven d'altres espècies, que en general han desaparegut; i que formes semblants tenen quasi sempre avantpassats comuns, se separen d'ells i es diversifiquen** (RUFFIÉ, 1976). L'aplicació a la neurobiologia evolutiva comporta, al seu torn, l'estimació de la hipòtesi que **cada una de les parts de la nostra anatomia, i en concret del nostre sistema nerviós, dona fe d'un passat vell de mils de milions d'anys. I, fent un pas més enllà del marc de l'anatomia comparada** (3) (possible i necessari, ja, en el moment actual), fer extensiu

(2) Això comporta l'adopció d'una posició semblant a la de DARWIN, que s'exemplifica en la seva expressió: «Ara ja tinc una teoria des de la qual observar!», formulada dos anys després del seu viatge amb el Beagle, quan aconseguí donar cos a la seva teoria o hipòtesi de la selecció natural com a mecanisme explicatiu de l'evolució de les espècies.

(3) Si bé els estudis anatòmics comparats del sistema nerviós (PAPEZ, 1929; KAPPERS i cols., 1936; KAPPERS, 1947; HERRICK, 1956; SARNAT i NETSKY, 1976; ...) han representat l'únic mitjà metodològic per permetre'ns l'accés al coneixement de les etapes evolutives del S.N., són evidents les seves limitacions. Com apunten SARNAT i NETSKY (1976), «els milions d'anys necessitats per l'e-

volució de les espècies fan impossible l'estudi experimental directe. Aquest mètode resulta, per això, acusadament abstracte, ja que els processos sota estudi no poden ser observats directament. A més la major part de les conclusions s'han de deduir de l'estudi comparat d'espècies que han evolucionat en línies independents de les humanes, línies que s'originaren d'avantpassats comuns actualment extingits. Malgrat tot, però, l'estudi de l'anatomia comparada proporciona la base més sòlida per comprendre com ha arribat a ser el que és el sistema nerviós humà... intentant identificar (en les espècies actuals) aquelles estructures comunes del sistema nerviós de tot vertebrat i reconstruint d'aquesta forma la seqüència probable dels canvis evolutius que portaren el desplegament de l'encèfal humà».

l'enunciat d'aquesta hipòtesi a tot allò que fa referència a l'expressió funcional d'aquestes estructures, incloent la conducta (4).

Abans d'endinsar-nos, però, en la reconstrucció anatòmico-funcional filogenètica de l'encèfal humà —amb l'objectiu de fonamentar una comprensió del mateix que pugui ser significativa per l'elaboració d'una idea de l'home en relació a les ciències humanes— és del tot imprescindible donar una mirada retrospectiva que atenyi les diferents etapes històriques per les quals ha transcorregut, i formular quina és la valoració de sentit que s'adopta en aquest treball.

MAGOUN (1958) anomenà, de forma extraordinàriament gràfica i adequada, **models geològics** a tots els sistemes teòrics explicatius del funcionalisme del sistema nerviós, nascuts a partir la segona meitat del segle XIX, i que tenen en comú considerar-lo com el producte de les "sedimentacions" d'estructures funcionals (nivells o estrats) ocorregudes al llarg del procés evolutiu (5). Tots ells arranquen, sense cap dubte, de la descripció geològica de LYELL (1834) (6) i la teoria evolucionista de DARWIN (1859). En ells la formació del cervell humà és genèricament explicat per l'addició filogenètica de successius nivells d'estructuració del sistema nerviós, donant a cada nivell superposat o superior un grau de funcionalitat més complex que el precedent i un control jeràrquic (domina-

(4) Amb l'adveniment de l'etologia dins el marc de les disciplines biològiques, un nou component —la conducta— s'afegí als estudis filogenètics. Una part important dels estudis etològics ha vingut, precisament, a posar de manifest com «les pautes de comportament que presenta cada espècie són tan fixes i característiques com ho són les formes dels ossos, les dents o qualsevolga altra estructura morfològica» (LORENZ, 1965), obrint tot un nou i prometedor camp de recerca. Tal com escrigué LENNEBERG (1967), en aplicar aquest enfoc al seu estudi sobre el llenguatge, «la conducta, en general, és part integrant de la constitució de qualsevol animal, part integrant de la constitució orgànica; està en relació amb estructures i funcions essent unes manifestació de les altres. ... la conducta posseïx la mateixa història i el mateix origen que la forma i els processos fisiològics.» I, per això, ens cal «investigar fins a quin punt el sistema nerviós central, les estructures perifèriques i esquelètiques i la conducta animal són elements interdependents». En un altre lloc (JUBERT, 1982) he assajat de seguir el procés filogenètic de les conductes pràxiques manipulativa i grafomotora, seguint aquests mateixos principis i tot fent recurs a una metodologia neuropsicològica comparativa amb el procés de desenvolupament ontogènic.

(5) «Segons aquest concepte es considera que en la seva encefalització progressiva el cervell s'assemblava a la terra mateixa, no només per la seva forma globular, sinó perquè també consistia en una sèrie de capes horitzontals dipositades i disposades, com les geològiques, una sobre l'altra a través dels temps emprats per a l'evolució» (MAGOUN, 1964).

(6) Charles LYELL publicà, entre 1830 i 1834, els tres volums de "Principles of Geology", «per mitjà dels quals s'intenta explicar els anteriors canvis de la superfície terrestre segons causes avui en dia en acció». En aquesta obra cabdal, que inaugura el procés de l'actual deriva científica i que serví de punt de referència bàsica a DARWIN per a l'elaboració de la teoria evolucionista, formula LYELL la doctrina de la uniformitat de les causes i els efectes, segons la qual el mateix que està ara succeint és el que passà abans, consumint igual temps. D'una forma definitiva, encara que sense acusades resistències, queda desmantellada definitivament la deducció —emanada dels càlculs extrets de la Bíblia— de James USSHER (1650) de què la terra havia estat creada l'any 4.004 a. de J.C.

ció o inhibició) sobre aquests últims. Els treballs de SPENCER (1855) (7) sobre els ganglis d'invertebrats i els experiments de SECHENOV (1863) (8) en els vertebrats, inauguren el camí aplicat d'aquesta teoria. Avalats per aquestes referències i emmarcant-se dins de la teoria general de l'evolució de la terra (LYEL) i dels éssers vius (DARWIN), JACKSON (1894) en neurologia, EDINGUER (1865) en anatomia comparada, PAVLOV (1922) en fisiologia i FREUD (1949) en psiquiatria, donen forma –en cadascuna d'aquestes disciplines– a una teoria explicativa evolucionista tant de l'estructura com de la funció del sistema nerviós humà.

John Hughlign JACKSON (1884) introdueix el concepte de jerarquia, d'un pes crucial per la comprensió –des de l'òptica evolutiva– de l'estructuració funcional del S.N. «La doctrina de l'evolució –escribia JACKSON– implica el pas des d'allò més organitzat fins allò menys organitzat o, en altres paraules, del més general al més específic... Les disposicions nervioses superiors, evolucionades de les inferiors, dominen aquestes últimes» (9). Les primeres estructures nervioses suprasedgmentàries aparegudes durant el procés evolutiu i que tenen com a funció la regulació del mitjà intern del cos i l'obligada exhibició de conductes innates (que assegurin la supervivència de l'individu i de l'espècie), formaven el **nivell inferior** de JACKSON, servien de centre dels **reflexos incondicionats** de PAVLOV i eren el lloc de pertinença del **Id** (allò de FREUD). Per sobre d'aquestes estructures, i amb un control jeràrquic (inhibidor), apareixen les estructures corticals sensitivo-motrius (captadores de la informació aferent i executores del moviment) corresponents al **nivell mig** de JACKSON, base de l'activitat “mudable i adaptativa” –presa– dels reflexos condicionats de PAVLOV i de l'**ego (jo)** freudià. Per fi, en el cervell humà, recobrint i dominant totes les parts subjacents, apareix l'escorça associativa o **nivell superior** de JACKSON, que possibilita –entre altres funcions– l'elaboració del **segon sistema de senyals de PAVLOV** (llen-

(7) Amb preparacions de ganglis d'invertebrats Herbert SPENCER (1855) pogué observar com, davant de les demandes o aferències incrementades del medi a nous i més complexos requeriments lligats al progrés evolutiu d'aquestes espècies, aquella estructura ganglionar –centre crucial d'integració nerviosa en els invertebrats– de l'animal responia adaptativament mitjançant «l'addició de successives capes coordinadores superiors, les quals, per necessitat, feien sortir i estaven sobreposades degut a la limitació de l'espai original» (MAGOUN, 1963).

(8) SECHENOV (1863), fundador indiscutible de l'escola de fisiologia russa, estimulà el tall cerebral de preparacions de granotes, aplicant en localitzacions precises cristalls de sal i observant la inhibició dels reflexos espinals que aquesta ingerència experimental pro-

duïa. D'aquesta forma pogué formular, amb aval experimental, el concepte de jerarquia i inhibició dels nivells superiors sobre els inferiors.

(9) El caràcter de domini jeràrquic dels nivells superiors sobre els inferiors (nivells de funció subordinats) trobà la seva exemplificació, també aquí, en el procés invers de dissolució o deteriorament, tal com s'evidència en clínica humana. «Si aquest fou el procediment de l'evolució –escrigué JACKSON– el procés invers de la dissolució no pot limitar-se a ser una simple eliminació del superior, sinó que comporta una lliberació de l'inferior». L'estudi clínic de les conseqüències del deteriorament cortical (nivell superior) en les demències senils i pre-senils, verifica àmpliament aquest procés dinàmic d'inhibició i alliberació (v. JUBERT i NAVARRA, 1982).




NEUROLOGIA HUGHLINGS JACKSON	NEUROFISIOLOGIA IVAN P. PAVLOV	NEUROANATOMIA COMPARATIVA EDINGER, KAPPERS, HERRICK	PSIQUIATRIA PSICOANALITICA SIGMUND FREUD	
Nivell superior	Sistema secundari de senyals		Super ego	Abstracció Discriminació Simbolització Comunicació
Nivell mitjà	Reflexes condicionats		Ego	Conducta adaptativa adquirida
Nivell inferior	Reflexes no condicionats		Id.	Actes innats estereotipats

Fig. 1. Esquema comparatiu de diferents models "geològics" del funcionalisme del cervell, proposats després de DARWIN (segons MAGOUN, 1960).

guatge parlat i escrit) i la internalització de l'estructura simbòlica del **super-jo** de FREUD (fig. 1).

Mentre el desplegament i sistemàtica de l'anatomia comparada del sistema nerviós anava proporcionant consistència a aquests enfoc interpretatius, tot un altre camí de recerca reforçava la credibilitat de la direcció presa. Em refereixo als estudis d'ablació de les estructures nervioses corresponents als nivells filogenètics més recents o superiors (CANON, 1926 i 1929; BARD, 1937 i 1948; HESS, 1948 i 1949; BARD i MACH, 1958; SAWAYER i KAWAKAMI, 1961) i l'estimulació de les més antigues o inferiors (RANSON i cols., 1939; FULTON, 1953; DELGADO i cols., 1954; ...). Tots aquests fets experimentals, que donaren peu a aclarir importants entrellats fisiològics (10), permeteren també comparar el funcionalisme de les preparacions subcorticals amb els de les espècies filogenèticament més primitives i que n'eren exclusivament posseïdores.

Remontant-nos a anys més recents, MacLEAN (1973) ha sintetitzat —amb gran èxit de divulgació— aquesta concepció amb la seva formulació del triple cervell. Aquest autor considera que cada estructura del nostre actual cervell es correspon amb una etapa evolutiva específica. La part més primitiva del sistema

(10) La conclusió global, emesa ja per HESS (1948, 1949), pot resumir-se de la següent forma: les mateixes reaccions poden ser desencadenades per estímuls exteriors, com

per l'excitació experimental d'estructures nervioses. Una revisió i síntesi d'aquests treballs pot veure's a JUBERT (1973).

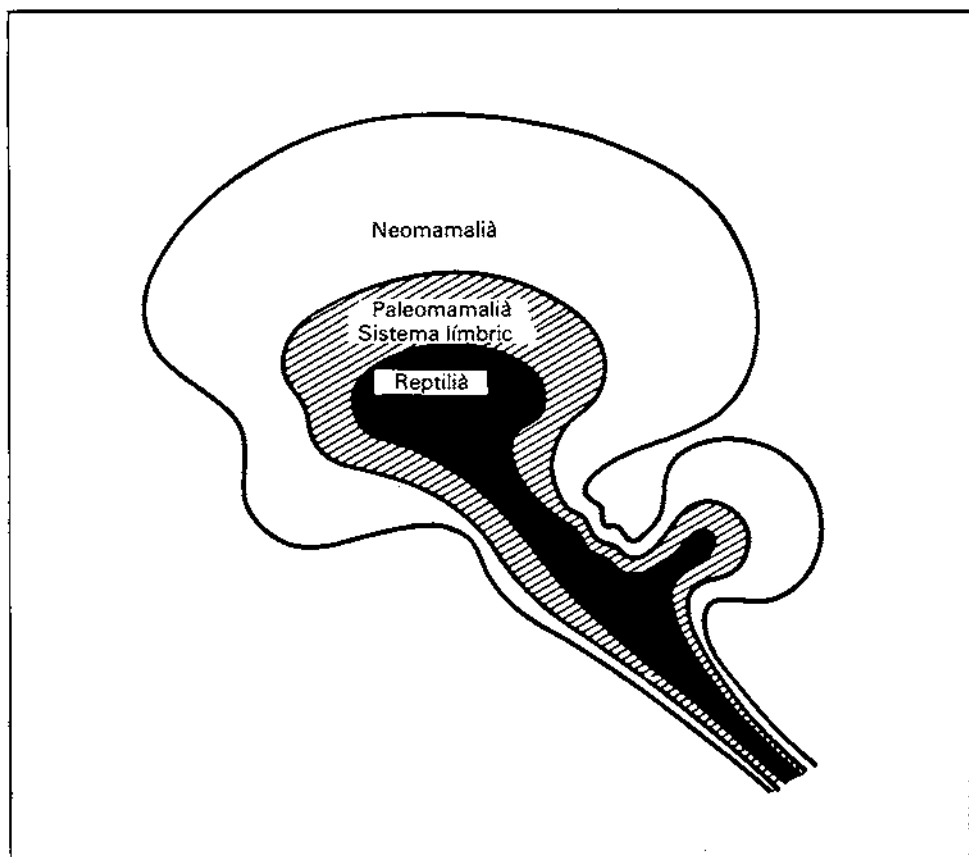


Fig. 2. El cervell triúnic de MacLEAN (1967). Per aquest autor els tres components del cervell anterior humà s'han format en diferents moments del procés evolutiu, «són radicalment diferents en la seva estructura i la seva química i, en termes evolutius, estan separats per innombrables generacions».

nerviós, corresponent al moll espinal i al tronc de l'encèfal, allotja els mecanismes neurals bàsics del control homeostàtic del nostre cos. Per un peix o un anfibí aquest és quasi l'únic sistema nerviós que posseïx. Sobre aquest "capsal neural" s'hi sobreposa el **complex R** o **cervell reptilià**, desplegat fa centenars de milions d'anys, i al qual MacLEAN encomana l'exhibició de la conducta agressiva, la defensa i establiment de la territorialitat, les conductes rituals i jeràrquiques. Per sobre d'ell es sobreposaria el **sistema límbic** o **cervell emotiu** (paleomamàlia), característic dels mamífers, encarregat de regular la nostra vida emotiva. Per fi, en els últims graons del procés evolutiu, es sobreposaria el **tercer cervell** (cervell neomamàlia) o **neocòrtex** (pàlium o manta). Segons aquest autor el funcionalisme de la totalitat del cervell així configurat «equivaleix a tres computadors biològics interconnectats» (fig. 2).

Tots aquest models, que de forma extraordinàriament abreujada acaben d'ésser enumerats (resultant-ne una sobre-simplificació excessiva del pensament dels diferents autors), no són res més que un intent d'explicació del procés filogenètic d'acord amb el model "geològic". La seva aportació a l'elaboració d'una imatge o idea de l'home fou d'essència bàsicament mecànica, "horitzontal" o laminar (MAGOUN, 1964), producte de l'evolució per addició o sobreposició, amb preservació del paper funcional dels nivells o "cervells" filogenèticament previs, això sí controlats (inhibits o potenciats) jeràrquicament per les estructures de més recent aparició (fonamentalment el neocòrtex).

El representant més recent d'aquests models, amb substancials modificacions i ampliacions de contingut (que incorporen dades emanades de l'anomenat **model embriològic** (11) i del **model cibernètic** (12), és el de les "unitats funcionals cerebrals" de LURIA. LURIA (1974, 1975), partint d'una concepció evolucionista de la formació de la vida psíquica —continuada dels enfocaments de VYGOTSKI i LEONTIEV— i del concepte de "funcions cerebrals complexes" de ANOKHIN, considera l'encèfal humà —a l'igual que els diferents forjadors del model geològic— com el «producte d'una llarga evolució i constituït com un complex jeràrquicament estructurat». De forma llunyanament o només superficialment semblant a MacLEAN, destaca en l'encèfal humà «almenys tres grans blocs fonamentals, cadascun des quals duu a terme un singular paper en l'assegurament de l'activitat psíquica». El primer bloc o **I.ª Unitat Funcional Cerebral (U.F.C.)** (13) estaria encarregada de regular el to d'alerta i vigília, així el control sobre "les inclinacions i emocions", mentre que la **II.ª U.F.C.** (14) asseguraria el procés d'obtenció, processament i acumulació de la informació exterior o aferent i la **III.ª U.F.C.** (15) de programar, regular i verificar l'activitat mental. Aquest tres blocs (fig. 3), als quals corresponen diferents estructures cerebrals sorgides successivament al llarg del procés evolutiu, actuen coordinadament. «Els processos mentals de l'home en general i la seva activitat conscient en particular —escriu LURIA—, sempre tenen lloc amb la participació de les tres unitats, cadascuna de les quals ha d'exercir el seu rol en els processos mentals i aporta la

(11) Mentre, com acaba d'ésser apuntat, els models filogenètics propugnen una organització laminar (geològica) o "horitzontal" del cervell, els estudis sobre la maduració embriològica d'aquest mateix òrgan —que foren portats a cap quasi dins del mateix període de temps— proposen una organització "vertical" o de "diferenciació progressiva". Partint, en l'embrió, del "fet homogeni i del fet general" emergiran gradualment "el fet heterogeni o el fet especial" (von BAER, 1837). YAKOLEF (1948) i PRIBRAM (1958), adoptaren en el present segle aquest mateix parer d'organització ontogenètica "vertical" del sistema nerviós central.

(12) Les tecnologies en franca expansió dels darrers segles, no podien pas deixar de fer sentir el seu influx en el terreny de les neuro-

ciències. El concepte de retroalimentació (feedback), que en el camp tecnològic representà la cabdal aportació WATT per la regulació automàtica de la màquina de vapor, fou en conseqüència ràpidament assumit per la fisiologia. Les obres de WIENER (1948, 1950 i 1964), encunyant i expandint la nova disciplina científica de la cibernètica, donaren lloc a models explicatius del funcionalisme del sistema nerviós d'acord amb aquell principi o concepte. Una sistemàtica revisió d'aquests models cibernètics pot trobar-se en l'obra de CALLE (1977).

(13) Vegis pàgs. 145-149

(14) Vegis pàgs. 152-154

(15) Vegis pàgs. 154-155

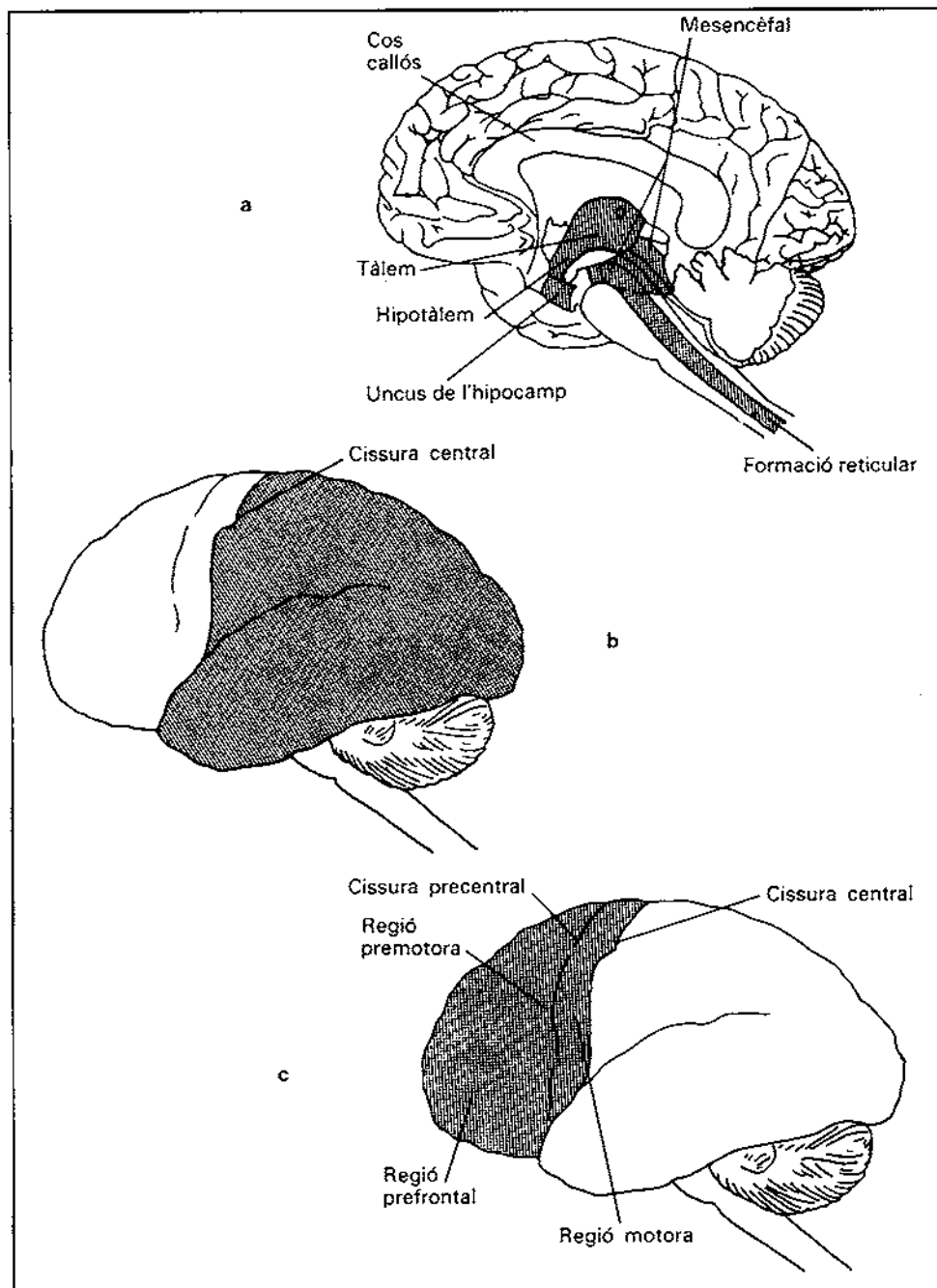


Fig. 3. Model de A.R. LURIA (1970). a) I° U.F.C., b) II° U.F.C. i c) III° U.F.C.

seva contribució a la realització d'aquests». Allò que el distintivitzava dels models geològics és el fet que el treball actual, de cada bloc o unitat funcional cerebral, és considerat com un actiu forjador –que aporta la seva imprescindible contribució– de l'activitat funcional global de l'encèfal, i no només com una deixalla que precisa d'ésser inhibida pel nivell últimament aparegut, essent aquest «una forma evolucionada de l'inferior» (JACKSON), i que tot el procés no es redueix a una «simple subordinació, entre uns sectors i altres del sistema nerviós» (BARRAQUER BORDAS, 1963) (16).

En la segona part d'aquest treball tindrà ocasió d'exposar i proposar una reconsideració de la sistematització de LURIA, feta a la llum de les dades més estrictes de l'anatomia comparada i de la fisiologia, en la qual, tot mantenint les II^a i III^a U.F.C. de LURIA, realitzo una partició de la I^a U.F.C., desglossant-la en una unitat específicament generadora i reguladora de la funció d'alerta i vigília, així com de la consumació de les pautes innates instintives bàsiques (I^a U.F.C. en sentit restrictiu) (17), i una **Unitat Funcional Cerebral Intermittja** (U.F.C.I.) responsable de la conversió o modulació dels instints bàsics en emocions (18).

És evident, però, que tots aquests successius models analítico-sintètics explicatius –realitzats des d'una òptica evolucionista– del sistema nerviós, tot i haver resultat extraordinàriament enriquidors per una comprensió més objectiva del funcionalisme complex cerebral animal i de molts aspectes de l'humà en particular, no deixen per això de ser models reduccionistes (19). El sorgiment de noves possibilitats funcionals, qualitativament diferents, en passar d'un nivell inferior a un de superior, exigien satisfer la demanda d'explicació causal (solicitada ja per HEGEL en les seves lleis descriptives de tota evolució: la transformació de la quantitat en qualitat). La formulació del concepte d'**emergència**, introduït per BROAD (1937) amb la finalitat de donar descripció a característiques dels éssers vius (i del món) que no podien ser compreses satisfactòriament només mitjançant una anàlisi reductiva, inaugura –sense abandonar el terreny d'una anàlisi científica– un prometedor camí per la comprensió i descripció dels fets evolu-

(16) Més d'un decenni abans que els treballs de LURIA, sobre aquest particular, fossin coneguts a Occident, Lluís BARRAQUER i BORDAS realitzava, en la seva "Neurologia fundamental" (1963, pp. 351-354), una excel·lent i premonitòria síntesi de l'enfocament «d'acció mútua i recíproca constant» dels diferents nivells del sistema nerviós, basant-se en les aportacions de la cibèrnica, la fragmentada antropologia mèdica de WEIZSAEKER i l'incipient concepte de "transacció".

(17) Vegis pàgs. 145-149

(18) Vegis pàgs. 150-152

(19) Utilitzo aquí el mot **reduccionisme** no pas en el sentit estricte que ortodoxament s'utilitza en filosofia de la biologia: explicació de les entitats i esdeveniments d'un nivell superior mitjançant termes del que succeeix en els nivells inferiors (THORPE, 1974; POPPER, 1977), sinó en el més ampli, implícit en la valoració feta per FRANKL (1955) dels "ismes" (biologisme, psicologisme, ...); és a dir, el que succeeix en un tot pot explicar-se per mitjà de l'explicació de l'estructura (l'ordenació) i interacció de les seves parts. En una i altra acceptió «sempre ens trobarem abocats a la reducció del no és res més que...», objectivament tan inexacta com «els deliris d'interpretació metafísica» (FRANKL).

tius. «L'emergència –diu BROAD– és la teoria que postula que el comportament característic del conjunt no **podria**, teòricament, deduir-se del coneixement més complet del comportament dels seus components, presos separatament o en altres combinacions, i de les seves proporcions i disposicions en aquest conjunt». Per tal d'aproximar-nos a aquesta comprensió –continua BROAD– «precisem sempre de dues classes independents d'informació: a) hem de saber com es comporten les parts per separat, i b) hem de conèixer la llei o lleis segons les quals es combina el comportament de les parts per separat quan aquestes actuen juntes en qualsevol disposició i proporció».

Per tot això, en les pàgines següents, s'adoptarà no només un model descriptiu lineal –anatòmic– del sistema nerviós, que agrupi seqüenciats –de forma quasi taxonòmica– els diferents nivells estructurals “sedimentats” al llarg de l'evolució. Aquest enfocament, purament anatòmic descriptivista, evoca implícitament un punt de partença, si no creacionista sí almenys transformista en el sentit de LAMARK, ben diferent del proposat per DARWIN que implica bifurcació i adaptació selectiva. En aquest sentit el mateix mot “evolució” pot resultar equívoc. Tal com diu LORENZ (1983) «evoca, en efecte, la idea de quelcom preformat que fluirà a poc a poc, com la planta nascuda del gra o la flor sorgida del botó. Aquesta terminologia no dóna compte del fet que en cada etapa d'aquest gran devenir neix quelcom nou, quelcom que abans no havia existit mai». A més, doncs, de descriure les característiques estructurals distintives de cada etapa (nivell o graó) del procés evolutiu, serà precis descriure “les propietats funcionals del nou sistema que difereixen no només en el grau, sinó especialment en la **naturalesa** de les propietats dels subsistemes que tenien abans una existència independent, perquè –continua LORENZ– «és completament inútil buscar en el funcionalisme independent dels subsistemes o dels organismes inferiors unes propietats funcionals **emergents**, és a dir, propietats i funcions que només apareixen a un nivell superior d'integració». La descripció dels **nivells de psiquisme**, portada a cap per LEONTIEV (1976), serà la que ens servirà de fil conductor per atendre aquest factor d'emergència.

Però –i aquest és el darrer aclariment previ, abans d'entrar de ple en el tema d'aquest article– l'acceptació del concepte d'emergència de noves possibilitats funcionals, en absolut pre-figurades en els estadis evolutius previs, no nega pas la vigència del concepte de control jeràrquic de l'última estructura o nivell aparegut sobre els precedents. Nivells precedents que al seu torn representen no només un pre-requisit ineludible per cada nou graó evolutiu, sinó que també continuen aportant la seva contribució específica –inhibida, modulada o transformada– imprescindible perquè les mateixes funcions emergents puguin produir-se.

FILOGÈNESI DEL SISTEMA NERVIÓS I DE L'EMERGÈNCIA DEL PSIQUISME

En la primera part d'aquest article s'exposarà, de forma sistemàtica i abreujada, una teoria dels nivells evolutius successius del sistema nerviós de forma

que permeti una interpretació de la seva filogènia, atenent tant als aspectes descriptius com als aspectes funcionals propis de cada nivell i donant-se per sobreenteses totes les consideracions ara mateix apuntades.

L'ordre dels següents apartats, corresponents a cada gran graó descriptiu de la filogènesi del sistema nerviós, no vindrà pas estrictament marcat per seguiment d'esquemes o classificacions hipotètics, que intenten resseguir i dissenyar els passos suposadament seguits pel procés evolutiu (empresa, per altra part, absolutament inverificable) atenent a criteris microevolutius. Per contra es seguirà una ordenació que, encara que respectarà majoritàriament criteris macroevolutius (tipogènesi o megagènesi) vindrà determinada per prioritaris criteris descriptius. Entre altres raons, perquè —com diu RUFFIÉ (1976)— «en el moviment evolutiu, el sistema nerviós es comporta de forma molt diferent al d'altres òrgans».

L'esquema adoptat, de seguiment lineal (horitzontal) del desplegament de les diferents estructures nervioses que acabem configurant l'encèfal humà, és exclusivament descriptiu i comporta evidentment una explicació **enrera** o retrospectiva (encara que es presenti **en avant**). Sempre que les dades a l'abast recollides ho permetin, s'atendrà a criteris anatòmics inferits d'espècimens fòssils. Però resulta clar que aquestes referències seran marcadament escasses, excepte en els casos en què podem recolzar-nos en formes arcaiques vivents. El principal recurs haurà de fer-se, doncs, referint-se als estudis del sistema nerviós d'espècies actuals (20). I és aquí, precisament, on l'esquema dels "philyums" macroevolutius servirà de puntal de referència.

En la fig. 4 estan emmarcats, entre els pols aferent (E) i eferent (R), els tres components estructurals bàsics del sistema nerviós de tot animal (unicel·lular o pluricel·lular) i que seran objecte de descripció en cada nivell o graó filogenètic.

Organismes unicel·lulars

Amb tota probabilitat els primers animals foren organismes unicel·lulars. Els indicis més ben documentats (DICKERSON, 1978) permeten suposar que la vida (21) té uns 3,6 mil milions d'anys d'antiguitat en el planeta terra i arranca d'or-

(20) Encara que entre l'absoluta majoria d'espècies vives actuals no existeixin, des d'una perspectiva evolucionista, llaços d'ascendència o descendència, i només de colateralitat, això no ha representat pas cap obstacle perquè, des de l'àmbit de l'anatomia comparada, hagi pogut dissenyar-se una consistent hipòtesi filogenètica del sistema nerviós. Ja que «en molts aspectes l'encèfal humà és més semblant que diferent de l'encèfal dels animals 'inferiors'», és possible identificar aquestes estructures semblants del sistema nerviós i «re-

construir d'aquesta forma la seqüència probable dels canvis evolutius que portaren al desenrotllament de l'encèfal humà» (SARNAT i NETSKY, 1976).

(21) No es considerarà pas aquí la qüestió de la prioritat de l'aparició de la vida vegetal, ni si les preteses primeres formes de vida animal han de ser considerades molt més pròpiament algues (vegetals aquàtics inferiors) i denominar-los protistos (eucariots unicel·lulars) abans que veritables protozoos.

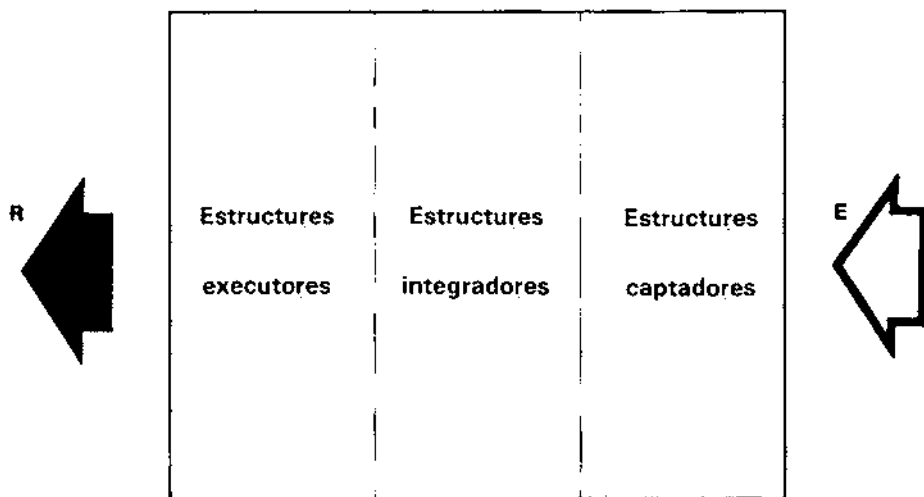


Fig. 4. Diagrama dels components estructurals bàsics de tot sistema nerviós animal.

ganismes **procariots** (22), anaeròbics, de reproducció asexual. Mil cinc-cents milions d'anys més tard apareixen els primers organismes **eucariots** (23), aeròbics i que es reproduïen sexualment. Amb tota probabilitat, doncs, els primers animals foren organismes unicel·lulars (protozoos) i d'ells caldrà arrancar l'intent de reconstrucció de la història del sistema nerviós. La forma actual més elemental d'aquest grup d'animals és l'ameba (*Amoeba*) (24), que pertany al grup dels sarcodaris. Està formada per un protoplasma desprovist d'envoltant i carent de receptors o captadors especialitzats, d'efectors motors i de sistemes de conducció i integració de la informació. Les úniques estructures perceptibles són el nucli i les vacuoles. Això no obstant, tota la superfície de la cèl·lula és **sensitiva o irritable**. Davant de l'arribada d'un estímul de suficient intensitat (gradient d'irritabilitat) determina respostes eferents (emissió de pseudopodis) simples i instantànies (25), que comprometen parts diferents del seu protoplasma, de tal forma que ja

(22) Procariots (*pro* abans, *karion* = ametlla o nou): cèl·lules sense nucli.

(23) Eucariots (*eu* = bo o veritable): organismes, les cèl·lules dels quals posseeixen nucli.

(24) Malgrat la seva simplicitat estructural, no per això cal donar per assentat que representi un graó evolutiu realment més primitiu que, per exemple, alguns relativament complexos flagel·lats que hagueren perdut definitivament el seu flagel propulsor (CORLISS, 1960). Aquest representaria el primer exemple de la llei de DOLLO o de la irreversibilitat de l'evolució («els òrgans perduts mai reapareixen»).

(25) Les respostes són de dues classes: unes positives (tropisme positiu de LOEB), que permet la captació de substàncies nutritives del medi i que es fa extensiva als factors de lluminositat i calor que cooperen amb l'assimilació; i unes negatives (tropisme negatiu o reacció d'evitació), que permet l'evasió davant d'aquells factors mecànics o químics adversos per la supervivència. D'alguna manera, doncs, ja es troben presents les preprogramacions innates (alimentació, fugida i forma elemental d'exploració o reacció d'orientació al medi) que, conjuntament amb la reproductora, constitueixen el patrimoni bàsic de la conducta dels éssers vius.

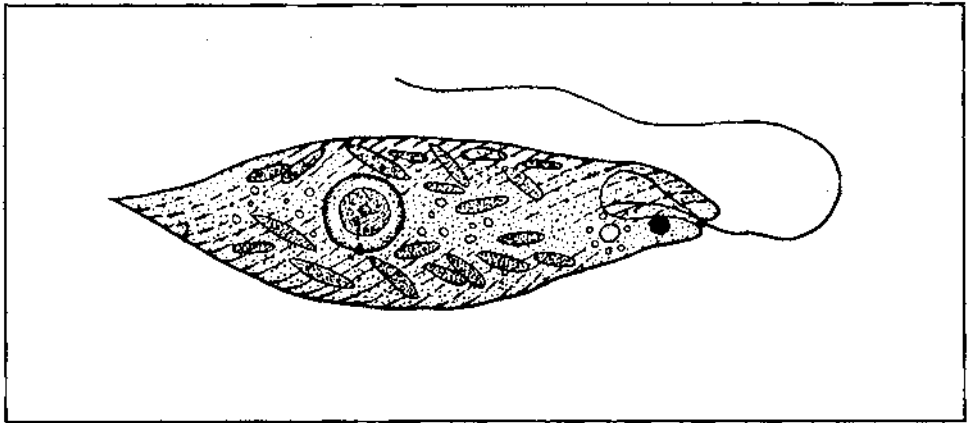


Fig. 5. *Flagel·lat* (euglena).

podem parlar d'una **unitat senso-motora** o graó bàsic per a la definició de la funció d'un sistema nerviós, inaugurant una direcció que ja no deixarà de seguir-se i expandir-se al llarg de tot el procés evolutiu, i que essencialment rendeix explicació de l'èxit d'aquest procés.

Dins del mateix grup, però dotats d'un major nivell de complexitat estructural, cal prestar especial atenció als **flagelats** i als **ciliats**. En ells comencen a diferenciar-se ja les estructures bàsiques característiques de tota estructura animal. Dotats d'una membrana, que els aïlla del medi i els dota d'inequívoca individualitat, apareixen òrgans captadors sensorials d'algunes variacions d'energia del medi (contacte, lluminositat i temperatura) i, a diferència de l'ameba, ja no és qualsevulla part de la superfície protoplasmàtica la inespecíficament dotada per executar funcions "motores". Flagels i cilis són estructures diferenciades i especialitzades, veritables "òrgans" de la cèl·lula, per davant d'estímuls aferents— vehicular l'expressió de respostes més adaptatives, sota el comandament de pre-programes innats.

En un **flagel·lat** (26) com l'**Euglena** (fig. 5) veiem aparèixer ja dues característiques clarament prefiguratives del camí que seguirà l'evolució. En un extrem de l'ésser viu unicel·lular apareix un llarg filament o flagel en forma de fuet, que té funcions "locomotores" i, a l'altre extrem oposat ("cefàlic"), un òrgan tàctil i sensible a la lluminositat. En els animals molt més evolucionats d'aquest grup, aquestes estructures assagen variades modalitats encara més adaptatives. Com,

(26) Alguns flagel·lats, com l'Euglena, pertanyen sense cap dubte al regne vegetal, per la presència en el seu cos d'òrgans de clorofil·la, mentre que d'altres si bé disposen d'aquesta capacitat també la comparteixen amb la d'ingerir directament del medi aliment i

d'altres, encara, que només atenen a aquesta última forma d'alimentació pròpia i distintiva del regne animal. És molt probable que els flagel·lats siguin el tronc basal, del qual es deriven tant plantes com animals.

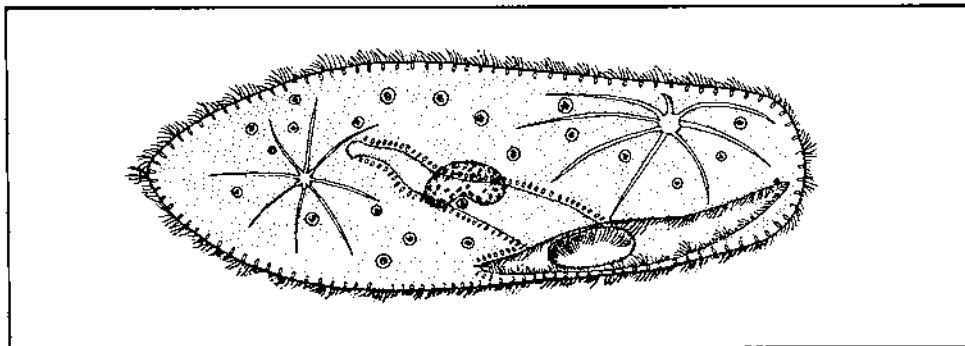


Fig. 6. Ciliat (parameci).

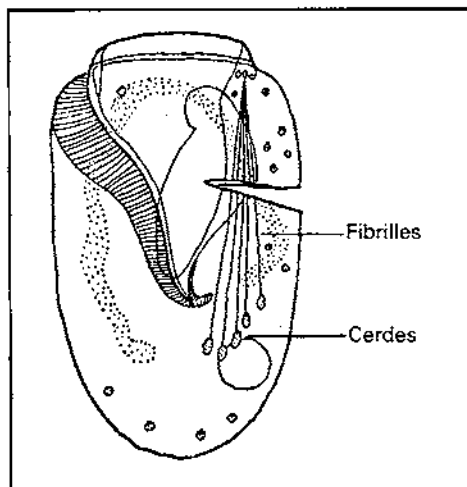


Fig. 7. Ciliat (euplotes). Al sectionar-se les fibrilles que aboquen a les cerdes, tal com està representat a la part dreta de la figura, s'interrompeixen els moviments de progressió de l'animal (segons S.A. BARNETT, 1967).

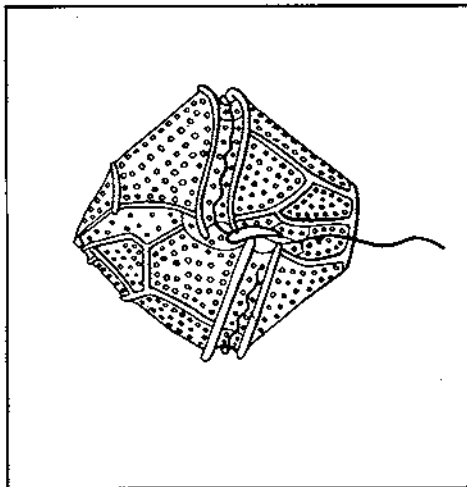


Fig. 8. Dinoflagel·lat.

per exemple, la "Bacting Reaction" del **parameci** (fig. 6), un **ciliat** que en enfront d'estímuls nocius pot girar sobre si mateix i imprimir-se un desplaçament lateral que li permet evitar un perill; o la prefiguració de veritables estructures motores, que permeten un desplaçament autònom en l'**euplotes** (fig. 7), un **ciliat** que s'arrossega sobre les superfícies per mitjà d'unes prolongacions capil·lars anomenades cerres. Aquesta eficàcia en la coordinació en el moviment dels centenars o milers de cilis, que emergeixen de la membrana cel·lular d'alguns ciliats, és deguda a l'aparició d'una estructura intracel·lular o xarxa de fibres que formen una veritable prefiguració del sistema nerviós. Un altre aspecte, crucial en el curs posterior de l'evolució animal, el podem veure també assajat a nivell dels protozoos. És la cobertura del cos per una cuirassa protectora. Aquest és el cas dels **dinoflagel·lats** (fig.8), recoberts d'una placa de cel·lulosa, o de formes re-

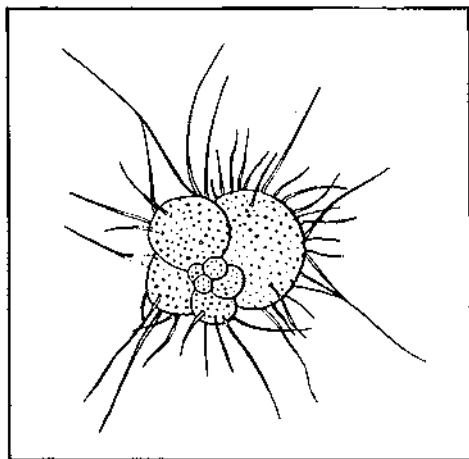


Fig. 9. Foraminífer (amb clova calcària).

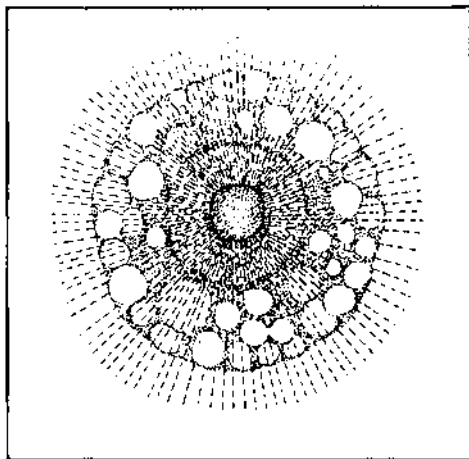


Fig. 10. Radiolari (amb clova silícia).

lacionades amb les amebes, com els **foraminífers** (fig. 9) (clova calcària), els **radiolaris** (fig. 10) (clova silícia).

Amb estructures unicel·lulars aparentment senzilles, que caracteritzen aquestes primeres formes de manifestació de la vida, assistim a la primera **emergència** sorgida de l'organització de las molècules constituents (monòmers), i que, en absolut, podia deduir-se de les propietats aïllades de cadascuna d'elles. Resulta agosarat o impertinent anomenar funció nerviosa i **psiquisme** elemental a aquest procés emergit? ... Tot depèn, evidentment, d'allò que es convingui anomenar **psiquisme**. Si fem recurs a una definició mínima (tan necessària en ciència, com postulà MALINOWSKI (1948)), no hi ha cap dubte que podem respondre afirmativament. La definició de LEONTIEV (1976) resulta extraordinàriament pertinent a aquest respecte: entenem per psiquisme o reflex psíquic «l'**aptitud dels organismes per reflectir les reaccions de la realitat envoltant en els seus rendiments i relacions objectives**». Per aconseguir la supervivència i adaptació al medi, tota forma de vida –inclosa la dels organismes unicel·lulars que ara estem considerant– precisa de poder tenir un reflex del medi –per elemental que sigui– en les seves estructures constituents. «**Aquestes formes de reflex psíquic –diu LEONTIEV– es desenvolupen amb la complexitat estructural dels organismes i en funció del desenvolupament de l'activitat que els acompanya**». El primer pas d'aquest procés es dona, indubtablement, en els organismes unicel·lulars.

Sense estructures “centrals”, reelaboradores de la informació i planificadores de l'activitat, el reflex del medi o psiquisme «es troba en unitat amb la conducta» (LEONTIEV, 1976). L'animal només respon als fragments elementals de la realitat aferent, copsats pels captadors de modalitat, generalment, inespecífica, en raó de la seva significació per la supervivència (que no són, només, els lligats amb els processos metabòlics). Aquesta sensibilitat a estímuls “abiòtics”, desencadenadora de formes “individuals” de comportament, sosté la facultat més dis-

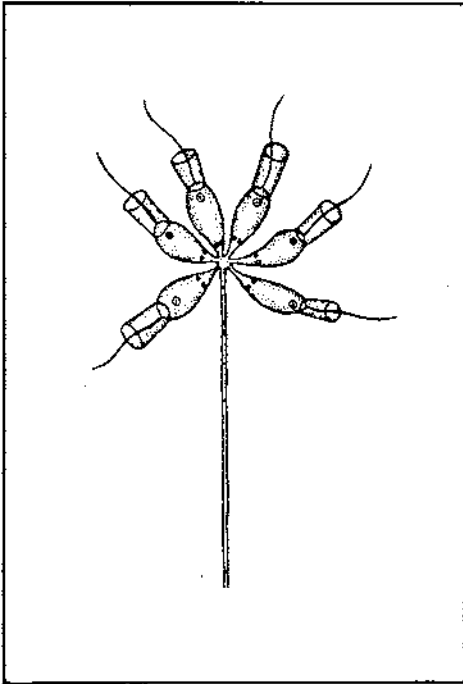


Fig. 11. Coanoflagel·lat sèssil.

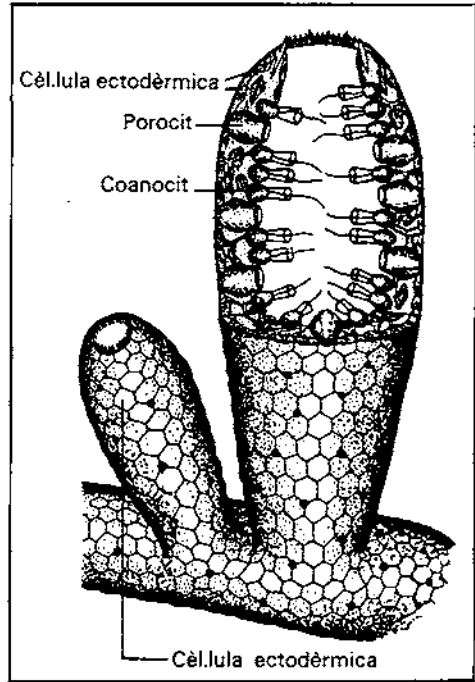


Fig. 12. Dibuix esquemàtic d'una esponja (segons A.S. ROMER, 1968), destinat a mostrar algunes de les diferents modalitats de cèl·lules que formen el seu cos.

tintiva del **psiquisme sensorial elemental**, que és orientar-se en el medi envoltant i reaccionar activament davant qualsevol canvi esdevingut (LURIA, 1977).

Aquestes respostes o conductes són pràcticament invariables, rígides, esteotipades, obligades i a l'instant (conductes innates). Les possibilitats de fer, en aquest nivell, aprenentatges deguts a l'experiència directa semblen teòricament impossibles. Però les experiències de TCHAKHOTINE (amb infusoris) i de GELLER (amb paramecis) plantegen la possibilitat d'aprenentatges condicionats, bé que fugissers (15 minuts) i després de llargues sèries repetitives de l'experiència (80 vegades) (FILLOUX, 1950).

Animals multicel·lulars de simetria nul·la, axial i radial. Esbós de configuració del sistema nerviós perifèric

Com que no ha sobreviscut cap dels animals que suposadament realitzaren la transició d'ésser unicel·lular a pluricel·lular, hi ha un cert consens a admetre, com a hipòtesi raonable, que el pas vers aquesta nova configuració d'organització de la vida animal arrancà de la formació de colònies de protozoos. Un tipus de flagel·lats, els coanoflagel·lats (fig. 11), representen un bon exemple d'aquesta

possibilitat. No només formen colònies d'individus sinó que a més són sèssils (fixats a un suport comú), com els primers representants d'aquest grup (phyllium porífer). Sigui quin sigui el camí seguit per passar de l'organització unicel·lular a la pluricel·lular, no ens queda pas cap dubte que l'agrupació de cèl·lules possibilita una molt més eficaç coordinació de recursos i, en conseqüència, un millor reeiximent adaptatiu al medi.

Els tres caps de fila d'aquest grup —les **esponges** (d'estructura asimètrica), les **meduses** (d'estructura axial) i les **estrelles de mar** (d'estructura corporal radial), no fan res més que repetir els intents bàsics, ja assajats en els protozoos, de dotar-se d'estructures captadores polimodals, d'òrgans efectors motrius més eficaços i d'una xarxa d'integració i coordinació entre aquestes estructures efectores i afectores. L'organització pluricel·lular unitària, ben diferent de la simple agrupació de la colònia, ofereix la possibilitat d'especialitzar grups de cèl·lules del mateix cos per a la realització de funcions específiques. No ja òrgans o estructures de la mateixa cèl·lula, sinó cèl·lules completes experimentaren un procés de **diferenciació**.

En els animals més elementals d'aquest grup, les **esponges** (fig. 12) (27), trobem repetides moltes característiques reixides en l'estadi unicel·lular. Així les cèl·lules que formen la superfície de l'animal (cèl·lules ectodèrmiques) estan clarament especialitzades o diferenciades. Les cèl·lules de la superfície interior (coanocits) presenten flagels, que en moure's produeixen corrents circulatoris de l'aigua i fan penetrar-la dins dels poros, ingerint-se les partícules alimentàries dissoltes. A la superfície externa, una sèrie de cèl·lules d'una altra mena, dotades d'espícules dures o esquelètiques, donen consistència a tot el cos de l'animal. Estructures particulars d'aquelles cèl·lules recullen els estímuls mecànics o químics, mentre que els seus protoplasmes mantenen propietats contràctils (cèl·lules epitelials sensomotors). De fet és en esponges on veiem aparèixer les primeres veritables cèl·lules nervioses, presumibles ja per microscòpia òptica i electrònica però que gràcies a mètodes histoquímics ha pogut afirmar-se sense cap dubte la seva identitat (fig. 13).

De forma més clara a partir dels **celenteris** (28) (corals, anèmones i meduses), sembla que podem remontar-nos al representant més arcaic del qual arran-

(27) Tot i ser esponges el primer representant metazoic, dels que se'n disposen múltiples exemples fòssils (per la presència d'estructures "esquelètiques"), no formen pas part del phylum evolutiu principal a partir del qual es deriven directament els vertebrats. Representen una branca colateral "estèril" sense evolució ulterior.

(28) Els celenteris actuals no són pas els antecessors directes dels animals "superiors" actuals. Amb tota seguretat el metazoo ances-

tral no posseïa pas cèl·lules urticarants (com les de l'*Hydra*). Aquesta forma metazoica ancestral és molt més probable que correspongués als grups pòlips (anèmones típiques i moltes formes de corals) que al de les meduses i estrelles de mar. La medusa «tal com la veiem en l'actualitat», pot haver-se produït mitjançant graduals temptatives d'adaptació a la flotació i a la natació a partir d'un pòlip lliure ancestral (ROMER, 1971), però degut a la manca d'estructures dures (esquelètiques) en aquests animals no disposem de restes fòssils.

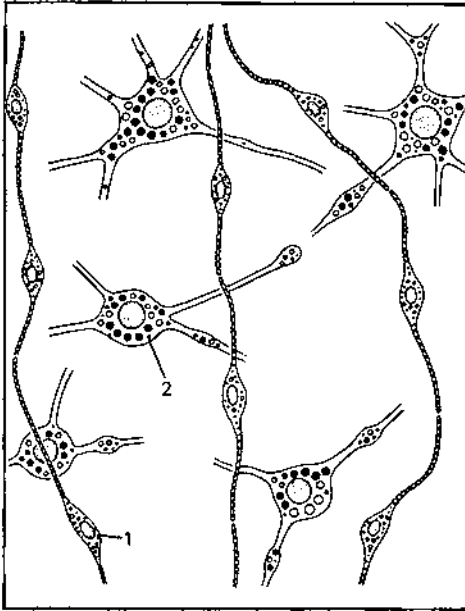


Fig. 13. Cèl·lules neuronals de l'esponja *Sycon*. Les cèl·lules bipolars (1) contenen noradrenalina i les multipolars (2) adrenalina (LENTZ, 1968).

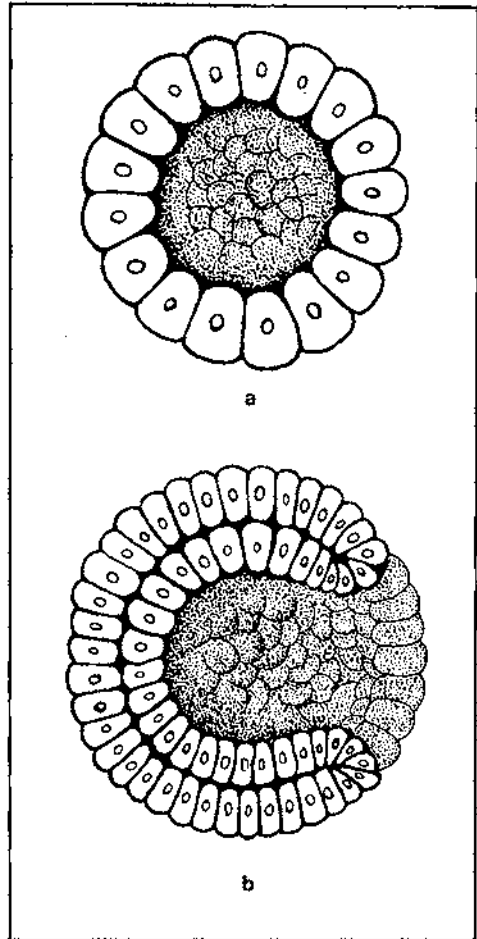


Fig. 14. Estadis ontogenètics precoces dels metazoos, amb formació d'una esfera de doble paret (capa externa ectodèrmica i capa interna endodèrmica). **a)** En fase de blàstula. **b)** En fase de gàstrula. En ella les cèl·lules de la capa endodèrmica formen el sistema digestiu, mentre que algunes de les cèl·lules ectodèrmiques situades en la superfície interior donaran lloc al sistema nerviós.

ca el phylum dels animals "superiors". En ells, grups complets de cèl·lules s'especialitzen en la recepció sensorial, mentre que altres ho fan en el sentit de sustentar la funció eferent o motora i d'altres es constitueixen en veritables integrants d'una xarxa nerviosa, que uneix les cèl·lules sensorials i motores entre si. Si seguim el procés ontogènic de la formació d'aquest animal, podrem distingir com té lloc la formació d'una esfera de doble paret amb una capa externa o ectodèrmica i una altra d'interna o endodèrmica (fig. 14). Algunes d'aquestes primitives cèl·lules ectodèrmiques emigren vers l'interior de l'animal i, un cop perdudes les seves originals propietats sensomotrius, esdevenen les primeres **cèl·lules nervioses** intercalades o intermediàries, funcionalment ben diferenciades (USHERWOOD, 1977). Aquest **sistema nerviós reticular** (fig. 15) permet una comunicació i inici de coordinació entre parts diferents i distants d'un mateix cos. Es tracta, però, d'una conducció lenta, no polaritzada i molt sovint excessivament localitzada o limitada. En l'**hidra** (un celenteri sèssil) és possible obser-

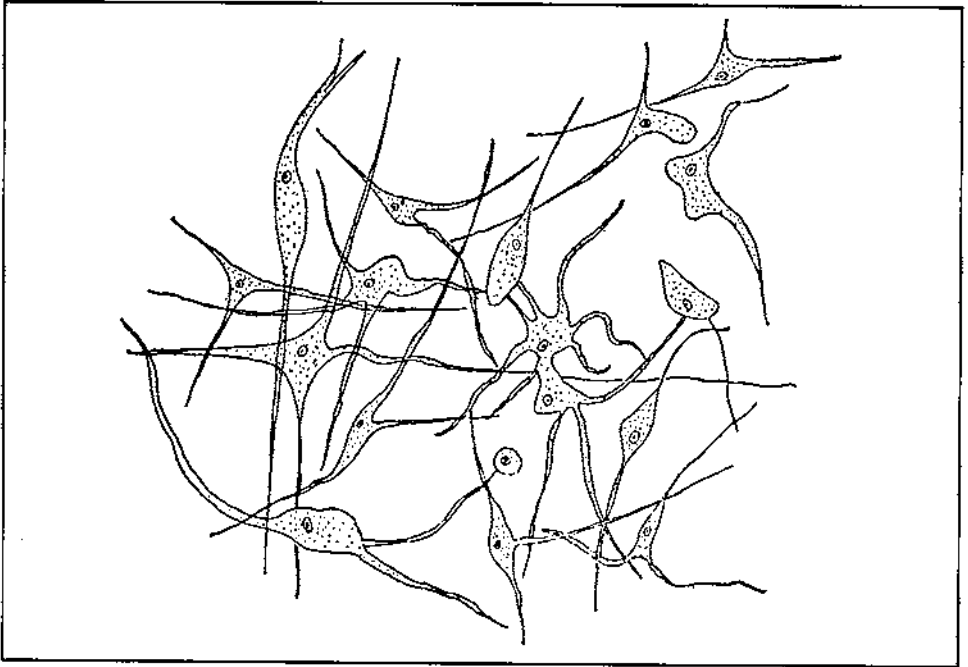


Fig. 15. Dibuix esquemàtic de la xarxa nerviosa d'un celenteri (segons S.A. BARNETT, 1967).

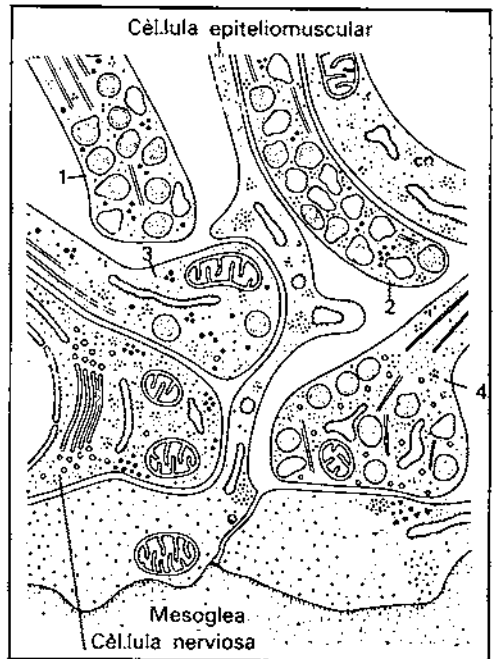


Fig. 16. Dibuix esquemàtic tret d'una preparació d'epidermis de Hydra. En ell pot veure's hi diferents botons terminals d'axons (1, 2, 3 i 4) establint connexions sinàptiques al llarg de diferents fenedures. El botó de la neurona 1 aboca a l'espai intercel·lular; el 2 junt a un cnoblaste (cn); el 3 estableix una sinapsi neuronal; i el 4 amb l'epiteli muscular contràctil. Dins cada botó terminal es troben les vesícules sinàptiques carregades de neurotransmissors catecolamínics i els òrgans cel·lulars (mitochondries, ribosomes, ...) (segons LENTZ, 1968).

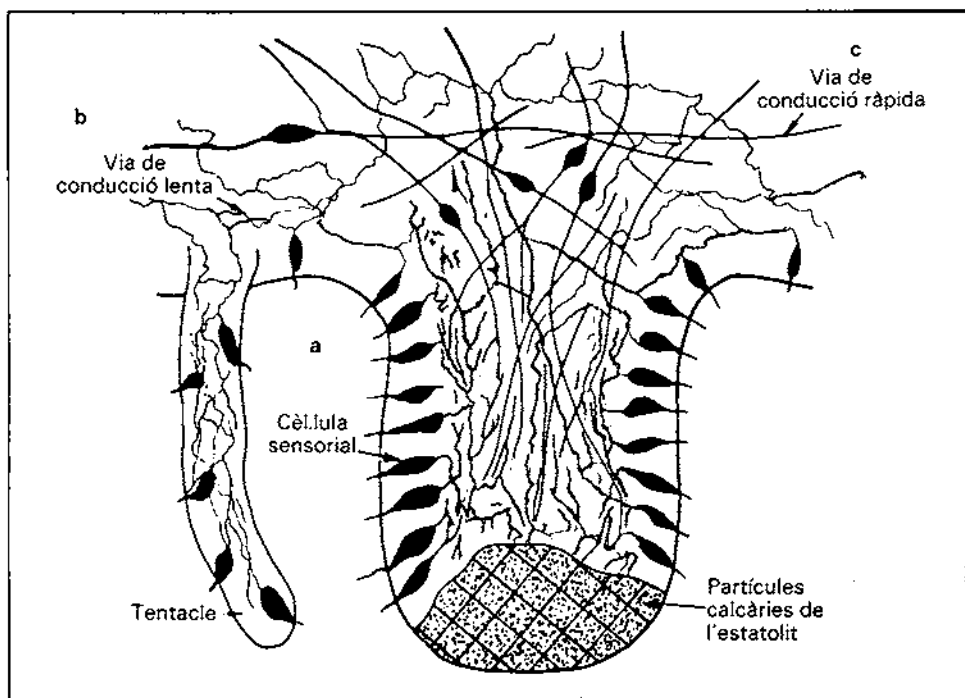


Fig. 17. Estructura hipotètica de l'organització nerviosa en una medusa (segons G. A. HORRIDGE, 1968). a) Cèl·lules sensorials. b) Xarxa nerviosa de conducció difusa o "lenta". c) Xarxa "ràpida" o de conducció canalitzada.

var aquesta xarxa subepidèrmica formada per una dotzena o cent mil neurones; formen un sincici equipat ja amb sinapsis especialitzades i capaç de transmetre informació química en ambdues direccions a través de la fenestra (fig. 16). Però es tracta sols d'un rudimentari **sistema nerviós perifèric**, sense cap concentració o centralització ben delimitada de cèl·lules nervioses. Les cèl·lules sensorials, en captar un estímul, desencadenen l'activitat de la xarxa nerviosa; de forma reflexa, automàtica, l'excitació d'aquest retícul produeix la contracció o expansió d'un part del cos, en particular els braços tentaculars situats a l'entorn de l'obertura superior.

Sols l'**input** (aferència) procedent dels captadors sensorials, desencadena la conducta de l'animal. Però en la larva efímera de la medusa "Aurelia" (animal no sèssil) es pot ja observar l'existència de dues xarxes nervioses ben diferenciades; l'una és bidireccional (semblant a la de l'hidra), mentre que l'altra xarxa sols condueix la informació en una sola direcció i a molt més alta velocitat (xarxa de conducció canalitzada) (fig. 17). Tot i que no es tracta pas encara de veritables **vies nervioses**, sinó sols de neurones discretes, aquesta especialització representa ja l'inici de possibilitat de coordinació. Un bon exemple de l'eficàcia d'aquesta nova organització ens el subministra l'anèmona de mar **stomphia**; generalment

assentada sobre la closca d'un mol·lusc, quan els seus receptors químics són estimulats per les substàncies emeses per una estrella de mar, es desenganxa i amb contraccions rítmiques neda vers l'estrella, a la qual l'ingereix. Aquesta potència depredadora sobre un animal filogenèticament menys primitiu, deguda a l'eficàcia d'un sistema nerviós equipat amb components de conducció lenta i ràpida, és una bona mostra del progrés aconseguit mitjançant aquesta diferenciació. Per això, d'acord amb USHERWOOD (1977), podem afirmar que l'estructuració de vies de conducció preferent, d'alta velocitat, «tal volta ha estat un dels majors avenços en el desenrotllament del sistema nerviós».

És en les **meduses** que l'evolució del sistema nerviós dels celenteris adquireix el seu grau màxim d'organització. Animals de doble paret, que neden lliurement, tenen una neta simetria axial. Les cèl·lules receptores estan ben diferenciades, segons la modalitat aferent del medi que copsen (estímuls mecànics, químics o lumínics). També estan dotades de primitius òrgans d'equilibri (statocits) (fig. 17). Els **anells nerviosos** i les agrupacions de cèl·lules nervioses o **ganglis**, són un veritable precursor d'un ja no tan primari sistema nerviós. La seva doble cadena d'anells nerviosos tal vota representi el primer esbós filogenètic dels futurs **nervis** perifèrics dels animals més evolucionats. L'aparició d'aquestes neurones amb prolongacions filamentoses o fibres, fou una conseqüència de l'augment de la mida de l'animal. En augmentar de distància entre òrgans efectors i receptors sensorials, el problema hagué de solucionar-se allargant les cèl·lules connectores per un dels seus caps o pols. Mentrestant, un batidor o "manubri" completa i configura l'aspecte motor de l'estructura unitària de l'animal. Un pas ben decisiu, per fi, vers la centralització o estructuració d'un sistema nerviós central, es donà en les **estrelles de mar** (phylum equinoderm) (29). Animal d'estructura simètrica bilateral i radial, els seus 5 ó 5n braços constitueixen un aparell ben diferenciat de locomoció. D'entre les nombroses cèl·lules captadores, modalment especialitzades, destaquen uns rudiments d'"ulls" ubicats en l'extremat de cada braç i formats per cèl·lules extraordinàriament sensibles a la lluminositat. L'estructura nerviosa pròpiament dita està constituïda per dos ordres d'anells nerviosos: l'un peribuca (anell oral) i uns tractes nerviosos radials per cada braç. Els "nervis" radials estan perfectament diferenciats, morfològicament i funcionalment, amb un sistema "ràpid" de conducció canalitzada i un sistema "lent" de conducció difusa. Al llarg del primer es pot dir que la conducció de la informació es fa ja per "vies específiques". El camí i la direcció vers la consolidació d'un futur sistema nerviós central està ja esbossat.

(29) Del grup dels filtradors (format pels briozoos, els braquiòpodes i els equinodermes i crinoidis, com a representants més destacats) hem escollit l'estrella de mar (equinoderm) per seguir la complexificació estructural del sistema nerviós. Animals extraordinàriament especialitzats, els seus representants actuals són ti-

pus terminals de branques divergents sorgides del tronc comú dels metazoos més primitius. Un fet que exemplifica el caràcter evolucionat, des de les formes primitives, de les actuals estrelles de mar és l'abandó del seu hàbit d'alimentació passiva (per filtració) i l'adopció de clares conductes depredadores actives.

Es fa evident que el grau de complexitat funcional i conductal de cada un d'aquests animals que formen el grup dels metazoos ve donat pel nivell de complexitat estructural que han assolit. Així, mentre l'estructura de les **esponges**, mancades de conduccions nervioses, sols els permet activitats del tot simples, no existeix cap comandament "interior". Depenen completament de les aferències o estímuls exteriors. Quan l'aigua està calmada o manté una temperatura homogènia, l'esponja es manté pràcticament immòbil; sols quan existeix un corrent d'aire o varia la seva temperatura i s'estimulen els receptors de contacte o els tèrmics de les cèl·lules superficials, la "boca" s'obre i es posa en marxa el moviment dels flagels i tota l'esponja. En canvi, l'exemple de conducta de l'**anèmona** de mar "*stomphia*" ens subministra un bon exemple de la complexa conducta que la introducció d'una xarxa nerviosa (sistema nerviós reticular) diferenciada introdueix i possibilita.

Ja a nivell d'aquests celenteris tan elementals, fa la seva aparició, sempre més mantinguda al llarg de tota l'evolució animal, el fenomen de decreixement de les respostes per l'estimulació repetida o **habitució**: si amb regularitat fem caure espaiades gotes d'aigua sobre una anèmona de mar, la primera contracció vigorosa s'anirà atenuant, fins a extingir-se ja a la tercera o quarta gota (SHARPLES i JASPER, 1956). Recordem aquí, només, la importància d'aquest fenomen per aprenentatge.

L'existència en les **meduses** d'un sistema nerviós organitzat en anells o cadenes i ganglis, els possibilita concentrar i coordinar les informacions del medi per tal d'elaborar activitats molt més adaptades. L'excitació de les cèl·lules receptors dels tentacles umbel·lars és transmesa als òrgans contràctils de l'ombrel·la; utilitzant aquest mecanisme de coordinació senso-motora és com la medusa avança dins de l'aigua o s'apodera de les seves captures (a voltes peixos de mida considerable). Davant d'aquesta conducta, tot i que moltes parts del cos de l'animal demostren encara una notable autonomia, ja es pot parlar d'inici d'integració deguda a l'estructura ganglionar.

És, però, en l'**estrella de mar** que l'estructuració de veritables extremitats i d'anells i plexos nerviosos ben diferenciats, prefigura netament el sentit de l'evolució. Enfront d'un estímulo l'animal es "posa dret" sobre un o dos braços, que agafen el paper provisional d'extremitats anteriors. Si l'estímul (mecànic, lluminós, químic) és suau, són els braços més propers a l'aferència els que s'utilitzaran per al desplaçament d'acostament o de fugida; mentre que un estímulo violent provocarà sempre la "dominància" dels braços oposats al costat de l'estimulació. La capacitat demostrada per l'estrella de mar per obrir múscols, tirant amb tota la força de la vàlvula, ens demostra també la capacitat de moviments coordinats oposats (acció concertada) que sols pot ser deguda a un control i integració "centrals" (KERKUT, 1975). El **nivell de psiquisme** de tots aquests metazoos és evidentment sensorial elemental. Sols capten fragments o variacions elementals d'energia de la realitat ambiental. La seva conducta és sempre directament dependent dels estímuls externs immediats que desencadenen respostes reflexes prefigurades innatament. Les experiències per palesar aprenentatges han donat també resultats poc evidents o de molt escassa durada (JENNINGS; v. FILLOUX, 1950).

Els cucs. Formació del sistema nerviós metamèric

Amb l'estudi del sistema nerviós dels cucs assistirem al tercer acte (graó o estadi) del procés evolutiu de la vida animal i que haurà de conduir en l'aparició dels humans. Notem com en cada graó s'esdevenen bàsicament dos ordres de fets característics: per un costat, un fet nou, de creixent complexitat i específic d'aquest estadi (organització cel·lular bàsica en l'estadi de protozoo; organització pluricel·lular en el metazoic inferior, assajant el rendiment adaptat de les morfologies asimètrica i simètriques axial i radial; organització metamèrica en els cucs, a partir de l'adopció de la simetria longitudinal com a forma adaptativa) i, per un altre costat, un fet constant i repetidament ampli en cada nivell evolutiu, caracteritzat per l'ampliació de les capacitats funcionals de les estructures captadores, efectores i integradores del seu sistema nerviós, amb l'objectiu adaptatiu d'aconseguir un reflex psíquic cada vegada més íntegre de la realitat envoltant (30). El resultat d'aquest procés és l'aparició de múltiples radiacions a cada nivell o graó evolutiu. En conseqüència, en aquest tercer estadi —després de l'aparició dels primitius metazoos— comença una nova i decisiva radiació. Encara que més d'una vintena de grans *phylum* han estat identificats, ens limitarem a seguir sobretot el que, esgraonant-se en estadis successius, abocà en els humans. Si fem alguna excursió vers branques laterals, sense sortida, com en el cas dels mol·luscs o dels artròpodes, serà amb finalitats didàctiques conduents a fer més intel·ligibles camins també seguits —des d'un altre nivell de complexitat adaptativa— pel *phylum* que menà als humans.

Abans de realitzar una revisió del sistema nerviós dels diferents tipus de cucs —il·lustrativa de l'avenç que dins de l'estadi de cuc va realitzar-se— serà bo de fer una visió general dels trets distintius d'aquest estadi. Des d'un punt de vista morfològic tots aquests animals es caracteritzen per la configuració decisiva d'una **simetria bilateral** (31) i el subsegüent allargament del seu cos, pre-requisit bàsic per donar-se les condicions òptimes per a la construcció d'un sistema nerviós **central**. Així, amb aquest allargament, una part o extremitat del cos és la primera a explorar nous ambients, sobretot quan es desplaça. No és gens estrany que una bona part dels captadors sensorials es concentrin en aquesta extremitat, que ja podem anomenar "cefàlica", formant un conglomerat de neurones: **masa ganglionar cefàlica o arquicervell**. Però al mateix temps, l'augment longitudinal de la dimensió del cos comportava una acusada separació espacial entre els

(30) Amb aquesta afirmació en absolut pretenc d'insinuar l'existència d'un ordre inherent o pre-determinisme, que podria identificar-se amb la noció lamarckiana (1809) d'«existència en els organismes d'un impuls intern vers la perfecció» i amb les teories finalistes del neo-lamarckisme (i que RUFFIE, 1976, parodiava el títol de l'obra de MONOD, anomena «de la necessitat sense l'atzar»), sinó que s'emmarca plenament en l'òptica darwiniana i neo-darwiniana, en què tant l'atzar de l'aparició de múltiples i impensables variacions com

la necessitat de què aquestes siguin successivament adaptatives a nous medis, constitueixen el "motor" de l'evolució selectiva.

(31) L'adopció de una morfologia simètrica bilateral i longitudinal, caràcter que ja no s'abandonarà al llarg de tot el procés evolutiu, representa la forma més adaptativa per aquells animals que, havent abandonat les posicions sèssils i una estratègia "sedentària" o passiva per la consecució de l'alimentació, han de desplaçar-se activament en el seu medi.

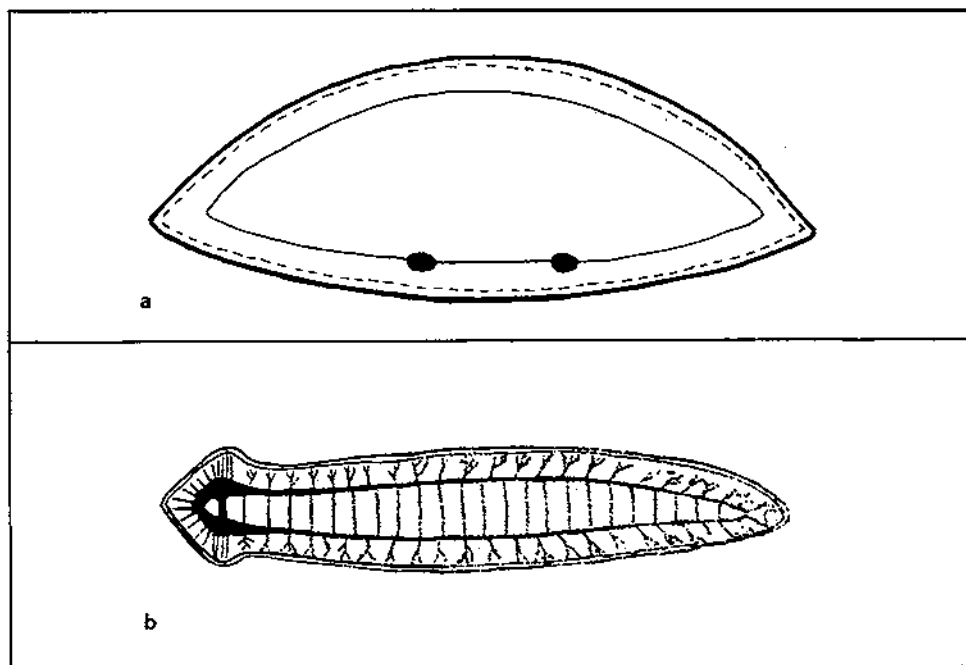


Fig. 18. a) Diagrama d'un tall de cuc pla (plathelmin) (segons L.D. LEAKE, 1975). b) Esquema de l'organització longitudinal i segmentària del sistema nerviós d'un plathelmin.

captadors sensorials cefalitzats i la majoria de les cèl·lules efectores. La solució reticular, adquirida en l'estadi anterior i que comporta nombrosos relleus sinàptics, tot i l'estructuració de vies ràpides preferencials, no és una bona estratègia per evitar l'acusada dispersió de la informació entre captació, integració i efecció. L'emissió de llargues prolongacions axòniques, tan aferents com eferents, que connectessin directament les neurones centrals amb les perifèriques (inter-neurones o neurones internuncials) és la solució definitiva.

Cap cuc primitiu ha quedat en forma fòssil. Entre els seus representants actuals trobem, però, en el phylum **plathelmins** (cucs planers) un bon exemple de les característiques bàsiques que debien definir els cucs més primitius. Un membre d'aquest grup, les **planàries**, serveix perfectament per a aquest objectiu. En comú amb primitius metazoos, tot i presentar un esbós de mesoderm (a més de les fulles ectodèrmica i mesodèrmica), continuen tenint una sola obertura digestiva (que fa a l'ansus i de boca), no tenen sistema circulatori i, fet important per considerar-los un grau de transició, el seu sistema nerviós està encara configurat —en gran part— per una xarxa difusa de conducció ràpida, formant un plexe nerviós perifèric. Però, a diferència dels metazoos primitius, la part ventral de l'animal està recorreguda per un o dos cordons axonals longitudinals (neuròpil) i els cossos cel·lulars neuronals s'agrupen en ganglis laterals (fig. 18).

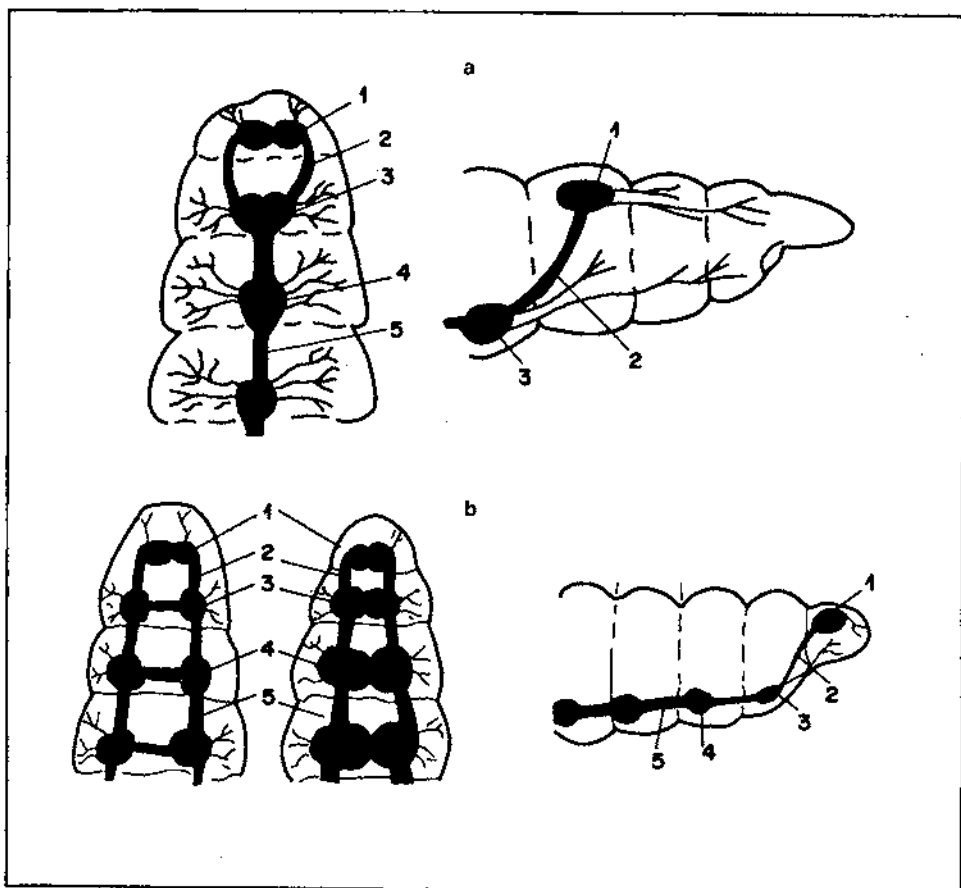


Fig. 19. Esquemes de sistema nerviós d'anèlids a) Anèlid oligoquet amb parells de ganglis fusionats. b) Anèlid poliquet amb parells de ganglis que conserven la seva independència. Les figures de l'esquerra corresponen a una secció longitudinal horitzontal i les de la dreta a una secció longitudinal sagital. 1: gangli supraesofàgic o "cerebral". 2: anell circumesofàgic. 3: gangli subesofàgic. 4: gangli segmentari ventral. 5: cordó nerviós ventral.

Deixant de descriure les formes intermèdies, centrem-nos en la culminació exitosa d'aquest procés tal com pot ser observada en els **anèlids** (cucs rodons) (32). A més de la seva ben definida morfologia longitudinal simètrica, la capa mitja o mesoderm està ben desenrotllada i la cavitat digestiva compta amb dues obertures independents a cada extrem de l'animal, existeix un sistema circulatori i dues fileres d'apèndix laterals que fan les funcions de brànquies, així com un

(32) Encara que siguin animals de cos tou, sense estructures esquelètiques, són coneguts

alguns espècimens fòssils (pissarres de Burgess).

rudiment de ronyó excretor (nefridiós). Des del punt de vista de l'economia somàtica es troben presents en ells, de forma esbossada, tots els òrgans que caracteritzen els animals superiors. I el mateix cal dir pel que fa al sistema nerviós. El cos està dividit en segments i la cadena nerviosa de cada segment està formada per ganglis. A cadascun d'aquests segments se'ls anomena **metàmera**. Dels ganglis metamèrics (fig. 19) surten axones sensitius i motors, que formen nervis mixtos que connecten directament amb les estructures perifèriques veïnes, captadores i efectores. Cada nivell metamèric està connectat amb els adjacents i tota la informació està centralitzada a l'estructura cefàlica. D'aquesta manera la informació i el control motor de cada segment està alhora individualitzada i centralitzada. L'organització nerviosa central **transversal** (unisegmentària) permet l'establiment dels arcs reflexos ràpids i la **longitudinal** (plurisegmentària) possibilita la integració i coordinació de les respostes a nivell suprasedimentari, que esdevé un **cervell** ben diferenciat, dividit en tres regions: **anterior**, **mitjà** i **posterior**. Resta a nivell subepidèrmic una deixalla de plexos nerviosos d'estructura reticular, que es configura en un veritable sistema nerviós perifèric, amb nervis mixtos (sensitius i motors).

La màxima eficàcia d'aquesta estructuració jeràrquica s'obté gràcies a la presència de llargues fibres nervioses que recorren tot el cos de l'animal i fan possible la ràpida conducció de l'impuls nerviós. L'estructura dels òrgans captadors i efectors, relligats pels diferents nivells del sistema nerviós central, és també complexa. Hi ha tres portes d'entrada ben diferenciades: la **tàctil**, la **química** (amb gust i olfacte indiferenciats) i la **lluminosa**; i una sortida motora (**paròpodes** locomotors). Conjuntament amb la creixent importància de l'aparell regulador de l'equilibri (**estatocits**), cada espècie ha anat configurant-se segons el seu medi. Així, els cucs marins han desenvolupat més la sensibilitat química i els cucs de terra la sensibilitat a la humitat i la lluminositat.

En el **Nereis**, cuc marí d'uns 25-30 cmts. de longitud, emergeixen del cap o extrem anterior tot un reguitzell de petits tentacles captadors de les aferències tàctils i olfactivas, així com un parell de rudimentaris "ulls". Un bon exemple de l'accés a la lluminositat que presenten aquests cucs, el trobem en els "tubicules"; quan es projecta sobre ells una ombra es contrauen instantàniament, desencadenant-se una pauta innata de fugida, essencial per a la seva supervivència.

A grans trets, doncs, el disseny definitiu que seguirà la configuració del sistema nerviós central —fins arribar als humans— està ja fermament descrit. El caràcter jeràrquic de les estructures superiors o suprasedimentàries, tot just aparegudes, s'evidencia clarament en les experiències de secció dels cucs segmentaris. Si es fa la secció a nivell del cordó nerviós ventral, el cuc continua desplaçant-se, sincrònicament, gràcies a l'estimulació dels captadors perifèrics; però si practiquem una descerebració completa, l'animal perd la seva preprogramació innata i fa conductes no adaptatives, endinsant-se fàcilment en llocs secs o fortament il·luminats (conductes que mai no exhibiria en condicions de cerebració normal).

Una enigmàtica activitat, premonitòria de característiques evolutives ulte-

riors, es dóna en els cucs **cavernícoles** (pertanyents al grup dels eriçats o poli-quets). Aquests cucs construeixen caus en forma de U a la sorra de les costes marítimes de tot el món. Un moviment rítmic de bombeig, ininterromput, assegura la seva irrigació i oxigenació. Aquests moviments no són pas cap resposta reflexa als estímuls exteriors, sinó un veritable "rellotge" intern, generador autònom de ritmes, que tanta importància tindran en la conquesta d'una progressiva autonomia individual.

Tot i aquests avenços, el **psiquisme** d'aquests animals continua essent **sensorial elemental**. Sembla com si el procés evolutiu s'hagués esforçat primer a conquerir nivells "inferiors", que poguessin servir de pilastre a l'aventura evolutiva d'estructurar un aparell "superior", realment integrador de la realitat poli-modal i complexa aferent.

Amb aquesta dotació, però, els animals d'aquest estadi evolutiu ja poden modificar el seu comportament en virtut de l'experiència, almenys en condicions experimentals. Així, els cucs de terra fan aprenentatges condicionats després de 20 a 100 assatjos (YERKES, 1920) i aquest aprenentatge es conserva malgrat l'amputació de l'extremitat cefàlica, degut a què els captadors sensibles es reparteixen per tot el cos i els ganglis metamèrics subjacents tenen prou complexitat per retenir l'aprenentatge fet (RATNER i MILLER, 1954).

Artròpodes: una branca divergent. Aparició de vida social i de captadors a distància

En l'evolució dels cucs segmentaris, un grup va desenvolupar un envoltant exterior dur (exoesquelet) fet de quinina. D'aquí prové el phylum dels invertebrats amb potes articulades: els **artròpodes** (crustacis, miriàpodes, aràcnids i insectes). Tot i ser una branca divergent, que no porta directament als homínids, el seu coneixement té un cert interès per comprendre diferenciacions estructurals i comportamentals que també seran assajades dins del phylum que conduirà als humans.

El primer fet general, la tendència a recobrir el seu cor –i per tant també el sistema nerviós aconseguit–, ja l'hem vista assajada a nivell de protozoos. El segon fet és l'aparició d'extremitats motores articulades (33). Dues característiques que s'expandiran constantment al llarg de l'evolució ulterior.

La principal característica dels seus sistemes nerviosos és la segmentació. Però a diferència dels segmentats de l'estadi anterior, es constata la inexistència de xarxes nervioses difuses (excepte d'un plexe associat a la musculatura visceral) i per aquesta característica s'emparenta amb el camí seguit pels vertebrats. També es diferencien dels anèlids per la tendència a la concentració dels cossos

(33) "Artròpode" significa, literalment, "peus articulats".

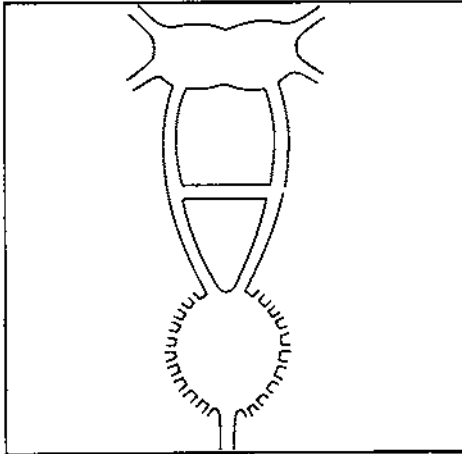


Fig. 20. Diagrama del sistema nerviós d'un artròpode (L.D. LEAKE, 1975).

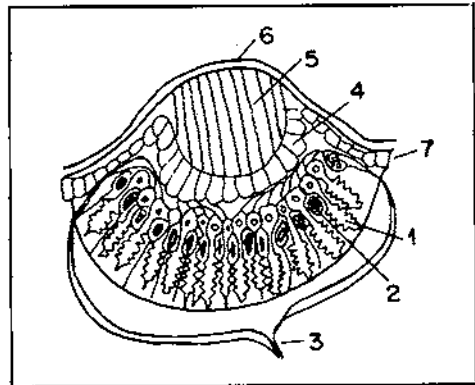


Fig. 22. Dibuix esquemàtic de l'ull d'una aranya (segons R. PANIAGUA i M. NISTAL, 1983). 1: cèl·lules sensibles. 2: cèl·lules pigmentàries. 3: nervi òptic. 4: cèl·lules vitries. 5: lent. 6: còrnea. 7: epidermis.

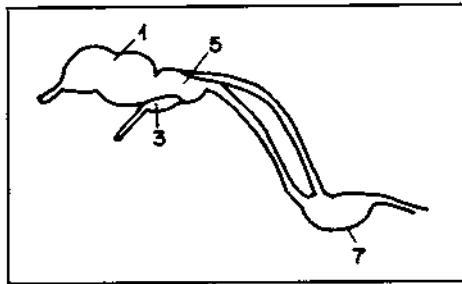


Fig. 21. Vista lateral de la part anterior del sistema nerviós d'un insecte (segons R. PANIAGUA i M. NISTAL, 1983). 1: protocervell. 3: deutocervell. 5: tritocervell. 7: gangli subesofàgic.

neuronals en glanglis. La parella de ganglis metamèrics, que s'ha descrit en el nivell precedent, es troben fusionats (fig. 20). D'aquesta forma es redueix considerablement el temps de transmissió de la informació i les respostes adaptatives poden donar-se més ràpidament i ser més ajustades. A l'extremitat cefàlica, en tots els membres del grup, els ganglis dels sis primers segments es troben fusionats. Sense cap dubte pot parlar-se d'un cervell ben esbossat (fig. 21). Però el control jeràrquic d'aquest encèfal és poc definit i els ganglis metamèrics ventrals disfruten d'una àmplia autonomia. Així pot explicar-se que el mascle de la *mantis religiosa* pugui realitzar el coit sense el seu cervell, executant totes les pautes de conducta estereotipades i diferenciar-se de l'animal íntegre només per una major agitació motora (manca del paper inhibitori o modulador de les estructures cerebrals).

Els òrgans captadors aferents es troben, per un costat, ben localitzats i, per l'altre, difuminats. Entre els primers destaquen els ulls (fig. 22) i les antenes olfactives, així com un eficient aparell auditiu i equilibratori. Entre els segons, els "pèls" o quetes sensibles, distribuïdes per tot el cos i els apèndixs, molt sensi-

bles al tacte i a les variacions de l'aire, que poden ser també òrgans gustatius (com succeeix en les mosques, que disposen d'aparells gustatius a les potes).

Les variacions d'energia aferent de diferent modalitat, captades per aquests analitzadors perifèrics, són integrades a nivell dels ganglis. Per mitjà del cordó nerviós que recorre el cos de l'animal, envien impulsos als grups musculars del cos i dels apèndixs articulats. Resulta evident, en la vertent motora, el grau d'especialització de les extremitats en les aranyes, i en els insectes l'adaptació al medi aeri mitjançant les ales.

Si realitzem una visió global a tot el que fins ara hem dit, podem ampliar les consideracions generals ja apuntades en dues més. D'una banda, el fet generalitzable també als estadis successius del procés evolutiu i caracteritzat per la prioritat cronològica en el desenvolupament complex de les estructures captadores sobre les efectores. I, per un altre costat, la conquesta expansiva de tots els medis (aquàtic, terrícola i aeri) ja des de les primeres etapes evolutives, seguint una rígida seqüenciació. Partint de formes primitives marines, en segona etapa es "colonitzaren" —mitjançant transformacions adaptatives dels seus òrgans constituents— la terra i l'espai aeri (34).

Tot i aquests progressos, el seu nivell de **psiquisme** continua essent **sensorial elemental**. El reflex del medi aconseguit, continua essent de trets (o sèries de trets) aïllats. Les centenes o milers d'unitats d'**omatidis** de l'ull d'un artròpode, tot i posseir en molts casos una còrnea externa, un cristal·lí i configurar un esboç de retina, no deixen d'ésser estructures analitzadores. I els ganglis "centrals", de l'extremitat cefàlica, no estan organitzats, en absolut per realitzar síntesis dels trets de la realitat copsats i possibilitar percepcions biunívocues dels objectes i fenòmens del medi (35). Tot l'esforç evolutiu s'ha concentrat, a partir de la reeixida de l'organització segmentària o metamèrica del sistema nerviós, a assajar més complexes possibilitats adaptatives de les estructures captadores o efectores.

(34) Cal així mateix recordar, però, que en quasi cada nivell evolutiu trobarem també un tercer pas de retorn al medi aquàtic (com és no sols el cas de molts insectes, sinó també d'alguns mol·luscs pulmonats, rèptils del secundari o de certes aus, així com d'alguns mamífers com els cetacis).

(35) Un exemple, ben fàcil de verificar, ens pot ajudar a entendre el qualificatiu de psiquisme sensorial elemental, atribuït a una aranya. Quan un insecte queda pres en l'entramat filós de la tela treballada per una aranya, aquesta es dirigeix immediatament vers el seu captiu i comença a embolicar-lo sistemàticament. Precises experimentacions han permès

establir que sols la vibració produïda per les ales de l'insecte en intentar fugir de la trampa i transmesa al llarg de la tela, és l'estímul desencadenador de la conducta de l'aranya. Si li col·loquem un insecte mort, cuidant de no fer vibrar la tela, cap activitat es desencadena. Si apliquem la base d'un diapasó en vibració sobre la tela, aconseguirem idèntica conducta d'encerclament filós (RABAUD). En absolut la complexa conducta d'una aranya es troba sustentada per un psiquisme complex o reflex elaborat de la realitat i sí sols per la captació de sèries d'elements o fragments d'aquesta realitat. Coses que constitueix, indefectiblement, un nivell sensorial elemental de psiquisme (LEONTIEV, 1976).

Però, en aquest phylum divergent, no es donaren pas les condicions que només la vertebració acabà possibilitant (36).

Dos fets, però, resulten premonitoris —encara que aquí seguits en paral·lel— del que caracteritzarà l'èxit adaptatiu dels vertebrals: l'aparició de la possibilitat d'orientació a distància (visió, audició) i de l'organització social jeràrquica, encara que fortament gregària, sostinguda per un intercanvi d'informació rígida, programat genèticament. Les possibilitats d'aprenentatges per condicionament, en canvi, són extraordinàriament limitades.

Mol·luscs: un grup de transició. Integració i direccionalitat del gangli cerebral

Hi ha indicis paleozoològics que els mol·luscs foren grup de transició. Tant cucs segmentats com artròpodes degueren tenir algun ascendent comú amb ells, malgrat que pocs conserven en l'actualitat algun tret clar d'aquesta comuna ascendència (37).

(36) Tot i així és de destacar l'extraordinari èxit adaptatiu dels artròpodes i la seva impressionant radiació (llagostes i crancs, escorpins i aranyes, escarabats i insectes, per utilitzar noms comuns). En l'actualitat s'han identificat, aproximadament, un milió tres-centes mil espècies i s'estima que deuen existir-ne poc menys del doble. Un milió d'elles (85 %), però, formen part de la classe dels insectes coneguts. Una estimació dels insectes vius en el moment actual ha situat el seu nombre en 10^{18} individus, una xifra tant pràcticament inimaginable que ha fet dir a ROMER (1971) que «a voltes sembla com si nosaltres, vertebrats, visquéssim en un món d'artròpodes on fòssim tolerats». Si recordem que més de 300.000 espècies pertanyen a l'ordre dels coleòpters (escarabats) i que probablement resta per descobrir-ne un nombre semblant, trobarem —dins de la ironia— extraordinàriament pertinent la resposta de J.B.S. HALDANE, un dels innegables fundadors de la biologia evolutiva, davant de la pregunta que li formulà l'arquebisbe de Canterbury, en una entrevista realitzada a la BBC. La pregunta fou: «Després d'una vida sencera consagrada a l'estudi de la Creació, quina conclusió en treuria sobre la natura del Creador?». I la resposta: «Un excésiu amor pels escarabats» (BARASH, 1981). Més enllà de l'anècdota, aquesta recent situació manté un acusat paral·lelisme amb la, de sobres, coneguda confrontació entre HUXLEY i el bisbe Wilberfort. Només que aquí, tot i mantenir-se quasi idèntiques posicions antagòniques, ha desaparegut l'acritud i crispació del

primer moment. Cosa que no deixa de ser un moderat pas "evolutiu".

(37) El cos insegmentat dels mol·luscs, planteja una sèria objecció a l'estimació de la seva derivació evolutiva des dels anèlids segmentats. Però l'estadi larvari de la majoria d'ells ens mostra una larva ciliada (trocofora) extraordinàriament idèntica a la dels anèlids. Tot i això, l'estimació que hem formulat a l'inici d'aquest apartat és, sinó més versemblant, més prudent. En tot cas no sols la segmentació és inexistente, sinó que en molts casos fins i tot la simetria longitudinal ortodoxa no es dona. Sembla com si, tot i ser una branca divergent, no han pas seguit globalment una direcció paral·lela endavant. Components de la seva estructura presenten veritables retrocessos evolutius, mentre altres expandeixen noves possibilitats que tornarem a retrobar en el phylum dels vertebrats.

La closca del representant fòssil més antic d'aquest grup, *Pilina*, presenta en la seva cara interna unes fenèdres que es suposen el lloc d'inscripció d'antics grups musculars i, per tant, indicadors d'una primitiva segmentació. El representant actual d'aquests petits mol·luscs, *Neopilina*, presenta 5 segments miotòmics clars, així s'estableix un testimoni de l'enllaç entre anèlids i mol·luscs. En canvi en un altre mol·lusc primitiu actual, abundant, com el *Chiton*, ja hi ha un total abandonament de tot índex de segmentació. Conserva, però, la simetria longitudinal.

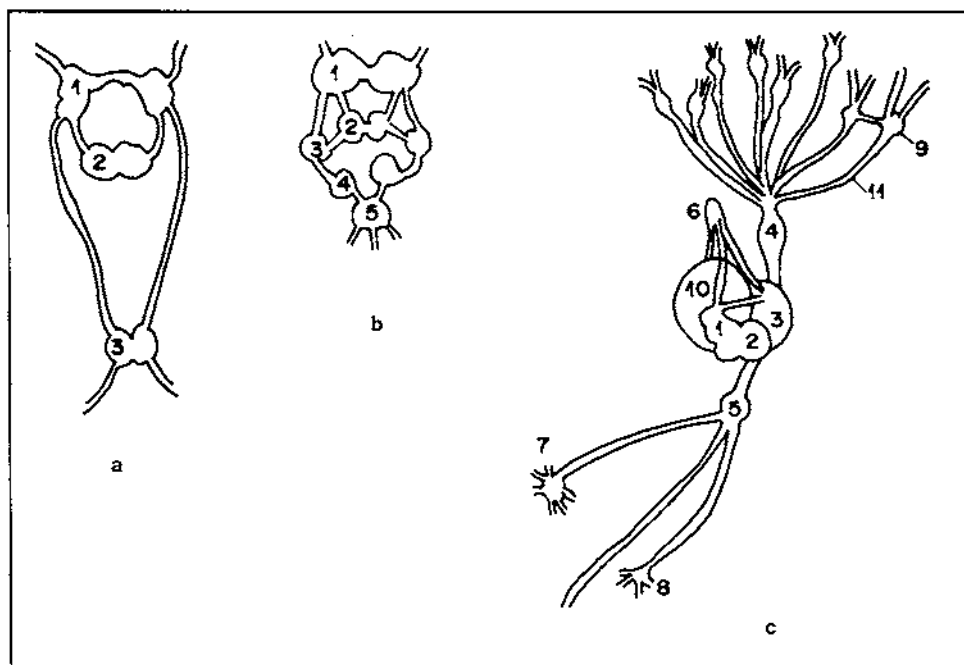


Fig. 23. Esquemes de sistema nerviós de mol·luscs. **a)** Sistema nerviós de lamelibranqui. 1: gangli cerebropleural. 2: gangli pedi. 3: gangli visceral. **b)** Sistema nerviós de gasteròpode. 1: gangli cerebral. 2: gangli pedi. 3: gangli pleural. 4: gangli parietal. 5: gangli visceral. **c)** Sistema nerviós de cefalòpode. 1: gangli cerebral. 2: gangli pleural. 3: gangli pedi. 4: gangli propedi. 5: gangli visceral. 6: gangli buccal. 7: gangli estelat. 8: gangli esplàncnic. 10: gangli òptic (segons R. PANIAGUA i M. NISTAL, 1983).

Són animals de cos insegmentat protegit, en la majoria d'ells, per una closca calcària. A aquest grup, hi pertanyen els lamelibranquis (musclos, ostres, ...) els gasteròpodes (cargols) i els cefalòpodes (pops i calamars). Tots ells presenten un cos més o menys dividit en tres parts: un cap (excepte els lamelibranquis), una massa visceral i peus, braços o tentacles.

Malgrat la seva extraordinària variabilitat morfològica, el seu sistema nerviós representa un notable avenç cap al camí de la cefalització. El seu sistema nerviós central consisteix esquemàticament en tres o més parelles de ganglis parells (cerebroïdes, viscerals i pedis) connectats per tractes o vies de fibres nervioses (fig. 23).

En alguns casos els ganglis anteriors es troben fusionats, per formar una massa cerebral complexa. Des de la seva versió més senzilla (lamelibranquis) formada per una estructura nerviosa no pas més complexa que la d'un platelmi-

te, fins a la d'un pop, que té un nivell d'organització comparable a la d'un vertebrat inferior, la variabilitat de complexitat estructural del S.N. és extrema. I és en aquest sentit que formen, també, un veritable grup de transició. En molts mol·luscs encara persisteix una xarxa difosa o plexe subepidèrmic, record o deixalla de l'estadi de metazoo primitiu, capaç de donar lloc a respostes reflexes locals sense participació del sistema nerviós central.

Deixant se banda l'elemental organització nerviosa dels lamelibranquis, ens centrarem en l'exposició de l'estructura dels gasteròpodes i cefalòpodes.

El primer que cal destacar és l'estructuració de ben diferenciats aparells captadors de les modalitats informatives aferents. El pioner d'aquests aparells, que en l'escola evolutiva aconseguix una supremacia topogràfica, estructural i funcional ben diferenciada, són els ulls. En alguns cefalòpodes els ulls tenen ja una lent amb capacitat d'acomodació, com els vertebrats (fig. 24). Sentit de la temperatura, de l'equilibri (estatoscits), sensibilitat tàctil dispersa i sentit químic ben desenvolupat (com els tentacles dels cargols, veritables òrgans olfactivs), completen l'equipament de la porta d'entrada de la informació.

Quant als òrgans motrius, trobem, per exemple en el llimac, dos sistemes musculars ben diferenciats: 1) múscles pedis, responsables de la marxa endavant, i 2) múscles parietals, responsables dels desplaçaments laterals. Més enllà de la diferenciació i alt grau de complexitat dels aparells perifèrics captadors de la informació aferent, les més elaborades capacitats condutals dels mol·luscs vénen donades —sobretot— pel notable augment del nombre de cèl·lules nervioses del seu gangli cerebral, que li permet exercir un rol controlador i integrador decisiu (38).

Sensible a trets aïllats de la variació d'energia, el psiquisme o reflex del món exterior és en els gasteròpodes sensorial elemental. Ben diferent del que succeeix amb un cefalòpode com el pop (octopus), que no sols reacciona a la llum sinó que en ell es donà la primera captació **perceptiva** visual, amb visió dels colors, relleus i de les formes (PIERON, 1941; SUTHERLAND, 1962).

Diferenciant-se ben poc, quant a la visió, de la rata, l'octopus s'instal·la en l'etapa del **psiquisme perceptiu**. El seu ull perifèric, dotat de cristal·lí, i l'existència d'un **lòbul òptic** en el seu cervell, li permeten tenir un reflex biunívoc dels trets lluminics de la realitat aferent. El creixent nombre de neurones que conté

(38) El llimac, preprogramat innatament d'un tropisme negatiu a la llum, quan aquesta incideix sobre un dels seus costats, tomba sempre vers el costat fosc. L'extirpació d'un "ull", situat en l'extremitat d'un tentacle, determina que el llimac es desplaci, quan la llum ve del

seu davant, vers el costat operat. A diferència dels estadis inferiors, en aquest nivell evolutiu la direccionalitat del desplaçament ve donada per la integració i coordinació de la informació cospada pel seu òrgan sensorial.

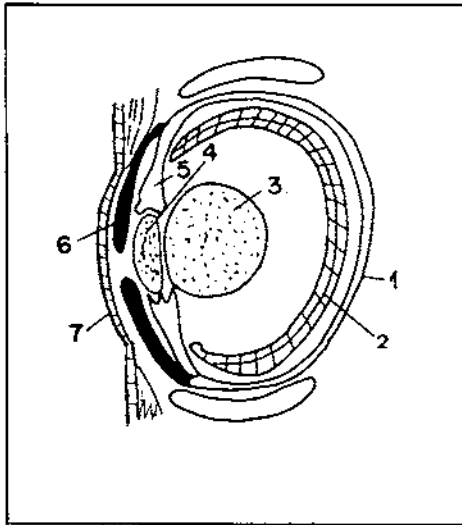


Fig. 24. Dibuix esquemàtic de les principals estructures que formen l'ull d'un cefalòpode (segons R. PANIAGUA i M. NISTAL, 1983). 1: escleròtica. 2: cèl·lules pigmentàries. 3: lent interna. 4: lent externa. 5: múscul ciliar. 6: iris. 7: còrnea.

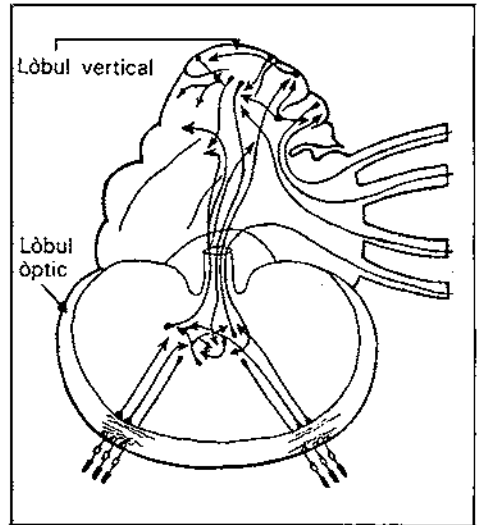


Fig. 25. Esquema dels lòbuls òptic i vertical d'un octopus, amb representació d'algunes de les seves principals connexions o vies neuronals (segons S.A. BARNETT, 1967).

la primitiva massa cerebral, i que arriben a comptabilitzar en l'octopus l'extraordinària xifra d'uns 168 milions (mentre que una abella sols en té a l'entorn d'un milió), possibiliten la configuració de complexes i cada vegada més especialitzades estructures integradores. Així, per sobre de la part cerebral encarregada de rebre els impulsos procedents dels òrgans sensorials, s'estructura en els cefalòpodes un veritable lòbul (lòbul vertical) (fig. 25). Quan experimentalment es destrueix aquesta estructura, la conducta de l'animal resta d'entrada aparentment inalterada, però del magnífic depredador que era ja no en resta pràcticament res i les seves activitats de caça són totalment ineficaces o, fins i tot, inexistents (YOUNG, 1964).

Degut a l'extraordinària dotació cerebral, els cefalòpodes, i en menor proporció els cargols, poden fer notables **aprenentatges** gràcies a l'experiència individual i directa. En el cas dels cefalòpodes tant la retenció d'un aprenentatge (condicionament associatiu amb un quadrat blanc o amb un shock elèctric) com el manteniment estable de nous aprenentatges, precisa també de la indemnitat i treball concertat del lòbul vertical.

En definitiva sembla como si el cervell dels cefalòpodes i el dels vertebrats hagin seguit camins evolutius relativament anàlegs. Però la manca de diferenciació vertebrada, deguda a l'absència de segmentació prèvia, ha mancat als cefalòpodes de reeixir adaptativament a nous medis i s'ha estancat el seu potencial evolutiu.

Procordats i cordats. El possible pas previ a l'organització dels vertebrats

Després de considerar tots aquests phylums divergents i àmpliament radiats, dins dels que veiem assajar-se diferents estructures nervioses, ens cal enfocar sense més preàmbuls els antecedents directes del nostre propi phylum. No queda pas, pràcticament, cap dubte que el tronc bàsic dels vertebrats està constituït pels peixos. Però, quins són els antecedents evolutius d'aquests? (39). Si limitem la nostra anàlisi a l'estructura del sistema nerviós, és evident que aquells animals que presentin un cordó nerviós més diferenciats —més compacte i consistent que els ganglis metamèrics interconnectats dels anèlids—, encara no recobert d'una estructura protectora, han d'ésser col·locats taxonòmicament en l'arrel dels vertebrats. I aquest és el cas d'una larva de la branca dels tunicats (embolcallats d'una túnica o coberta coriàcia), a la qual pertany la classe de les ascídies (40), animals generalment sèssils i filtradors. Res de l'estructura d'aquest animal adult pot fer recordar un vertebrat. Però durant la seva maduració embrionària, presenta un aspecte molt semblant a un "cap-gros" de granota. A diferència de l'animal adult, la larva d'ascídia està equipada en la seva cua amb un cordó nerviós dorsal, i, per sota, un notocordi (41). Estructures, aquestes dues, típiques dels cordats (42). Així mateix, en l'extrem cefàlic, la larva està equipada amb òrgans diferenciats per la captació sensorial i una dilatació neuronal o pre-

(39) Procedim dels cucs anèlids o segmentats? O hem de cercar el nostre més arcaic antecessor entre els metazoos primitius o inferiors?

La teoria més creïble, tot i que provisional, sobre l'origen dels vertebrats arranxa d'un petit grup d'animals, habitants de les profunditats oceàniques, anomenats pterobranquis. Es tracta d'animals sèssils, allotjats dins de tubs, amb una estructura primitiva i un comportament extraordinàriament semblant al dels filtradors (briozoos, branquípodes i equinoderms). Dotats d'un sistema nerviós reticular amb vies ràpides, res no evoca el que serà l'estructura nerviosa d'un cordat o d'un vertebrat. Però l'existència de dues brànquies internes —mentre en els nivells precedents les brànquies són externes— ens permet d'establir a la primera aproximació una de les característiques bàsiques dels cordats i peixos vertebrats.

Si pugem un graó més, en la complexitat de l'organització nerviosa, ens trobem amb els enteroneustos, com el balanoglossus, anomenats hemicordats o procordats primitius, que —a més de presentar brànquies internes— tenen un esbós de cordó nerviós dorsal i de notocordi a nivell del coll o collar de l'animal. La madura-

ció de la seva larva passa per fases extraordinàriament semblants a les que experimenten les dels eriçons de mar (equinoderms filtradors), establint-se un hipotètic punt de relació filogenètica entre aquests dos grups.

(40) També formen part d'aquest grup o branca les classes Thaliàcia i Apendicular.

(41) El notocordi o notocorda és una estructura, d'origen mesodèrmic, que forma el primitiu suport "esquelètic" dels cordats, recorrent per sota tota la llargada del tub neural. Així mateix, en els vertebrats més primitius (com els agnats) cèl·lules de textura notocordial formen el revestiment vertebral. En la resta dels vertebrats al notocordi només és present en la fase embrionària, es reabsorbeix i és reemplaçat per les vèrtebres òssies.

(42) A més a més del tub neural i el notocordi, la tercera característica dels procordats —distintiva i comuna amb els vertebrats— és l'existència de brànquies internes. Aquesta última característica és possible encara retrobar-la en els embrions humans.

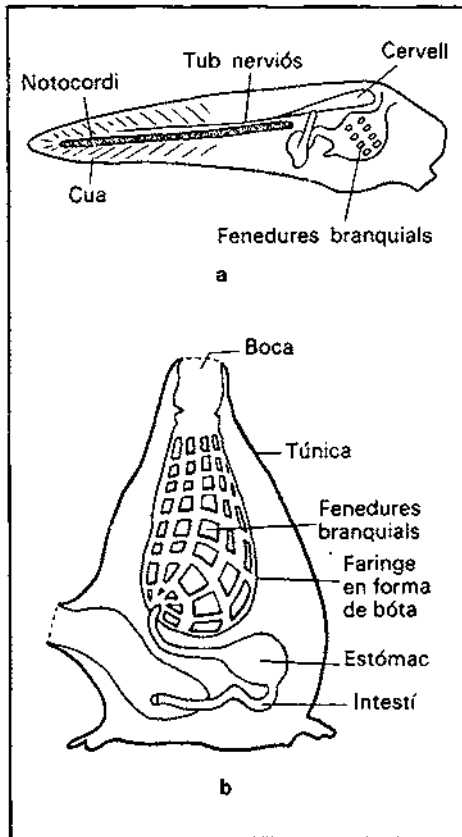


Fig. 26. a) Larva plactònica d'un tunicat, semblant a un "cap-gros", i que presenta cordó nerviós i notocordi. b) Esquema anatómic d'un tunicat adult, sèssil.

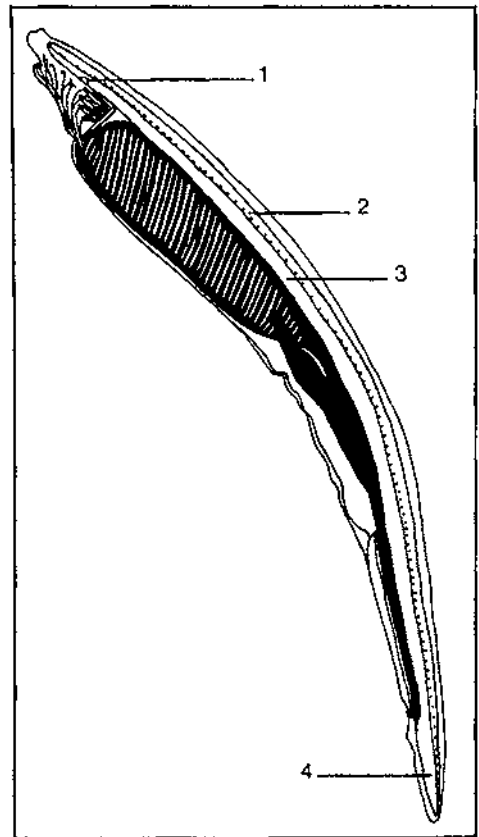


Fig. 27. Amphioxus lanceolatus. 1: vesícula cerebral. 2: cordó nerviós dorsal 3; notocordi. 4: cua (segons L.D. LEAKE, 1975).

encèfal (fig. 26). Gràcies a aquestes estructures la larva pot nedar lliurement, fins que —quasi adult— s'assenta en un indret apropiat i esdevé sèssil. Aleshores desapareix tot indicatiu de cordó nerviós, d'encèfal, d'analitzadors diferenciats i de notocordi. Amb força consens, es considera aquesta larva com un veritable **pre-cordat**, que, per **neotènia** (43), donà lloc a la forma evolutiva dels cordats.

(43) Per **neotènia** s'entén una modalitat evolutiva, descrita el 1884 per KOLÍMAN, deguda a la possibilitat que apareixin facultats reproductives en un organisme que ha conservat els seus caràcters embrionaris. Acostumats a valorar només la possibilitat d'aparició de nous caràcters evolutius a partir de formes adultes, aquest concepte il·lumina significativament algunes incògnites d'altra forma insolubles del procés evolutiu. Aquest és un fet que sembla que es donà més d'una vegada i

que encara és observable en algunes espècies actuals (com, p.ex., en certs tipus de salamandra). Quan la neotènia esdevé, en un grau, de forma repetida i permanent, apareix una nova espècie. Per alguns evolucionistes aquest procés constituïria la clau de volta explicativa de l'evolució (VANDEL). BOLK (1926) formulà la hipòtesi que els homínids procedien, per neotènia, d'una branca de grans mones extingides actualment.

El representant més primitiu i típic dels cordats o cèfalocordats, animals que en l'estadi adult presenten clar cordó nerviós buit en el seu interior i un notocordi subjacent, és l'*Amphioxus* (fig. 27). Però, a diferència de la larva d'ascídia, no disposa —com encèfal— de res més que d'una discreta dilatació del tub neural escassament diferenciada (KAPPERS i cols., 1947) i no té òrgans per la captació visual (44), ni auditiva ni olfactiva. La connexió entre aquest rudiment de dilatació encefàlica (pro-encèfal) i el cordó medul·lar, s'estableix per vies multisinàptiques que constitueixen una formació reticular escassament diferenciada (**sistema motor reticular** del tronc cerebral, persistent encara en els humans). L'estructura més distintiva la constitueix el **cordó nerviós dorsal**, veritable mèdulla o moll espinal. Feixos nerviosos o axonals i agrupacions neuronals ben diferenciades, organitzats metamèricament, formen les parets macisses d'aquest tub que recorre tota la longitud del seu cos i que està sostingut pel notocordi. La pràctica inexistència d'un òrgan suprasedimentari integrador i la lenta conducció de les eferències vehiculades pel seu sistema motor reticular no impedeixen pas a aquest animal que a voltes pugui desplaçar-se i nedar activament com un peix (encara que generalment roman pediculat sèssilment, amb la cua enfonsada en el llit de sorra i comportant-se com un infiltrador) (45).

Peixos. Vertebració definitiva i pas del nivell de psiquisme sensorial a inici del perceptiu

La importància del sistema nerviós exigia una protecció especial, que disminuís la seva vulnerabilitat. El recobriment de tot el cos per una cobertura dura s'havia assajat en diversos grups d'animals (com en alguns mol·luscs) sense massa èxit evolutiu, sobretot quant a les possibilitats de creixement i desplaçament. El que es guanyava en protecció es perdia en possibilitats d'evolució. S'abandonà així la protecció de tot el cos de l'animal, per anar a la cobertura i protecció de només la part més essencial i vulnerable: el sistema nerviós central. Quan aquesta cobertura s'organitzà segmentàriament, en els cordats, s'inaugurà l'ordre dels **vertebrats**. El camí que mena als humans, pel que respecta a l'estructura nerviosa, queda així traçat definitivament des dels peixos.

(44) EAKIN (1962) ha descrit capacitats fotorreceptores en les cèl·lules que revesteixen la vesícula cerebral (ventricle) de l'anfioxus, les prolongacions de les quals abocarien a llocs precisos de la superfície de l'animal (això és potser l'explicació del rudimentari ull medial i dorsal —ull parietal— que probablement presentaven els placoderms primitius i que encara exhibeix un poc evolucionat rèptil (*Sphenodon*, de Nova Zelanda) i l'anomenat "òrgan frontal" de les granotes (van de KAMER, 1965).

(45) El control motriu de la cua, essencial òrgan de locomoció i de manteniment de l'equilibri en animals carents d'aletes i amb febles músculs del tronc, es realitza en l'*amphioxus* (i també en els ciclostoms) gràcies a 6-8 àxons de cèl·lules gegants de MULLER, de cèl·lules colossals de ROHDE i de cèl·lules gegants de MAUTHNER, directes els primers i creuats els segons, que parteixen de les esbossades porcions suprasedimentàries del tronc i mesencèfal (STEFANELLI, 1951).

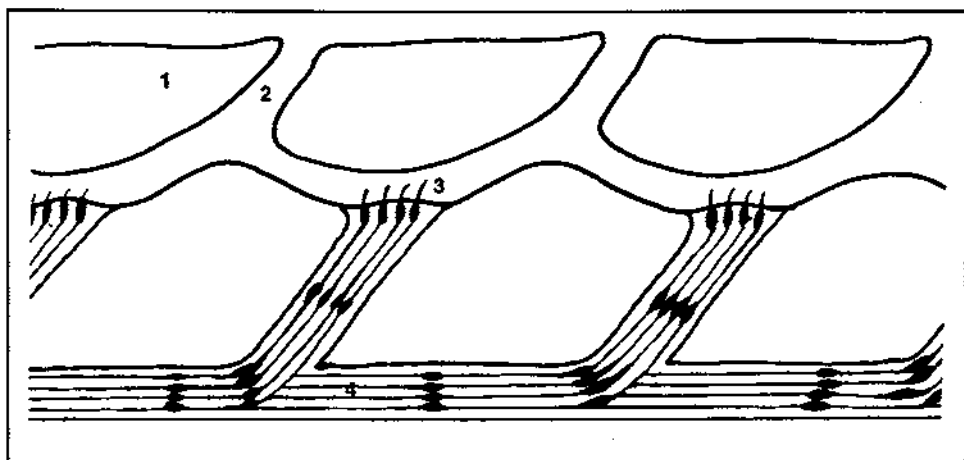


Fig. 28. Dibuix esquemàtic de la "línia lateral" o acústica. 1: escames. 2: canals que contacten directament amb el medi líquid. 3: cilis sensorials i neuromastes (cèl·lules ciliades). 4: fibres nervioses i cèl·lules ganglionars aferents.

El primer pas del phylum dels vertebrats està representat en la branca dels **Agnats** (peixos sense mandíbula) (46) o **ciclostoms** (de boca rodona). Amb tota seguretat existiren formes de transició entre ells i l'anfioxus, però estan avui en dia extingides. Les formes actuals disposen d'un esquelet cartilaginós (47), segmentat en vèrtebres. A diferència d'altres característiques del seu cos, escassament diferenciades, és la presència d'òrgans sensorials i d'una incipient organització encefàlica el que els confereix singular importància. En els **mixinoides** actuals els ulls són extraordinàriament petits, d'estructura molt elemental. Però aquest no degué pas ser el cas de les formes primitives, ja que en els cranis fossilitzats d'**ostracòderms** s'han trobat amples cavitats orbitàries i canals òptics (POLYAK, 1957). Un sol orifici nassal, situat en la ratlla mitja (del morro en els mixínids i en la punta del crani en les lamprees), els diferencia de la resta dels vertebrats dotats d'un parell de fosses nassals. Així mateix és característica l'existència, en l'oïda interna, d'un sol canal semicircular en els mixínids i de dos en

(46) Aquesta branca, de tanta importància en l'estudi de l'anatomia comparada del sistema nerviós, té pocs representants actuals: els super-ordres dels **mixinoides** (gènere mixini i bdellostom) i dels **petromizons** (dins dels quals hi ha el gènere *lambrea*). Els representants fòssils són molt més nombrosos i variats; destaquen els **ostracoderms** filtradors, **cefalàspides** i els **anàspides**.

(47) Indicis fòssils semblen indicar que, a diferència dels seus representants actuals, els vertebrats inferiors arcaics estaven recoberts per un esquelet ossi (com ara el cas dels **ostracoderms**). La revisió del desplegament madu-

ratu embriològic, de tots els vertebrats en què es forma primer un esquelet cartilaginós, ens permet d'evocar un nou exemple d'evolució per neotènia.

Els **ciclostoms** vius actualment no són, doncs, els antecessors veritables dels vertebrats superiors. A més a més de referir-nos a les formes fòssils, la consideració de les formes larvàries dels seus actuals representants també pot donar-nos alguna hipotètica orientació sobre les característiques dels primitius agnats. En forma larvària (*ammocet* de lamprea) són animals filtradors, que viuen durant anys enterrats en la sorra o fang dels fons, a l'igual que els seus predecessors **procordats** i **cordats**.

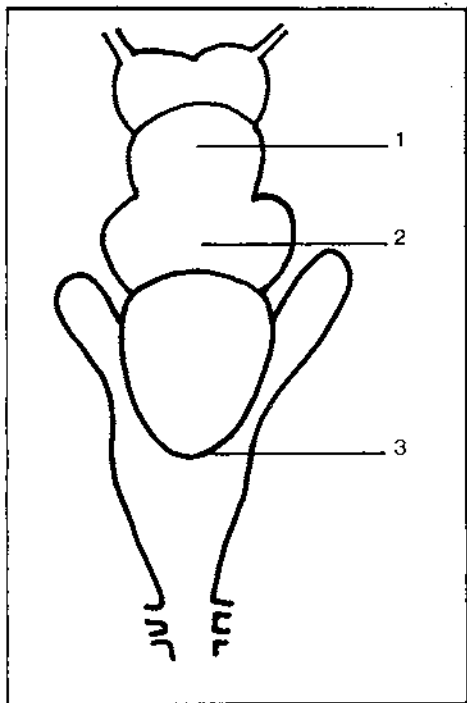


Fig. 29. Dibuix esquemàtic del cervell d'un vertebrat inferior (visió longitudinal superior).

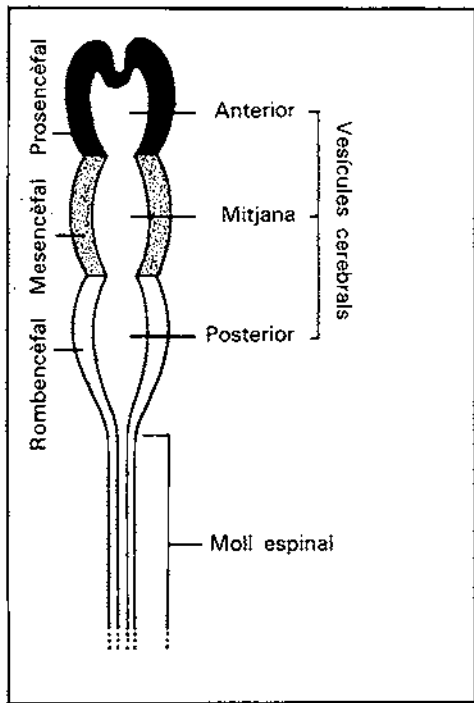


Fig. 30. Representació esquemàtica d'un tall longitudinal (pla coronal) del cervell d'un vertebrat inferior (peix).

les lamprees, mentre tots els altres vertebrats en disposen de tres. El procés i progressiu desplegament evolutiu d'aquestes estructures, imprescindibles per orientar-se en l'espai, constituï sense cap dubte un important pas adaptatiu (48) (i permetia que des dels passius procordats i cordats filtradors, es pogués passar als actius depredadors vertebrats). Completa el panorama de les estructures captadores de la informació aferent, a més dels receptors tàctils repartits per la superfície corporal i de receptors gustatius sobretot concentrats en l'obertura bucal, l'existència de cèl·lules sensibles a les vibracions sonores. Es tracta, en els ciclostoms o agnats, d'agrupacions de cèl·lules neuroepiteliales diferenciades (neuro-mastos) que tenen prolongacions cilials i que s'ubiquen en solcs de l'epidermis, directament en contacte amb el medi circumdant (primitiva "línia lateral" o acústica dels vertebrats aquàtics més evolucionats) (fig. 28). És evident, però, que el desenvolupament d'aquestes estructures captadores perifèriques només podia tenir sentit si, paral·lelament, es desenrotllaven estructures nervioses cen-

(48) Encara que no s'han identificat estructures equilibratòries en els anfibis, ja hem vist com aquestes feien la seva aparició en els phylum o branques colaterals dels invertebrats. Fins i tot algunes plantes disposen de veritables òrgans estatoscítics, la qual cosa els

permet d'orientar-se en relació a la gravetat. Una vegada més constatem com, sense invocar cap preprogramació direccional, el procés d'adaptació ha de seguir unes constants -desplegades amb diferent èxit dins de cada phylum- inherents a les lleis de la realitat del medi.

trals capaces de rebre i interpretar (integrar) la informació copsada i transformar-la en respostes motores adaptatives. Així en els ciclostoms, continuant el tub neural buit, veiem aparèixer una clara dilatació suprasedimentària dividida en tres vesícules (anterior, mitja i posterior) (figs. 29 i 30). L'anterior o vesícula prosencefàlica, presenta una clara divisió en dos ventricles laterals (clara premonició dels dos hemisferis cerebrals). A la paret d'aquest ventricle comença ja a aparèixer una estructura histològica en capes (stratum nervosum, glomerular, grosses cèl·lules mitrals, petites cèl·lules granulars) (fig. 31). També apareixen en aquesta paret algunes subdivisions: els bulls olfactoris formen l'estructura rostro-dorsal més destacada, separada de la resta del "prosencefal" per la cisura circular. Tal com indica el seu nom es tracta d'una estructura d'integració de la informació olfactiva. Degut a la seva importància proporcional, el cervell o prosencefal dels vertebrats més inferiors pot ésser considerat com predominantment olfactiu. Les informacions sensorials d'altra modalitat hi fan també aferència, sobretot a les estructures ubicades per darrera de la cisura circular. Aquestes subdivisions de la paret lateral són en la part més alta el **pallium** (futur còrtex: aquipallium, còrtex general i paleopallium), entremig (en la cara lateral) el **striatum** (epiestriatum o arquiestriatum i neostriatum) i, en la part més baixa i mitjanera, el **semtum** (fig. 32). Estructures totes elles molt rudimentàries en els agnats, però que configuren les bases d'allò que serà el telencefal o cervell anterior dels peixos més evolucionats i de tots els vertebrats superiors. Darrera d'aquesta vesícula distal, anterior o telencefàlica, les parets de la vesícula mitja formaran el mesencefal i les de la vesícula posterior el romboencefal. En els agnats, més primitius, com els **mixínids** (formes, com hem vist, que han involucionat notablement els seus òrgans captadors visuals) les estructures mesencefàliques són minses. En canvi les **lamprees** presenten un mesencefal ben desenvolupat (fig. 33). Degut al poc desenvolupament del còrtex telencefàlic de la vesícula anterior, bàsicament olfactiu, el mesencefal o cervell mig d'aquests vertebrats inferiors es converteix en el principal receptor i integrador de les aferències somestèsiques, gustatives i, sobretot, òptiques, acústiques i vestibulars. Al seu nivell té lloc la integració i organització suprasedimentària de les activitats reflexes sensomotrius essencials.

Entre la vesícula telencefàlica i el mesencefal, ja en els vertebrats inferiors, es diferencia el diencefal (estructura derivada de la divisió del cervell anterior en dues parts: telencefal i diencefal), que realitza la funció de centre coordinador de la vida instintiva de l'animal. Donarà lloc, en les etapes evolutives ulteriors, a l'hipotàlem, el tàlem i l'epitàlem (esbossats ja en el nivell que estem considerant).

Per fi, la tercera dilatació vesicular del tub neural, la posterior, dona lloc al romboencefal o cerebral primari, coordinador dels moviments motrius responsables de la propulsió i canvis de direcció dins de l'aigua.

Del següent pas en l'evolució dels peixos, representat pels **placoderms**, no n'han sobreviscut formes actuals. Per això res no en podem comentar, de l'estructura del seu sistema nerviós. Evolucionaren probablement a partir dels ostracòderms. De les restes fòssils podem retenir que estaven revestides de plaques òssies i que tenien un maxil·lar senzill.

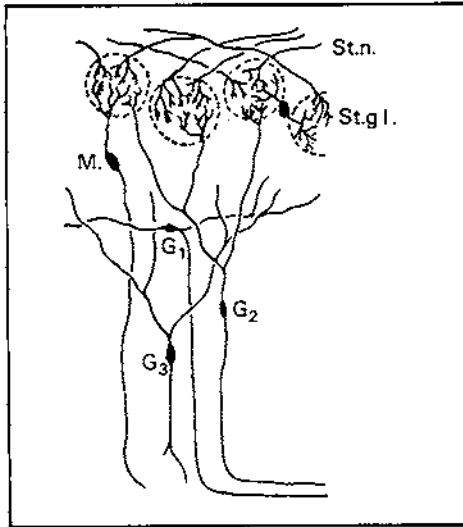


Fig. 31. Organització citoarquitectònica del còrtex olfactiu d'un agnat (segons R. NIEUWENHUYNS, 1967). St.n.: stratum nervosum. St.gl.: stratum glomerular. M.: cèl·lules mitrals primitives. G.: cèl·lules granulars.

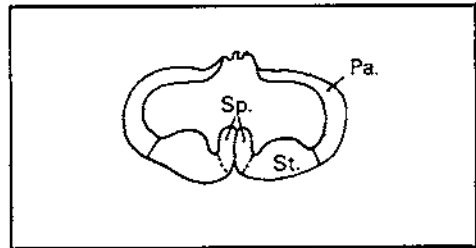
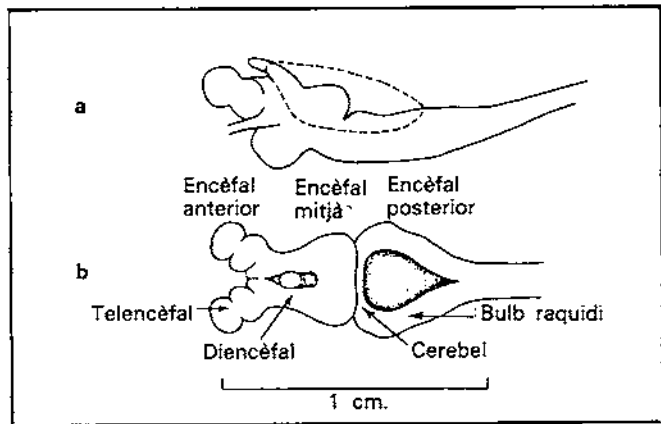


Fig. 32. Representació esquemàtica d'un tall (pla coronal) del cervell anterior (prosencefal) d'un agnat (segons P. LAGET, 1976). Pa.: pallium. St.: striatum. Sp.: septum.

Fig. 33. Dibuix esquemàtic del cervell d'una llamprea (segons De WOOD, 1968). a) Visió lateral. b) Visió dorsal.



El graó següent està ben exemplificat en els **elasmobranquis** (taurons, rajades i quimeres). El seu esquelet és cartilaginós (condroticis) i disposen de maxil·lars (gnatostomes). La presència de maxil·lars i de dents, un veritable pas revolucionari que possibilita el definitiu abandó de modalitats filtradores d'alimentació i d'una activa depredació, pot seguir-se dels seus antecedents filogenètics. Les estructures mandibulars procedeixen d'una reconversió funcional dels dos primers arcs braquials, mentre que les dents provenen d'una reconversió de les escates placoides ubicades sobre la naixent mandíbula inferior (49). La presència d'ale-

(49) La pell dels actuals taurons està recoberta encara de plaques dures, deixalla de les presentades pels estracodermis i placodermis.

tes parelles (pectorals i pèlviques), que permetien a l'actiu depredador una millor mobilitat i estabilitat en el medi aquós, esdevé l'altra fita decisiva en l'evolució dels vertebrats ja que d'elles derivaren els membres o extremitats dels vertebrats terrícoles. Donant un pas més en el procés evolutiu, els seus òrgans captadors sensorials i el seu sistema nerviós central és més complex que el dels ciclostoms. De fet és més proper al dels anfibis que al dels propis peixos ossis (teleoteos). Mantenint l'estructura bàsica del moll espinal (nivell segmentari), les estructures suprasedimentàries es troben moderadament més complexificades. Així el **romboencèfal** o cervell posterior dels elasmobranquis (de la mateixa manera que succeirà en els peixos ossis) està format per un model cerebel·lós amb aurícules laterals (futurs hemisferis cerebel·losos) i un cos central (paleocerebel·l o futur vermis dels vertebrats superiors). En el gruix de la seva paret es constata una clara laminació citològica (capes moleculars, de cèl·lules de Purkinje, granular i de fibres) (LLINAS i HILLMAN, 1969). El volum i complexitat del **mesencèfal** (cervell mig) és notable. A més del tectum i la calota, ja esbossats en els ciclostoms, es distingeixen el torus semicircular i els "lòbuls" òptics o tubercles bessons. Aquests últims són l'estació terminal dels axons procedents de les cèl·lules ganglionars de la reina. Pel que fa referència a la porció **telencefàlica** del cervell anterior anotem només que, en els peixos cartilaginosa, les seves subdivisions es compliquen i perfeccionen amb diferent fortuna. Aquest és el cas, destacat, de les formacions de l'**striatum** (FAUCETTE, 1969), mentre que l'aquicòrtex (primodium hipocàmpic) és pràcticament inexistent en els selacis adults (fig. 34).

A partir d'aquest moment el sistema de classificació del peixos es continua amb la classe dels peixos ossis (**osteicties**) o ordre dels **teleossis**. Comprèn milers d'espècies, amb multiplicat d'estructures adaptatives (entre les quals destaquen les estructures pulmonars) i la variabilitat de les seves morfologies exteriors). Com és obvi, aquesta variabilitat adaptativa a tots els indrets aquàtics, tingué la seva traducció en les estructures nervioses centrals i captadores. S'escaparia del marc d'aquest article fer-ne una descripció minuciosa. Però, donat que conserven un pla general i comú a tots ells, és possible fer-ne una recapitulació sintètica, que ampliarà i empalmarà amb la descripció que acabem de fer de les seves classes troncal. Les estructures o òrgans perifèrics captadors de les variacions d'energia aferents del medi estan globalment ben diferenciades, atenent les 5 modalitats sensorials bàsiques. Tot i que no totes elles han aconseguit una localització topogràfica circumscrita i permanent, a partir d'ara ja no hi farem més referències especials. Comprenen:

- captadors **olfactius**, en les fosses nasals parelles de l'extremitat cefàlica obertes a l'exterior;
- captadors del **gust**, dins i a l'entorn de la boca, però a voltes encara escampats per tota la superfície corporal i amb centres principals medulars;
- captadors **visuals**, ubicats en dos ulls i ben equipats amb còrnia i cristal·lí;
- cèl·lules sensibles al contacte o captadors **tàctils**, repartits per tota la superfície corporal;

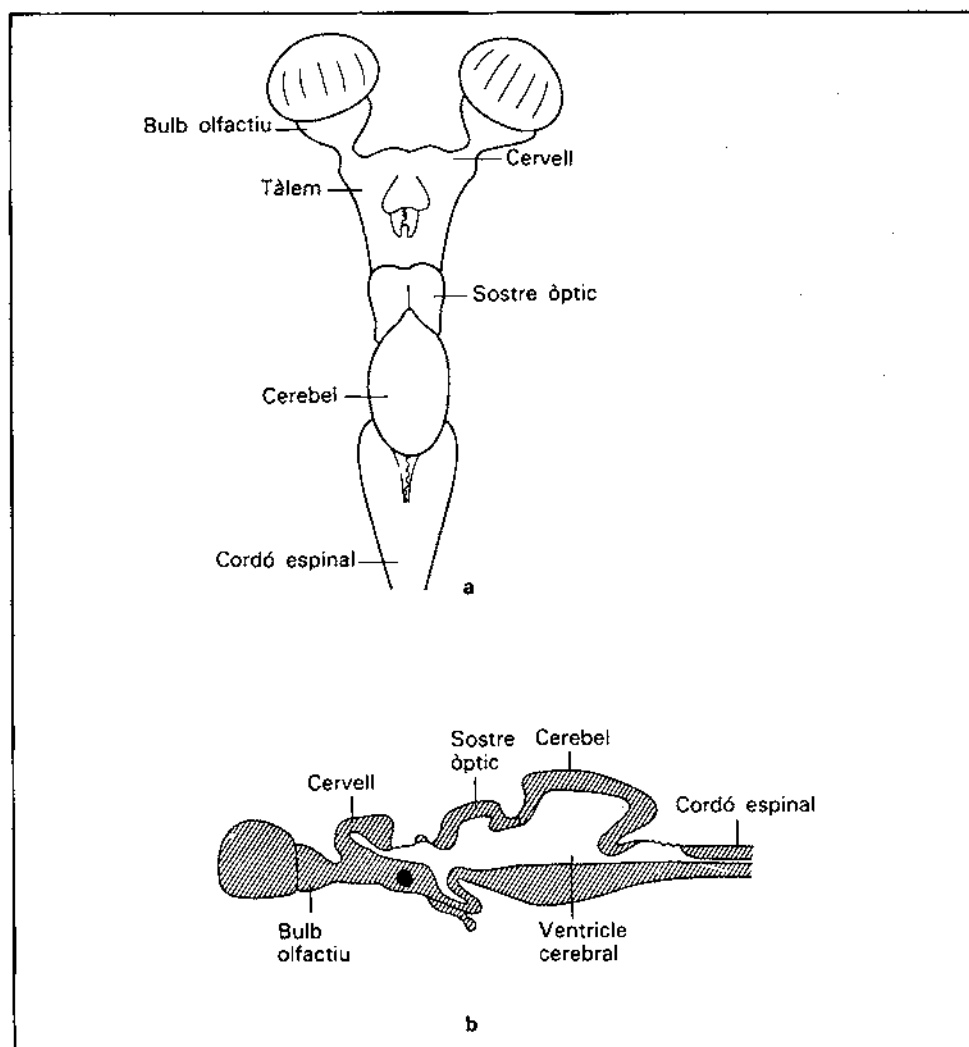


Fig. 34. Dibuix esquemàtic del cervell d'una bastina (peix selaci o cartilaginós) (segons L.D. LEAKE, 1975). a) Visió dorsal. b) Tall longitudinal vertical.

– a cada costat, cèl·lules captadores dels sons (línia lateral) o **auditives** que recorren tot el cos.

Completa aquest equip un **utrícul**, amb tres canals semicirculars, que informen l'animal dels seus desplaçaments en l'espai (equilibri), i un sòcul (fig. 35).

Forts múscles longitudinals, coordinats metamèricament, actuant de forma agonística o antagonística en relació a l'altre costat, constitueixen l'aparell efec-

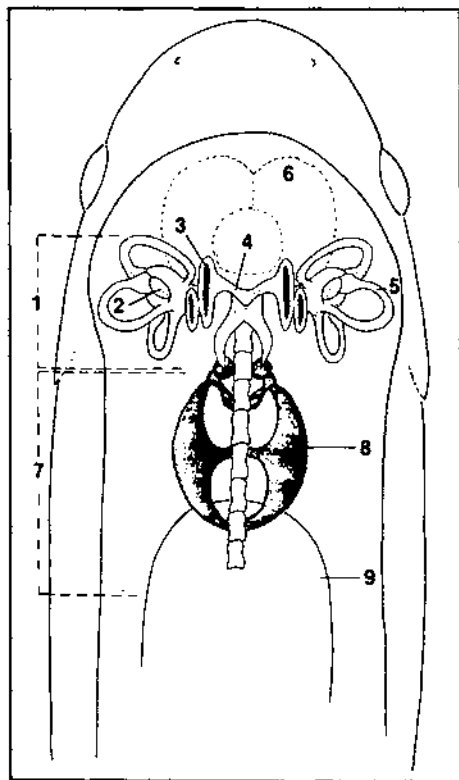


Fig. 35. Òrgans de l'equilibri i l'audició en els peixos ossis. 1: oïda interna. 2: utricul. 3: sàcul. 4: canal transversal. 5: canals semicirculars. 6: cerebel. 7: oïda mitjana. 8: ossets de Weber. 9: bufeta natatòria.

tor perifèric, al qual cal sumar-hi altres estructures funcionalment útils per a la natació (escates, aletes, ...).

A aquest nivell evolutiu, l'estructura del sistema nerviós **central** està configurada ja per dos grans nivells: el segmentari i el suprasedimentari.

El **nivell segmentari** o moll espinal, sense deixar —en l'essencial— de semblar-se a l'estructura segmentària dels cucs, adquireix noves característiques. Aquest sistema de conducció nerviosa i d'integració de l'unitat sensomotora, ja no està dominat per la segmentació del cos de l'animal, sinó que està format per un cordó o tub neural continu, recorregut per un fi conducte interior ple de líquid cefaloràquid, i ubicat en la regió dorsal de l'animal (a diferència dels anèlids invertebrats que es troba en situació ventral). En aquest tub (fig. 36) els cossos cel·lulars ocupen una posició central i queden envoltats per feixos de fibres, en situació totalment inversa a la dels invertebrats. El tall transversal del moll de tots els invertebrats ofereix la imatge d'una "H" central, grisa, formada per cossos neuronals i envoltada d'una zona blanca que conté axons mielinitzats. A les **banyes anteriors** de la "H" s'hi ubiquen específiques neurones motores, els axons de les quals van a parar als músculs del miòtom corresponent. Per les

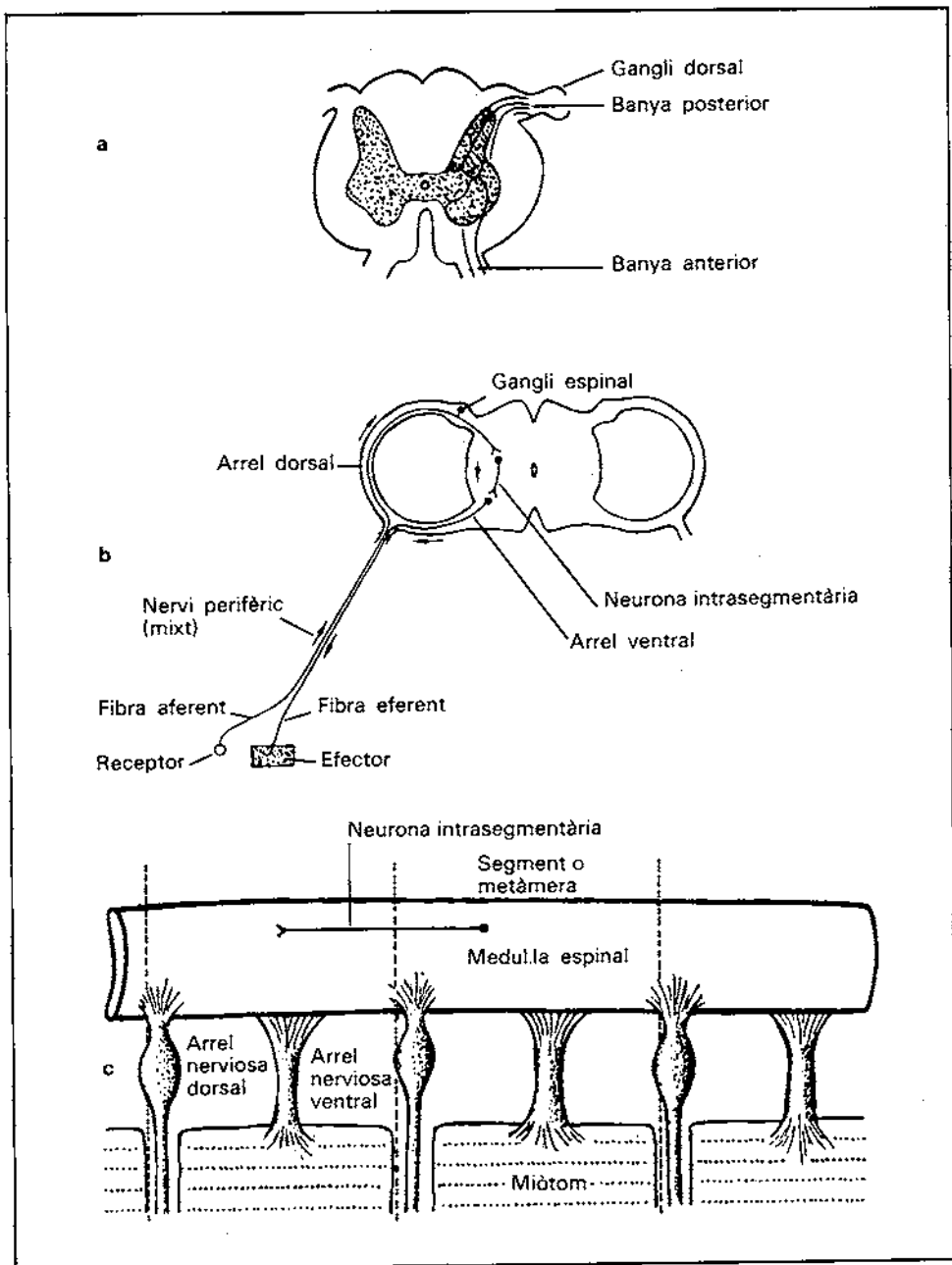


Fig. 36. Esquema del sistema nerviós segmentari (moll espinal). a) Tall antero-posterior (transversal) del moll espinal d'un vertebrat inferior. b) Esquema típic de l'arc reflex segmentari o metamèric de tot animal vertebrat. c) Visió longitudinal del moll espinal d'un vertebrat inferior.

banyes posteriors hi entra, previ relleu en el gangli dorsal, l'axò aferent procedent de les estructures captadores perifèriques (50) de cada dermatoma. Es guarda, en definitiva, una organització metamèrica o segmentària doble (meitat dreta i esquerra). Dins del moll espinal hi ha, a més, tres altres tipus de neurones, cada una amb la seva funció específica: les **neurones intrasegmentàries** permeten l'establiment d'un arc reflex, via ràpida i autònoma que dona respostes defensives immediates i sectorials a cada metàmera; les **neurones intersegmentàries** possibiliten que els diversos segments espinals estiguin connectats entre si i, per fi, les neurones que formen **vies ascendents i descendents medul-lars** permeten la mútua connexió i coordinació entre els nivells cefàlic i medul-lar. D'aquesta forma el moll dels vertebrats, tot i poder donar respostes reflexes locals, està ja sotmès al control i modulació dels nivells suprasedgmentaris.

La decussació de les interneurons aferents, a l'altre costat de cada segment medul-lar, possibilita la contracció alternativa dels **miotoms** (en els moviments natatoris o reptadors). Però, a més d'anar a l'altre costat, els axons d'algunes interneurons aferents ascendeixen i descendeixen al llarg del neuroeix, i així la informació sensorial de cada costat del cos es transmet al costat oposat del bulb mesencefàlic, formant-se les primeres vies espino-bulbars decussades o creuades (fig. 37).

A nivell **suprasedgmentari** és on, però, es produeixen els canvis més importants. Apareix una dilatació a nivell de l'extremitat anterior del tub neural, de la qual es formen tres **vesícules**: l'**anterior**, la **mitjana** i la **posterior** (fig. 38).

El **cervell posterior o romboencèfal** ja es troba en els **agnats** (peixos sense mandíbula) com una zona cel·lular mitjanera situada sota el ventricle posterior o IV ventricle. A mida que els peixos van anar desenvolupant músculs potents a tot el llarg del cos es féu necessària la configuració d'una estructura nerviosa "superior" que coordinés les contraccions i decontraccions musculars i aconseguís moviments àgils i ràpids, per reeixir a la propulsió dins l'aigua i imprimir els canvis de direcció. El **primòdium cerebel·lós** d'alguns vertebrats inferiors, format per dues protuberàncies a cada costat del IV ventricle, ja esbossa les estructures cerebel·loses dels vertebrats superiors. Els peixos cartilaginosis i els ossis tenen ja un model cerebel·lós ben format, amb dues aurícules laterals i un cos central, futur **vermis cerebel·lós o paleocerebel** (51).

(50) Tot i que, en els actuals vertebrats, l'axó motriu aferent i el sensorial eferent viatgen junts i formen el nervi perifèric, hi ha indicis per suposar que primitivament existien dos nervis perifèrics (o espinals) per cada meitat d'un segment (l'un dorsal o sensitiu; l'altre ventral o motriu). En els vertebrats actuals es manté només independent l'entrada al moll.

(51) El **bulb raquidi** o continuació del moll espinal dins l'encèfal, és també una es-

structura que tradicionalment s'estudia com formant part del cervell posterior. Una característica del bulb dels peixos (i també d'alguns amfibis) és la presència en ell d'unes neurones gegants (cèl·lules de MAUTHER), els axons de les quals s'estenen al llarg de tot el moll espinal i no es troben en els altres vertebrats més evolucionats (rèptils, aus i mamífers), però sí en alguns invertebrats (cuc de terra). Serveixen per facilitar ràpides conductes de fugida.

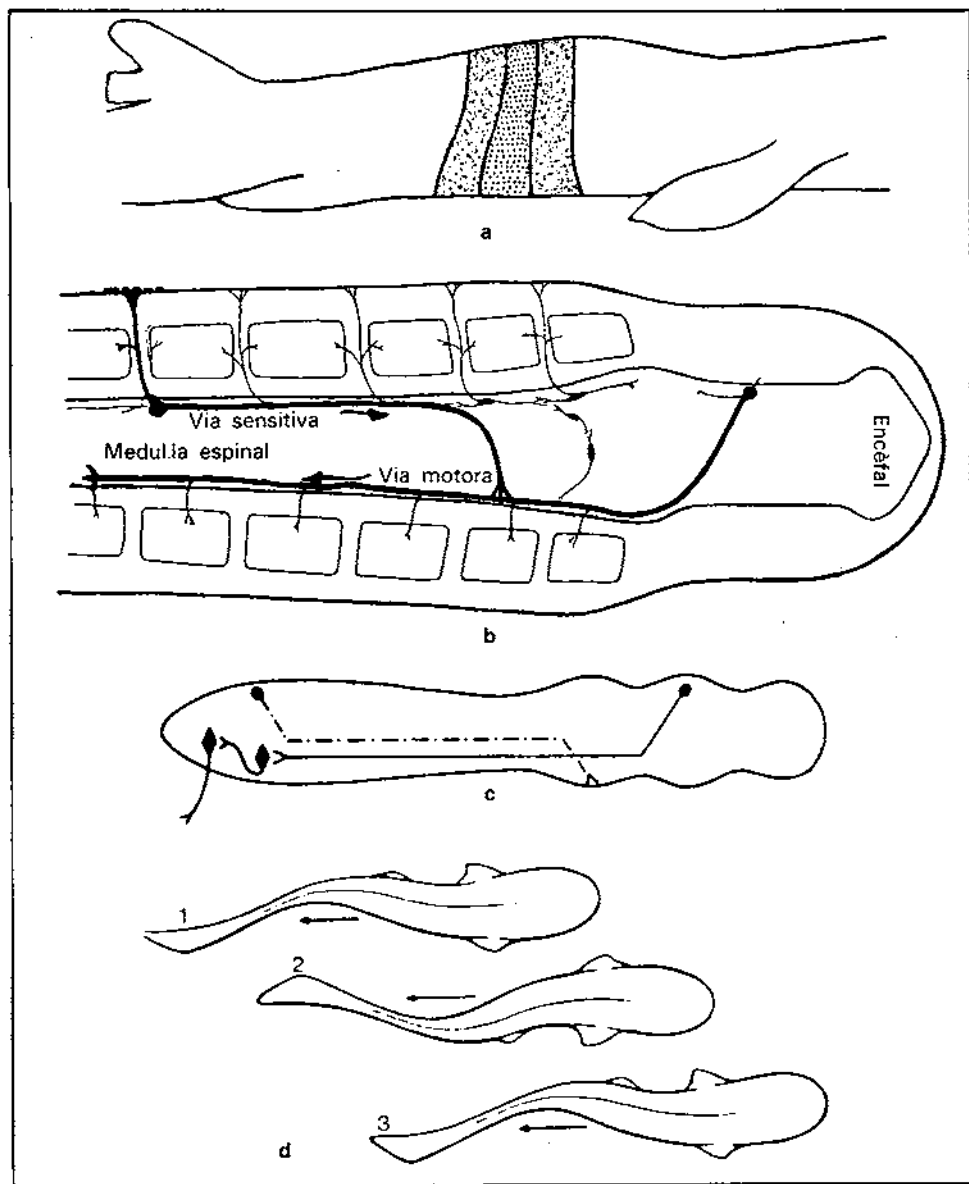


Fig. 37. a) Inervació segmentària de la pell d'un tauró (en l'esquena sols es representen tres dermatomes consecutius). b i c) Quan un dermatoma és estimulat, el nervi aferent sensitiu aboca, previ relleu ganglionar, en la banya posterior medul·lar; l'axó de la neurona sinàptica a aquest nivell, ascendeix ipsilateralment pel moll espinal fins a sinaptitzar amb neurones decusants; d'aquesta forma els impulsos procedents d'un hemicòs aboquen al sistema contralateral descendent o motriu. A diferència del sistema ascendent (sensorial), el motriu realitza la seva decusació poc després d'haver iniciat el seu camí descendent. Les neurones motores descendents van emetent fibres colaterals que, sinaptitzen amb la següent neurona motora, propaguen distalment el seu impuls i donen lloc a la contrac-

ció seqüencial dels diferents miòtoms segmentaris del cos de l'animal (segons GOGHILL, 1929). Aquests mateixos sistemes ascendent i descendent, decusats, es troben igualment a cada meitat de l'animal. d) Seqüències esquemàtiques dels moviments de natació d'un peix, d'acord amb el mecanisme esquematitzat.

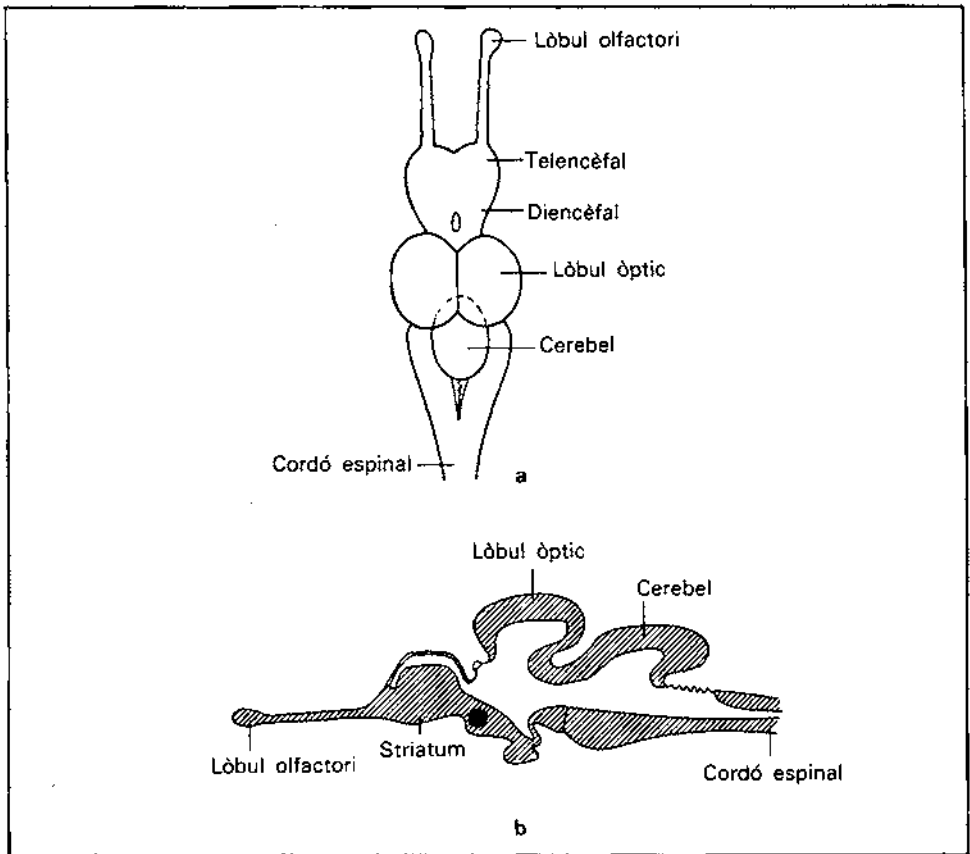


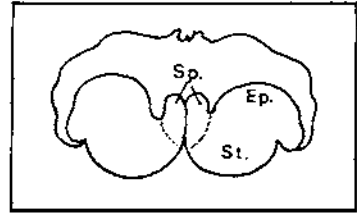
Fig. 38. Dibuix esquemàtic del cervell d'un peix ossi (teleosti). a) Vista dorsal. b) Tall longitudinal típic (segons L.D. LEAKE, 1975).

El cervell mig o mesencèfal esdevé la divisió encefàlica més important, en tenir poc desenvolupat el cervell anterior quasi exclusivament olfatiu. Les principals vies aferents (somes-tèsiques, gustatives, òptiques i vestibulars) vénen a parar al mesencèfal i passa a convertir-se, així, en el lloc d'integració suprasedentària més essencial.

La primitiva vesícula prosencefàlica es divideix, en els vertebrats, en dues formacions, el telencèfal i el diencèfal.

El cervell anterior telecefàlic, ja a nivell dels agnats, esbossa una clara divisió en dues vesícules laterals que després es convertiran en els hemisferis

Fig. 39. Tall coronal del cervell d'un peix teleosti. *Sp.*: septum. *Ep.*: epistriatum. *St.*: striatum. El palli està reduït a una fina tela coroidal en la part superior. El striatum s'engruixeix remarcablement, mentre que l'epistriatum inicia el fenomen d'eversió vers l'exterior (segons LAGET, 1976).



cerebrals telencèfàlics (fig. 39). A la paret d'aquestes vesícules comencen a aparèixer algunes subdivisions i una estructura histològica en capes (citoarquitectònia). La part més grossa i distal està formada pels **bulbs olfactius**, separats de la resta per la cisura circular. La seva funció és la de ser àrees terminals d'integració de la informació olfactiva. Per sota o darrera de la cisura circular s'insinuen d'altres subdivisions d'estructures parelles, simètriques, que en evolucionar donaran lloc al **còrtex o pallium** (manta) que recobrirà l'encèfal dels mamífers. A cada costat de la ratlla mitja dorsal, a la cara interna, apareix una petita capa de neurones, que formarà l'**arquipallium**, anomenada **primòdium hipocàmpic**, que donarà lloc, en evolucionar, al **còrtex hipocàmpic**. A la part més alta de la paret lateral es diferencia una zona anomenada **còrtex general**, amb moltes connexions associatives o integratives de les diferents vies aferents. Aquesta estructura s'ha identificat com el futur neocòrtex o **neopallium** dels mamífers. Per sota, a la paret ventral, apareix l'estructura anomenada **estriatum**. La seva funció és principalment controlar la motricitat, encara que té —a nivell dels peixos— àrees de projecció visual i auditiva (KARTEN i cols., 1971).

A la cara ventro-mitjanera s'insinua una altra estructura, el **septum**, que els peixos més evolucionats (condrictians) té ja diversos nuclis.

El **diencèfal** és l'única via de connexió entre el telencèfal i la resta del sistema nerviós central. De la seva part anterior sorgeixen dues expansions laterals o **vesícules òptiques primitives**, que formaran les retines, els nervis òptics i les bandeletes òptiques. L'aparició de diferents plegaments permet distingir noves estructures: l'**epitàlem**, lloc de relleu de les informacions olfactives, entre el telencèfal i el mesencèfal; el **tàlem dorsal**, encara molt reduït; el **tàlem ventral**, que fa de relleu amb les estructures de la base de l'encèfal que juguen un paper en el control de la motricitat i l'**hipotàlem**, que és el centre coordinador de la vida instintiva (gana, set, lluita i sexualitat).

Per mantenir eficaçment la connexió entre el moll espinal i les importants estructures neurals de les vesícules encefàliques que acabem de descriure, es féu precís per últim —a partir dels teleosts— que el primitiu **sistema motor reticular del tronc** de l'encèfal, de conducció lenta, es convertís en un sistema de conducció ràpida, format per peixos axonals (**tractes vestibulo-espinal** i **retículo-espinal**).

Malgrat aquest relatiu complex equipament encefàlic, els peixos regulen gran part de la seva conducta per les estructures medul·lars i la destrucció de

parts del cervell comporta pocs canvis conductuals (52). En general el seu comportament és molt estereotipat i respon a pautes de conducta innates. El reflex de la realitat o nivell de **psiquisme és sensorial elemental** o només **relativament complex**. El seu món psíquic està configurat per les aferències químiques, dissoltes en el medi aquós (olfacte i gust), les vibracions sonores (acústic) i la sensibilitat estàtica (sentit de l'equilibri). Només en els peixos de superfície l'aferència visual té una certa importància (esboç de psiquisme perceptiu, visual) (53).

La possibilitat de fer **aprenentatges** és molt limitada (54) i no es diferencia massa de la dels insectes. Hi ha, però, dues característiques diferencials importants: la irreversibilitat dels aprenentatges fets i l'efecte de «facilitació social», de tal manera que els aprenentatges es fan més fàcilment en grup que de forma aïllada.

Els amfibis: un nou grup de transició. Consolidació de les funcions visual i auditiva (captadors a distància)

Quan els primers amfibis començaren a adaptar-se a la vida terrestre –fa uns 250 milions d'anys–, a més de transformar les brànquies en pulmons (55), hagueren de desenvolupar el cervell per adaptar-se al nou medi.

(52) La destrucció del cervell anterior sols deixa l'animal amb la impossibilitat de respondre als estímuls olfactivs, però resta –per altra banda– la seva conducta poc seriósament modificada. Sols la destrucció del cervell mig, que a més de comportarse com un centre òptic té una funció integradora, provoca més notables dificultats discriminadores i conductuals. En destruir-se el cervell posterior, encarregat de la coordinació propioceptiva de l'activitat muscular, sols transitòriament s'afecten alguns eficaços moviments natatoris, que són justament subsanats pel funcionalisme metabèric.

(53) En els peixos de superfície la informació visual passa a ser la font nodridora més important del seu reflex de la realitat; s'ha pogut comprovar la seva capacitat de discriminació cromàtica (com a bastament han objectivat els treballs etològics de LORENZ i TIMBERGEN, en relació a les pautes de conducta innates de reproducció i delimitació del territori).

(54) Precisen entre 400 i 900 assatjos per fer tasques senzilles (aprenentatge de laberints fàcils, distinció o discriminació d'estímuls visuals, identificació simultània d'estímuls visuals i tàctils, ...).

(55) L'especialització d'un òrgan o aparell respiratori, especialitzat en la captació de l'o-

xigen present en el medi de l'animal (aquós o aeri), ha estat un dels processos clau en l'evolució. En els protozoos i metazoos senzills la superfície de l'animal realitza directament aquesta funció. Però ja el cos dels anèlids resulta massa gros i complicat estructuralment com perquè aquesta forma de respiració pugui ser eficaç. Per això es diferenciaren òrgans especials per a la realització de la funció respiratòria: dues fileres d'apèndixs laterals, anomenades **brànquies externes**. I el mateix s'esdevé en els artròpodes aquàtics. Però amb el pas al medi aeri fou necessària l'adopció d'una nova estructura. Per als aràcnids, com els escorpins, la solució consistí simplement a conservar les brànquies, introduint-les en els segments abdominals i així mantenir-les humides, ahora que continuaven en contacte amb l'exterior per una fenedura (**brànquies internes**). Altres artròpodes terrícoles, com les miriàpodes, degut a què el seu sistema branquial està constituït per estructures annexes a les potes de l'animal –i és evidentment difícil de protegir o internalitzar (pulmonar)– degueren assajar altres solucions. Ells i els insectes desenvoluparen un sistema de respiració aeri per mitjà de tràquea, sense brànquia ni pulmó i sense sistema circulatori que vehiculitzi els gasos produïts pel metabolisme respiratori de cada cèl·lula. La solució fou evidentment com-

Els amfibis o batracis poden ser dividits en ancestrals (extingits) i moderns. Els primers corresponen a formes fòssils, que poden ser directament emparentades amb els peixos pulmonats (crospterigis), conegudes amb el nom de **laberintodontos** (tempospòndils i antracosauris) i caracteritzats per trobar-se equipats amb un tercer ull central. Els amfibis moderns es classifiquen en tres grans ordres: a) **Urodels o caudats** (triton, salamandra, amphystom...) o amfibis amb cua, són els que més semblances tenen amb els primitius laberintodonts. La seva evolució ha estat, però, regressiva. L'esquelet de l'adult reté ossos cartilaginosa propis de l'estadi embrionari. També reté brànquies embrionàries. Les seves estructures encefàliques suprasedimentàries estan pobrament diferenciades (56). Tal com els valoren SARNAT i NETSKY (1976) «són simplement retardats que fracassaren en l'evolució a partir de formes primitives». b) **Apodes** o gimnofions (caocile), amfibis sense potes, i cecs, són formes extraordinàriament regressives i aberrants. c) Els **Anurs** (granota, gripau,...) o formes sense cua i tetràpodes (quatre potes), són els que retindran la nostra atenció. En primer lloc pel fet de la seva metamorfosi ontogenètica: des del seu estat larval (cap gros) a la forma adulta els anurs, recapitulen de forma abreujada el seu passat filogenètic. En l'estadi larval no només tenen cua i brànquies, sinó que la seva estructura cerebral s'assembla a la dels urodels.

L'animal adult ha d'adaptar-se a un medi terrestre que, a diferència de l'homogeni dels peixos, presenta una extraordinària variabilitat de referències espacials. La possibilitat de tenir un reflex de la realitat envoltant mitjançant només captadors en contacte (olfacte, gust i tacte) era minça. L'heterogeni medi terrestre precisava, sobretot, d'orientadors a distància (visió i audició). Així, destaca en un batraci com la granota l'existència d'un bon **aparell visual**, que permet diferenciar el vermell del blau (BIRUKOU, 1953) i la possessió d'un sistema de visió diürn i un altre de crepuscular. L'**audició** està molt més ben estructurada i complexificada que en els peixos. El sistema de la línia lateral dels peixos es transforma en els amfibis en el primer sistema coclear, típic de tots els vertebrats successius. Trobem un timpà primitiu i rudiments d'ossets, així com trompa

plificada: poros distribuïts per la superfície corporal i conductes -tràquees- que arriben a tots els indrets i cèl·lules de l'economia somàtica. Llevat d'aquesta branca d'artròpodes, no ha pas estar assajat en altres phylum.

En el pas dels mol·luscs aquàtics als terrícoles (com els cargols), veiem repetir-se la transformació de brànquies externes en sacs pulmonars interns. La majoria de peixos ossis actuals presenta un sistema de brànquies internes. I, a nivell dels seus predecessors, cordats i procorrats, aquest tret fou previ a la diferenciació d'un tub neural clar i d'una notocòrdia. Però és fortament versemblant pensar que la totalitat de les formes arcaiques respiraven per pulmons. La sequedat estacional alternant del Devonian, exigia per a la seva supervivència la funció pulmonar. Els únics cinc gèneres pulmonars actuals es troben acantonats en àrees geogràfiques afectades de secades estacionals.

En la resta d'ells els pulmons originals s'han convertit en bufetes natatòries, sense funció respiratòria.

El pas o transició des de la vida exclusivament aquàtica (peixos) a la terrícola eventual (amfibis), sembla que pot establir-se a nivell dels primitius **crospterigis**, peixos pulmonats que obtenien l'oxigen «treien el cap fora de l'aigua» i que per circumstàncies dràstiques de secada foren literalment desplaçats sobre la terra i el medi aeri.

(56) Aquesta situació és sobretot evident en el tronc cerebral on es conserva, en l'adult, una condició típicament embrionària com l'arremolinament de cossos neuronals en la zona subependimària, sense que s'hagi produït la seva migració cap a la perifèria del mateix tronc per formar els nuclis pertinents.

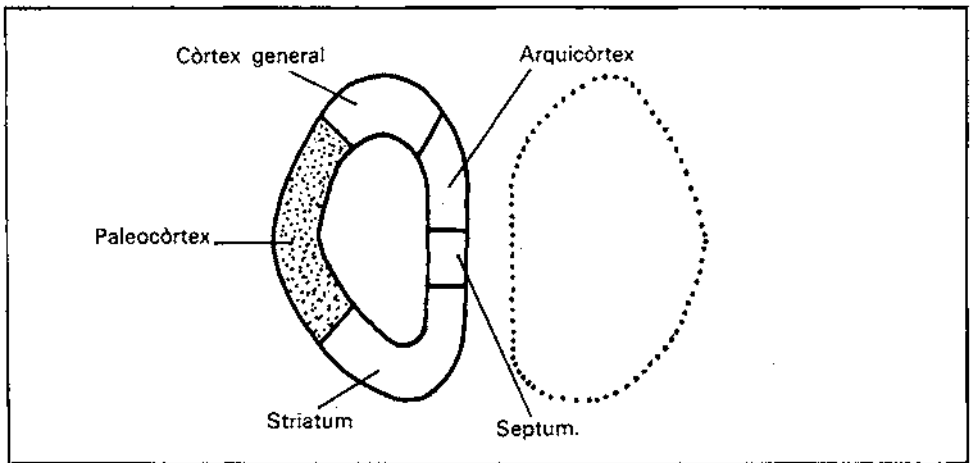


Fig. 40. Tall coronal del cervell anterior d'un amfibi modern. Observeu que en els amfibis es troba ja la disposició general típica dels rèptils i mamífers.

d'Eustaqui (57). Els nuclis de la línia lateral s'han transformat en nuclis coclears, és un exemple d'adaptació filogenètica d'una estructura arcaica a una altra de nova. Un sentit encara present en aquests primers vertebrats terrícoles és el de la **humitat**; receptors de la seva pell són electivament sensibles als canvis d'humitat de l'aire, i permeten la localització de territoris aquosos i les pertinents conductes migratòries. El tacte (malgrat la nuesa de la seva superfície corporal), el gust i l'olfacte, són en canvi molt menys importants que els captadors a distància que acabem de veure.

El **cervell posterior** encara és molt reduït, però l'aparició d'extremitats exigeix l'eficaç coordinació de moviments de la marxa. Així, alguns amfibis com els urodels, que tenen un cervellet petit i poc desenvolupat, fonamenten la seva marxa en reflexos seqüencials del moll espinal i de control vestibular, el que la fa molt automàtica i amb poca possibilitat d'utilitzar les extremitats per altres propòsits. En canvi d'altres, com les granotes, que ja tenen dues aurícules cerebel·loses i un nòdul (arquicerebel) i un cos ventral o vermis (paleocerebel), tenen moltes més possibilitats de moviments.

El **cervell mig** continua essent un primitiu centre òptic i és el principal centre integrador de tota la informació sensorial.

Cada vegada més es va configurant el paper preponderant del **cervell anterior** (fig. 40). La seva evolució és progressiva. La paret de la vesícula telencefàli-

(57) El raucar de les granotes i la importància d'aquests sons sobre la femella en temps d'aparellament, donen explicació del destacat

paper funcional d'aquestes estructures (ADRIAN, 1947).

ca es va diferenciant i la principal estructura que apareix és el **paleocòrtex**, per sota del còrtex primitiu, que es constitueix en l'àrea terminal de les aferències olfactives provinents, fonamentalment, dels bulbs olfactius, que ja van perdent grandària. Així mateix, per sota del paleocòrtex es va diferenciant l'**arquiestriatum**, que serà la futura amígdala; a la part més superior es diferencia l'**arquicòrtex** o primodiu hipocàmpic, tot seguit d'un esboç de **còrtex general**, i una estructura **septal** a la part més baixa. El **diencèfal** es caracteritza pel gran augment del tàlem dorsal.

Tot i aquest més ampli desplegament d'estructures telencefàliques en un anur, encara pot extirpar-se el cervell anterior d'una granota i aconseguir que l'animal sigui capaç d'adaptar-se i sobreviure, tot i que la seva conducta serà més lenta i pobra que la de l'animal intacte.

En relació a les estructures segmentàries i el seu entroncament amb les encefàliques, ha de destacar-se el fet que en els batracis menys regressius es produeixen molts més creuaments d'axons que, procedint de les diferents metàmeres, aboquen a les terminals encefàliques, on a part del **feix espino-talàmic**, encarregat de recollir d'una manera integrada la informació aferent procedent de tota la superfície corporal, la transmeten als dos hemisferis cerebrals, en comptes de només transmetre-la a cada meitat oposada.

I el mateix succeeix amb les vies motores descendents.

Equipats amb aquestes estructures captadores i suprasedgmentàries, el seu nivell de **psiquisme** és, encara, **sensorial elemental**. Només poden integrar nivells aïllats de la realitat i la seva conducta continua essent estereotipada i responent a pautes innates. La seva especialització ha estat, sols, l'inici d'adaptació vertebrat a la vida terrícola, a costa d'alguns avenços perceptius aconseguits pels peixos. Les seves capacitats d'**aprenentatges** són molt limitades i, a vegades, inferiors a les dels peixos (YERKES, 1929).

Psiquisme perceptiu. Els rèptils

Amb els rèptils (dinosaures, tortugues, cocodrils, sauris, serps...) es dona un pas fonamental cap a l'estructuració de l'encèfal dels mamífers, sobretot en haver d'estar definitivament ben adaptats a la vida aèria i terrestre (58).

El caràcter tetrapòdic desenvolupat a partir de les aletes parelles o laterals dels peixos, tot i ser el model prototípic dels vertebrats superiors, experimenta encara notables oscil·lacions en el nivell dels rèptils. No només els ofidis o serps

(58) El primer signe d'aquesta adaptació és l'adopció d'un nou tipus d'ou que ja no precisa del medi aquàtic, i que gràcies al desplegament d'unes membranes (amniòtiques i alan-

toides) assegura la subsistència i recull de productes catabòlics, i permet que sigui dipositat en amagatalls terrestres i salvat així de la depredació fàcil en medi aquós.

exhibeixen una pèrdua d'extremitats locomotrius o potes, sinó que també forces llangardaixos han experimentat una pèrdua o reducció d'aquests apèndixs. També, els captadors sensorials experimenten acusades diversitats, abans de consolidar-se un model prototípic. En aquest aspecte, tal volta, el fet més global i característic, novedós, és la presència d'una fovea central en el teixit retinià que permet una gran agudeses visual. L'aparell auditiu es troba diferentment distribuït en els rèptils: mentre les tortugues i caimans tenen una bona audició, les serps quasi no en tenen. Mentre que els extingits dinosaures ja es trobaven equipats amb un aparell auditiu de conducció aèria, molt més evolucionat que els rèptils actuals i els mamífers més primitius. Els òrgans olfactius estan ben diferenciats. En canvi els gustatius i tàctils (amb un cos recobert d'escates o de grosses capes còrnies), perden importància.

En el **cervell posterior**, el **cervellet** té una mida proporcional més petita que la dels peixos. Només els rèptils amb potes tenen unes porcions laterals més grosses, per tal de coordinar eficaçment els moviments de les seves extremitats (NIEUWENMUYS, 1967).

Per davant de la base es forma el **pont** i per darrera el **bulb raquidi**, que es continua en el moll espinal. A les formacions del **futur tall** o **tronc cerebral** (mesencèfal, pont i bulb) té lloc, en els rèptils, l'inici d'estructuració de l'anomenada **formació reticular** (F.R.). En el moment en que quedà establerta la diferenciació entre el nivell espinal i el suprasegmentari, calia una estructura neuronal intercalada, difusora dels impulsos ascendents i descendents des de l'encèfal i la medul·la. I, sobretot, quan aparegueren vies específiques, conductores d'informació, i una clara jerarquització, s'havia de garantir la possibilitat que totes i cadascuna de les parts del sistema nerviós fossin constantment informades de l'activitat de les altres. Aquest fou, probablement, el primer objectiu del conglomerat de neurones i sinapsis que dona lloc a la F.R.. Va anar esdevenint, així, un **sistema d'alerta**: davant de l'arribada de qualsevol estimul, en difondre's la informació, les àrees més allunyades del lloc d'arribada eren activades i informades "inespecíficament". Durant el període d'estructuració d'aquesta formació reticular, a l'època dels grans rèptils, les noves condicions ambientals de la vida terrestre, sobretot els canvis radicals entre dia i nit, forçaren l'estructuració del programa del ritme circadià (alternança dia-nit), de tal manera que «l'alternança entre dia i nit fou, probablement, el primer **pattern de temps** que es va imprimir en el cervell» (WALTER, 1960). Animals de sang "freda", els rèptils, hagueren d'adaptar una estructura neuronal adequada per compensar els efectes dels canvis de temperatura, ja que la informació, en el sistema nerviós, viatja a la velocitat que permet la temperatura. A causa de la nit freda, la velocitat de transmissió dels impulsos era tan lenta que, com il·lustra G. WALTER (1960), «qualsevol hauria pogut mossegar la cua d'un diplodoc i emportar-se-la d'una queixalada, abans que l'animal arribés a constatar-ho, degut al temps que necessita el senyal d'alarma per arribar al cervell cranial i escollir una resposta». Els períodes d'hivernació dels actuals rèptils i l'alternança d'unes fases de son, que tots els descendents d'aquest phylum evolutiu presenten, donen testimoni de la pervivència del cervell del rèptil (McLEAN, 1964). L'adquisició posterior de la **termotasi** (control autònom de la temperatura interna) no va aconseguir esborrar aquest mecanisme.

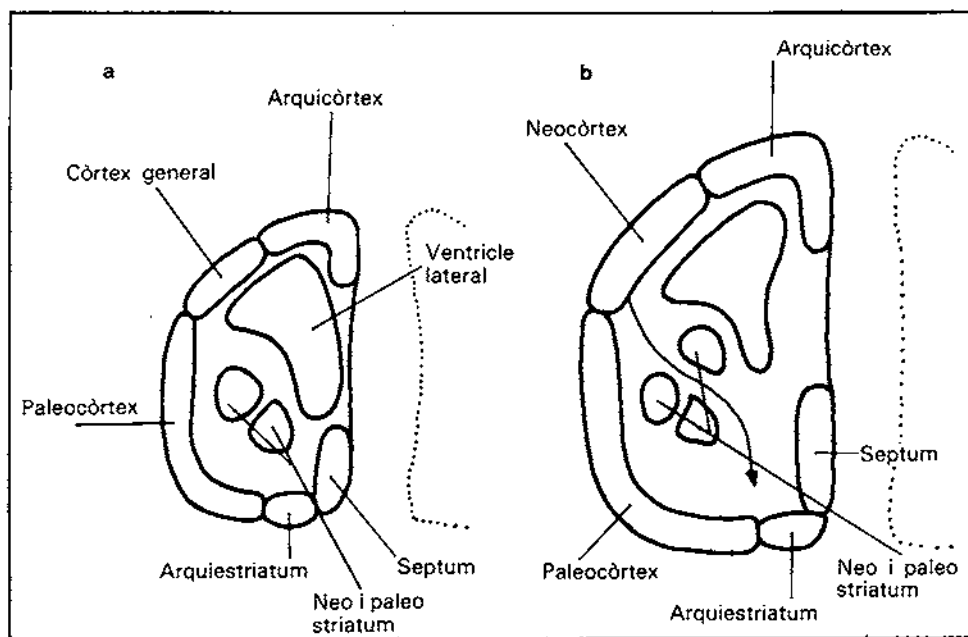


Fig. 41. a) Tall coronal del cervell anterior d'un rèptil primitiu. b) D'un rèptil actual (avançat).

El cervell mig continua essent, a nivell del tectum, el gran centre terminal de las fibres òptiques. A nivell del **Diencefal**, les fibres òptiques creuades en el quiasme, aboquen en el nucli gris talàmic (59) guardant una retinotopia particularment neta. Però ja en els rèptils algunes fibres conductores d'altres modalitats aferents, tot i ser relativament escasses i mal conegudes, comencen a fer escala o aboquen en el **tàlem**. Des del mesencèfal s'estableixen nombroses connexions amb el naixent còrtex telencefàlic, sobretot amb les estructures olfactives terminals o paleocòrtex. L'**epitàlem** és bàsicament una estació fotoreceptora i el tàlem ventral esdevé una estació de relleu de les vies motrius descendents nascudes de l'estriatum i d'aquí parteixen les connexions motrius cap al mesencèfal i bulb. L'**hipotàlem** controla els comportaments instintius. A partir de l'adquisició de l'homeotèrmia, també el diencefal tindrà el control de la temperatura, la tensió arterial i l'equilibri hidromineral.

És, però, en el **cervell anterior** on tenen lloc les modificacions més importants (fig. 41). A nivell de les **estructures estriades** (striatum) és on es donen els canvis evolutius més manifestos. Només el que serà la futura **amígdala**, l'**arquiestriatum**, continua a la superfície encefàlica. Mentre les altres estructures s'engruixeixen i emigren a les profunditats dels hemisferis cerebrals. La part més

(59) Encara que al llarg del procés filogenètic ulterior aquesta projecció es perdrà,

aquest nucli gris subcortical continuarà denominant-se **tàlem òptic**.

caudal dona lloc al **neoesstriatum**, i la part més ventral al **paloestriatum**. Aquestes estructures constitueixen els nuclis grisos de la base o **sistema extrapiramidal**, d'extraordinària importància en la regulació del to muscular i els moviments automàtics.

El **còrtex general (neocòrtex)** ocupa tota la cara dorsal i inicia la seva clara laminació, i en ell poden ja identificar-se àrees distintives de projecció modal específica, configurant-se un lòbul temporal ben delimitat per la cisura de Sylvius.

El **septum** es manté en la part més inferior i paramitjanera, mentre que l'**arquiestriatum** (futur hipocamp) comença el seu replegament vers la regió interhemisfèrica superior.

És de destacar l'aparició d'una integració bihemisfèrica, mitjançant feixos de fibres que connecten les formacions simètriques de cada costat. Les primeres en aparèixer són la **comisura hipocàmpica** i la **comisura anterior**. Gràcies a elles la integració "superior" de les conductes, i no sols de la informació, queda assegurada unitària i definitivament.

El **reflex psíquic** de l'entorn que amb aquesta dotació d'estructures funcionals aconseguixen els rèptils és marcat en el terreny visual. Amb una agudesa visual semblant a la humana (CASTEEL), una visió cromàtica superior (WOJTASIAK) i una importància destacada de l'olfacte, el món psíquic dels rèptils és predominantment visuo-olfàctil.

Degut a aquest equipament i a la diferenciació cortical (telencefàlica) les conductes d'aquests animals presenten, per primera vegada, una clara diferenciació entre les activitats estereotipades o innates i les noves **conductes apreses**. Aquesta plasticitat conductal es manifesta sobretot en les activitats alimentàries i en el seguici de les parelles. El terreny de cacera de la majoria dels rèptils és molt més dilatat que el seu "territori". El retorn al cau es fa gràcies a la seva capacitat de discriminació espacial. I, en conseqüència, no és d'estranyar els bons rendiments que donen en l'aprenentatge de laberints. L'**experiència directa** adquirida al llarg de la vida d'un individu, comença doncs a jugar un paper decisiu —més enllà de la simple dotació de pautes innates— per la supervivència. Per això, precisament, comença a ser possible la domesticació.

Per fi un nou fet és a retenir: lligat a l'existència d'una rudimentària organització social, apareixen estructures jeràrquiques. Ben evidents en els sauris, comporta l'existència de veritables "dèspotes" que dominen no sols els altres individus del seu propi territori, sinó també els de territoris veïns.

Les aus: una branca divergent

A partir dels rèptils evolucionaren dues classes divergents de vertebrats: les aus i els mamífers. Ambdues conqueriren i estructuraren, per separat, la capacitat de mantenir constant la temperatura del seu cos (**homeotèrmia**), mentre la de

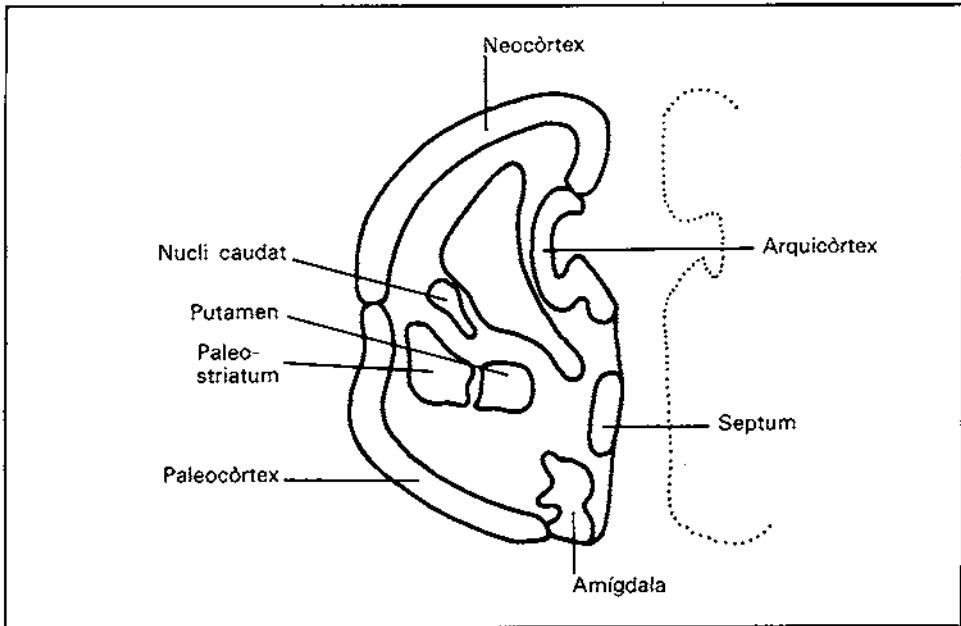


Fig. 42. Representació esquemàtica d'un tall del cervell anterior (pla coronal) d'un mamífer primitiu.

l'exterior canvia. A l'igual que els insectes en l'estadi invertebrat, les aus són en els vertebrats un intent d'adaptació a la vida aèria mitjançant no pas la locomoció, sinó el vol. Les extremitats anteriors s'han transformat en ales i les escates en plumes. Per tractar-se d'una branca divergent, que no mena al filium dels humans, sols hi farem una breu referència.

El cervell de les aus és més gros i més complex que no pas el dels rèptils, però té un disseny semblant. El **cervell anterior**, ben dividit en dos hemisferis, és el que experimenta canvis més notables. La relativa expansió del **còrtex general** (futur neocòrtex dels mamífers), amb incipients **àrees visuals** àmpliament connectades amb els tubercles bigèmins i la delimitació d'**àrees analitzadores** i sintetitzadores de l'audició, prefiguren la importància del reflex visuo-auditiu de la realitat. Per contra, i de manera també premonitòria, té lloc una marcada reducció del **paleocòrtex** (perdent les estructures olfactives, igual que en els cetacis i els homínids, la seva precedent importància). Allò que crida més l'atenció del tel·lencèfal de les aus és la hipertrofia de les estructures estriades (**paleostriatum**), que han emigrat ben establement a nivell subcortical, en detriment de les estructures corticals (fig. 42). Quant al **cervell mig** i al **cervell posterior** poques innovacions cal esmentar en relació a l'estadi precedent. El cervell mig o **mesencèfal**, contràriament al que succeirà en la branca dels mamífers continua essent el principal centre organitzador de l'activitat senso-motriu. A ell van a parar totes les aferències sensibles i sensorials, i no pas sols les òptiques (malgrat mantenir encara el nom de «tectum òptic»). Les aferències vestibulo-laterals

i, sobretot, les òptiques són però les més importants. Els diferents camps visuals s'hi projecten d'una manera tan ordenada que, en totes les espècies estudiades, és possible parlar d'una estricta "retinotopia". El cervell posterior o **prosoencèfal**, tot i ser notablement més important que el dels rèptils, continua tenint un sol cos cerebel·lós mitjaner. Sols mitjançant els talls histològics i el seguiment de les connexions que s'hi estableixen, és possible endevinar un esboç dels hemisferis cerebel·losos en les porcions ventro-laterals del cos. Les nombroses connexions, tant aferents com eferents, que s'estableixen entre el tectum mesencefàlic i el cerebel asseguren la modulació i regulació de les activitats motrius, a partir —fonamentalment— de les informacions propioceptives d'origen muscular i articular. La formació reticular és ben palesa, i dona lloc a una clara alternança de vigília i son.

Quant al desenvolupament dels **captadors perifèrics**, existeix una destacada dominància dels aparells visual i auditiu. L'ull de les aus pot girar completament dins de l'òrbita i està equipat amb un cristal·lí quasi esfèric que posseeix dues foves a cada ull. Però, per raó de la seva ubicació lateral no disfruten pas d'una visió binocular ni estereoscòpica, amb superposició dels dos camps visuals (fet que sols es dona en les rapaces). L'òrgan de captació dels sons disposa ja d'**oïda** externa, mitja i interna, que possibiliten una audició semblant o superior a la dels humans. En canvi el **gust**, l'**olfacte** i, sobretot, el **tacte** (cos recobert de plomes) estan escassament desenvolupats. L'existència d'àrees primàries i d'esbossos d'escorça d'associació unimodal dona lloc a l'existència d'un **psiquisme perceptiu elemental**. Les experiències d'Otto KOEHLER, tantes vegades plasmades en espectacles de circ, han posat de manifest la possibilitat d'elaborar nocions o representacions no verbals de nombres en algunes aus. Resulta curiosa l'existència d'un límit superior i constant per a cada espècie (5 per als coloms, 6 per als periquitos i 7 per als corbs).

La **disposició natural per l'aprenentatge**, que tanta transcendència tindrà per als mamífers, és ja ben evident en les aus. Assistim ja a la plasmació de veritables desenvolupaments individuals, donats per l'experiència individual directa. Bons exemples d'aquesta conjugació de maduració per un costat i exercitació per l'altre, són l'aprenentatge del cant propi de cada espècie i la utilització d'estrís per alguns ocells (EIBL-EIBESFELDT i SELMANN, 1962 i 1965). La possibilitat de domesticació (aprenentatge per condicionament) i de fer aprenentatges per imitació (cas de l'exhibició de facultats pre-lingüístiques per les cotorres), és ben patent. No oblidem que fou precisament amb aus que K. LORENZ descrigué l'encunyament ("imprinting").

Les conductes migratòries dels ocells ens posen de manifest l'existència d'una destacada i estable memòria associativa, i permeten la creació de punts de referència per la seva orientació espacial i temporal.

No podem pas acabar aquesta breu descripció del món de les aus sense fer referència a la seva complexa i necessària organització social, de la qual l'esmentat encunyament precoç no és més que la seva manifestació més bàsica. Les pàgines que LORENZ i altres etòlegs han dedicat a aquest fet i al rígid establiment de jerarquies entre les comunitats d'aus, constitueixen una bona introducció per a l'ulterior estudi i comprensió del comportament humà.

Mamífers o vertebrats superiors pre-homínids

Fa uns 180 milions d'anys, el grup dels rèptils que havia de donar origen als mamífers (sinàpsids) va començar a divergir del tronc bàsic. D'aquestes formes fòssils (pelicosauris i teràpsids) ens interessa destacar una crucial transformació que tingué lloc en l'ordre dels retàpsids: el gir experimentat en les seves extremitats locomotores. Els genolls giraren cap endavant i els colzes enrera, cosa que a més de facilitar extraordinàriament la carrera quadrúpeda determina importants canvis en la configuració dels dits de mans i peus. Deixant de banda les formes fòssils, els seus descendents vius en l'actualitat es poden classificar en tres grans sub-clases: a) Els **monotremes** (ornitorrincó i equidna), acantonats a Austràlia, a diferència de tots els altres mamífers són encara ovípars com els rèptils. b) Els **marsupials** (sariga americana, cangur, koala i llop de Tasmània), són ja vivípers però quasi aplacentaris; pareixen les seves cries amb un notable grau d'immaduresa, i acaben de formar-les dins d'una bossa abdominal materna o marsúpium on hi aboquen les mamelles. c) Els **euterins** o mamífers placentaris (carnívors, cetacis, ungulats, rosegadors, insectívors, primats), es caracteritzen per la possibilitat de realitzar un embaràs intrauteri fins pràcticament acabat el procés de **maduració** (60) ontogenètica, gràcies a l'annex placentari.

Tot i les substancials diferències quant a la modalitat i al lloc de gestació i d'ubicació durant els períodes embrionari i fetal, tots aquests vertebrats tenen unes característiques comunes molt precises. En primer lloc el fet que les seves cries són alletades, i –per tant– que trobarem mamelles en el seu cos. Altres característiques somàtiques comunes són: cos generalment recobert de pèls, existència de diafragma, matriu en les femelles, importància destacada de les extremitats, cordes vocals (extraordinàriament variables d'una espècie a l'altra)... Però, en últim extrem (per sobre de les similituds i les diferències que òbviament presenten), el fet més distintiu és l'important volum i complexitat del seu sistema nerviós.

L'interès que, per aquesta descripció filogenètica del sistema nerviós, poden tenir els monotremes i marsupials és minso. Es tracta de branques divergents precoces del phylum que, arrancant dels teràpsides (descendents, al seu torn, dels rèptils laberintodonts), havia de conduir als mamífers moderns i als primats. Així mateix el desplegament del seu encèfal arriba a un nivell poc significatiu, inclòs i àmpliament superat pels placentaris. Per tractar-se de branques divergents, dins del phylum placentari, tampoc no considerarem els cetacis (adaptats al medi aquàtic) ni els quiròpters (rat-penat) (adaptats al medi aeri).

Centrat el nostre interès en l'evolució de les estructures encefàliques dels placentaris, podem ja anunciar quin serà el sentit d'aquesta evolució:

(60) Tal com exposem i argumentem àmpliament en el nostre llibre sobre el **primer any de vida** (JUBERT i NAVARRA, en premsa), restringim el concepte de maduració «als pro-

cessos de transformació d'unes estructures vers uns estadis terminals pre-determinats genèticament». Concepte ben diferent de l'utilitzat habitualment en psicologia.

- definitiu disseny especialitzat dels captadors o analitzadors sensorials,
- extraordinari augment del nombre de cèl·lules nervioses,
- gran riquesa de connexions entre les diferents parts de l'encèfal, tant dins d'un mateix hemisferi o amb les estructures subjacents, com entre els dos hemisferis (cos callós i trigon), i
- predominància del cervell anterior o telencèfal (fonamentalment del neocòrtex) i en segon lloc del cervell posterior o romboencèfal.

A grans trets, doncs, resulta possible descriure un model prototípic de sistema nerviós central, que -amb menor o major grau de complexitat, segons el graó que ocupin en el procés filogenètic- tots aquests animals presenten.

L'estructura del **moll espinal**, generalitzant, seguirà ja sempre més el model segmentari esbossat en les etapes precedents. Però, a mida que l'activitat motora es controla per àrees neocorticals, estretament correlacionades amb nuclis grisos subcorticals, els feixos motors descendents també prenen el camí del creuament abans d'entrar a nivell segmentari (decussació piramidal). Així, el moll espinal està travessat, en tota la seva llargada, per vies o feixos posteriors sensitius, decussats prèviament al propi moll i feixos motors laterals ja decussats abans d'entrar-hi.

A nivell del **tronc cerebral**, a més a més d'una deixalla del sistema motor reticular (aparegut en l'Anphioxus) i dels feixos descendents (apareguts en els vertebrats no mamífers) que connecten les estructures encefàliques i el moll espinal, en els mamífers apareix una gran via descendent, directa, entre el telencèfal i el moll espinal: el **feix còrtico-espinal**.

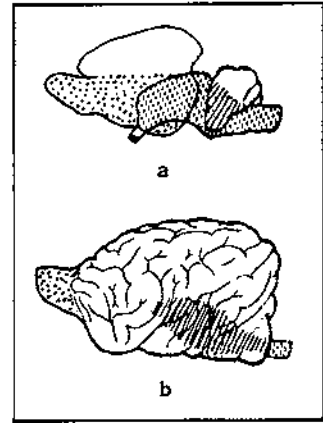
En el **cervell posterior**, degut a la importància que agafen les extremitats, les estructures **cerebel·loses** aconsegueixen un alt nivell de complexitat. Tant l'estructura relacionada amb la coordinació dels músculs axials del tronc (el **vermis**) com les que coordinen els moviments distals de les extremitats (**hemisferis cerebel·losos**) es van configurant i expandint en correlació directa amb l'evolució del neocòrtex.

El **cervell mig** té una estructura definitiva. Deixa de ser un centre òptic i el seu paper funcional queda reduït a un important centre de passatge o relleu. Les formacions bàsiques que el constitueixen són: els **nuclis pretectals** (centres de relleu dels reflexos fotomotors), el **tèctum** o plaques quadrigèmines (centres de relleu de les vies òptiques i auditives), i la **calota** (amb nombrosos nuclis i vies cerebro-espinals).

En tots els mamífers el **cervell anterior** és clarament destacat. Ocupa tota la paret dorsal i la meitat de la paret externa de la vesícula anterior.

El fet més característic d'aquesta expansió telencefàlica és, precisament, la prioritària formació d'un veritable **neocòrtex**. El primitiu còrtex general comen-

Fig. 43. a) Visió lateral del cervell d'un mamífer lisencefàlic. b) D'un mamífer avançat amb circumval·lacions o plegaments del neocòrtex.



ça a ser l'estructura més destacada del cervell anterior, que arracona l'arquicòrtex (hipocamp) a les profunditats interhemisfèriques. De fet, tots els passos evolutius, dins d'aquest nivell i en el següent, tindran com a clar protagonista les estructures neocorticals. Dins del neocòrtex destaca la clara diferenciació, perfectament laminada, de zones modalment específiques (**àrees primàries** o de projecció somatotòpica), tant en l'aspecte aferent per les àrees sensorials posteriors (visual, auditiu, tàctilo-cinestèsic) com en l'eferent per les àrees motores anteriors (motrius). Al costat d'aquestes **àrees primàries** apareixen unes «zones de superposició» o **àrees secundàries**, les quals tenen per funció la síntesi unimodal que permet la percepció (àrees secundàries posteriors) i la síntesi seqüenciada de les «melodies cinètiques de moviment» (àrees secundàries anteriors).

El resultat del creixement de les noves estructures corticals és un gran augment de la superfície de la capa neocortical. El **primer** pas per donar lloc a aquesta expansió consisteix a recobrir tota la superfície dels hemisferis cerebrals, replegant les altres estructures telencefàliques cap a la profunditat de les porcions més mitjaneres de l'encèfal. El **segon** mecanisme és el plegament d'aquesta capa, que deixa de ser llisa (lisencefalia) per passar a tenir múltiples circumval·lacions (fig. 43). El **tercer** fenomen que ajuda aquesta expansió és la flexió telencefàlica, que determina un fort plegament de la superfície latero-ventral i l'enterrament, encara més acusat, d'algunes parts a les profunditats dels hemisferis (fig. 44).

El conjunt del neocòrtex així configurat no té una gruixària de més de 3 mil·límetres i està format per una laminació de sis **capes neuronals** sobreposades (CAMBELL, 1905; CAJAL, 1909). Les tres primeres (**molecular plexiforme**, **granular externa** i **piramidal externa**) donen lloc a àxons d'associació neocortical, les altres tres (**granular interna**, **piramidal interna** i **polimorfa**) són lloc d'arribada o de naixença dels àxons que formen la substància blanca subcortical (fig. 45).

El **paleocòrtex** olfatiu va quedant arraconat a la regió ventral per sota del lòbul temporal.

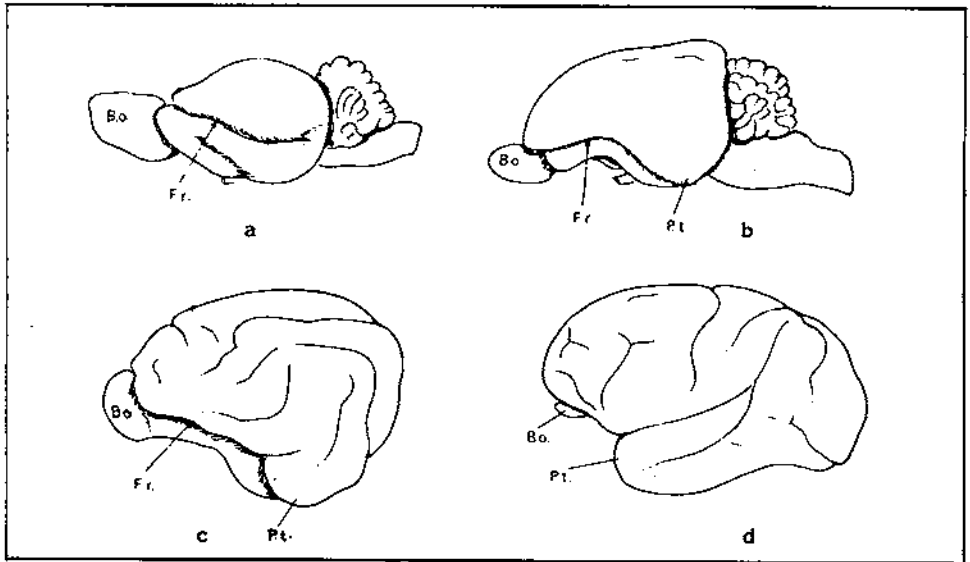


Fig. 44. Accentuació progressiva de la torsió telencefàlica, conduint a la formació del lòbul temporal, amb el conseqüent apartament, cada vegada més marcat, de la fissura rinal en direcció ventral i interna. *a)* Oposum (mamífer marsupial). *b)* Conill. *c)* Gat. *d)* Simi. *B.o.*: bulb olfactiu; *F.r.*: fissura rinal; *P.t.*: pol temporal.

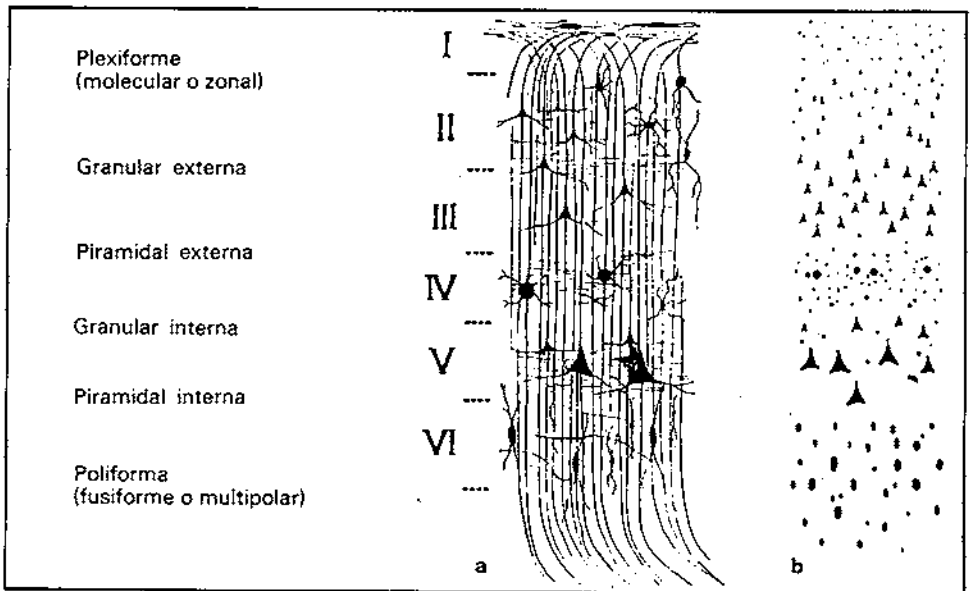


Fig. 45. Citoarquitectònia del neocòrtex dels mamífers. *a)* Preparació pel mètode de GOLGI. *b)* Preparació pel mètode citològic de NISSL.

Les formacions **estriades** són, conjuntament amb les del neocòrtex, les que més es modifiquen. Els seus nuclis (**globus pallidus, putamen, i nucli caudat**) van individualitzant-se morfològicament, degut a la interposició de feixos de fibres procedents del neocòrtex. La blancor d'aquestes fibres, que contrasta amb la grisor de les agrupacions cel·lulars que travessa, li dona un aspecte "estriat", d'aquí el seu nom.

El **diencèfal** també queda en les profunditats mitjaneres.

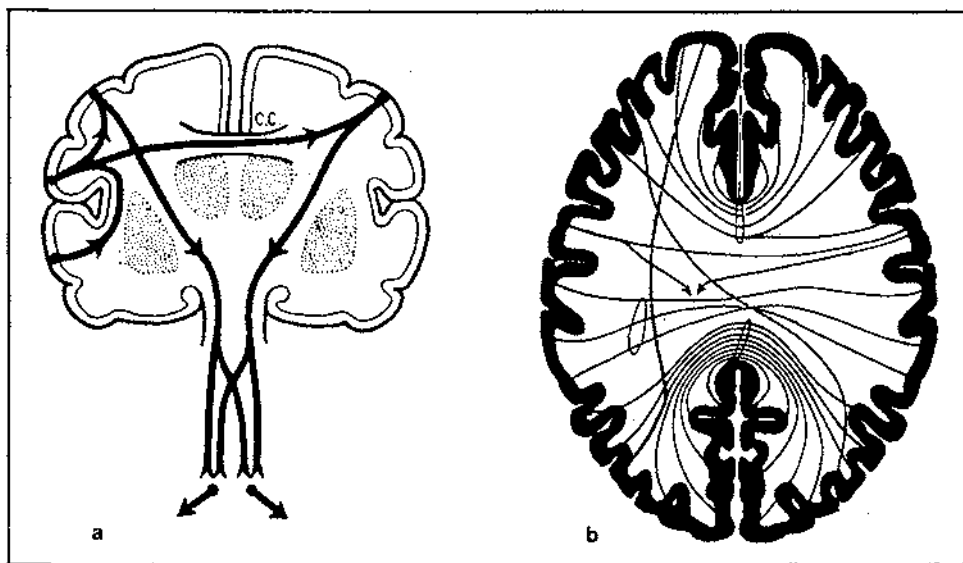


Fig. 46. Cos callós. a) Tall coronal (cc: cos callós). b) Tall horitzontal. Principals contingents de les fibres del cos callós (segons CROSBY i cols., 1962).

El control de cada hemisferi per la meitat encefàlica contralateral i les connexions entre els dos hemisferis fan que, en els animals dotats d'extremitats articulades, amb músculs flexors i extensors –que permeten ràpides variacions de la marxa–, pugui integrar-se l'activitat dels dos hemisferis cerebrals i garantir-se la unitat de funció de l'organisme. La gran **comissura cerebral**, o **cos callós**, és l'estructura encarregada d'aquesta funció, que uneix estructures simètriques del neuroeix, i va evolucionant paral·lelament amb el neocòrtex (fig. 46).

Tots aquets complexos components estructurals, deguts a l'extraordinari augment del nombre de cèl·lules i a la seva organització diferenciada (sobretot a nivell neo-cortical), són responsables de substancials canvis quantitius i qualitius en el **reflex psíquic** aconseguit, en la conducta i en els aprenentatges possibles. La seva complexitat és relativament progressiva a mida que, dins del mateix grup, es van expandint les estructures neuronals responsables, i és im-

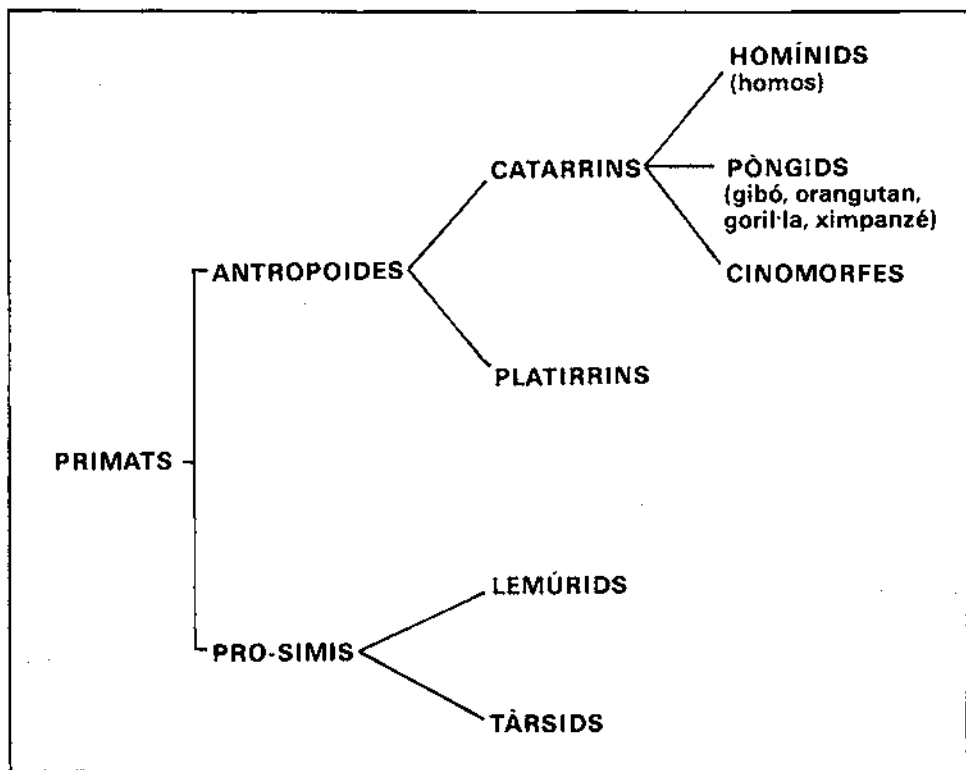
possible fer ara aquí una descripció pormenoritzadora en relació a les diferents espècies d'aquest nivell; ens referirem a un representant mig com el ratolí blanc (un dels animals més emprats per la psicologia experimental), o els gossos. L'àmplia superfície de les àrees secundàries post-rolàndiques li permeten fer síntesis unimodals de les aferències i poder tenir **percepcions** biunívokes de la realitat. El seu nivell de **psiquisme** és, doncs, **perceptiu**. Enfront d'un medi, amb canvis constants, com el terrestre, les seves àrees corticals li permeten no sols analitzar la informació aferent, sinó també tancar noves connexions i guardar-ne un record o memòria (figurativa) estable. Per això, en alguns casos (com els gossos) ja no viu exclusivament subordinat a la percepció directa de l'objecte, sinó que pot procedir-la (**representació**). Discrimina estructures, formes i colors. La seva **conducta**, tot i trobar-se sotmesa al determinisme de les pautes innates, és molt menys estereotipada que en els animals filogenèticament inferiors. Tots els animals d'aquest ampli grup tenen manifestes, encara que diferents, aptituds o disposicions per als **aprenentatges**. La possibilitat d'establir reflexos condicionals és ample, com han objectivat els sistemàtics treballs en laboratoris de psicologia animal i la nombrosa domesticació de tantes espècies. El paper de les incipients àrees frontals (pre-rolàndiques) és, també, decisiu. Tot aquest conjunt de fets, sols esboçats aquí, possibilita l'exhibició de conductes individualment variables que, gràcies a poder aprofitar de l'aprenentatge o l'experiència, representen un notable progrés i són el pròleg anunciador de les inusitades possibilitats que caracteritzen el següent estadi evolutiu. L'hàbit de l'alletament, segellat en aquest nivell, consagra definitivament un període d'infantesa. Els nadons, més o menys madurs o inmadurs, no només han d'ésser alletats sinó també protegits pels seus progenitors. Amb la qual s'institucionalitza una etapa d'aprenentatge postnatal, curta en les espècies precocials i dilatada en les altricials, com un procés biològic imprescindible i irreversible. El resultat és la incipient aparició d'estadis de **desenvolupament** (61) postnatsals, propis a cada espècie. Amb la internalització (**aprenentatge**) (62) de l'experiència es modifica substancialment la conducta de l'animal. Tot això possibilita que «a la part amb l'innat i poc variable comportament **instintiu**, sorgeixi un nou procedir **individual variable**» (LURIA, 1977).

En aquest nivell de mamífer inferior, però, tot i l'indubtable paper jugat pel treball concertat de les àrees neocorticals posteriors en l'anàlisi i la síntesi unimodal de la informació aferent (visual, auditiva i somestèsica), una simple ullada a l'esquema del seu cervell anterior ens informa sobradament de la importància predominant del còrtex olfactiu (paleocòrtex). Tant en el representant actual

(61) Entenem per desenvolupament «el procés de transformació d'unes estructures funcionals ja madures, vers nous estadis estructurals i funcionals codeterminats pels requeriments del medi» (JUBERT i NAVARRA, en premsa).

(62) Entenem per aprenentatge «la internalització de la informació que determina la

transformació i complexificació de les estructures prèvies i simultànies» (VISEL, 1969) o, dit en altres paraules, «la incorporació d'una experiència deguda a l'arribada d'estímuls aferents (sobre condicions internes prèvies) que donen lloc al desenvolupament de noves condicions internes i, en conseqüència, a noves formes de comportament» (en el sentit de SLUKIN, 1976).



dels més ancestrals avantpassats del phylum –l'eriçó, el talp i la musaranya (insectívors)–, com en els grups més evolucionats –vaques, gossos...–, el còrtex olfatiu ocupa quasi un terç o més del neocòrtex. A diferència del que s'esdevindrà en el següent pas evolutiu, en què assistirem a l'expansió del còrtex audiovisual i del còrtex prefrontal, el psiquisme dels mamífers inferiors és essencialment olfatiu i estretament modulats per les connexions que el paleocòrtex manté amb les estructures septals, i amigdalines.

Simis antropoides i homínids.

Aparició de la intel·ligència i del pensament abstracte

L'ordre dels **primats** o mamífers més avançats, inclou els prosimis i els antropoides. Aquest és l'últim graó del procés filogenètic, que portà a l'home (fig. 47).

Podem distingir els primats per una disminució de la longitud de l'arc dentari, la situació dels ulls al pla frontal, amb accentuació de la visió tridimensional, reducció de la importància de l'olfacte i oposició del dit gros de les mans que dona possibilitats prensores i manipulatives. Tots aquests canvis perifèrics

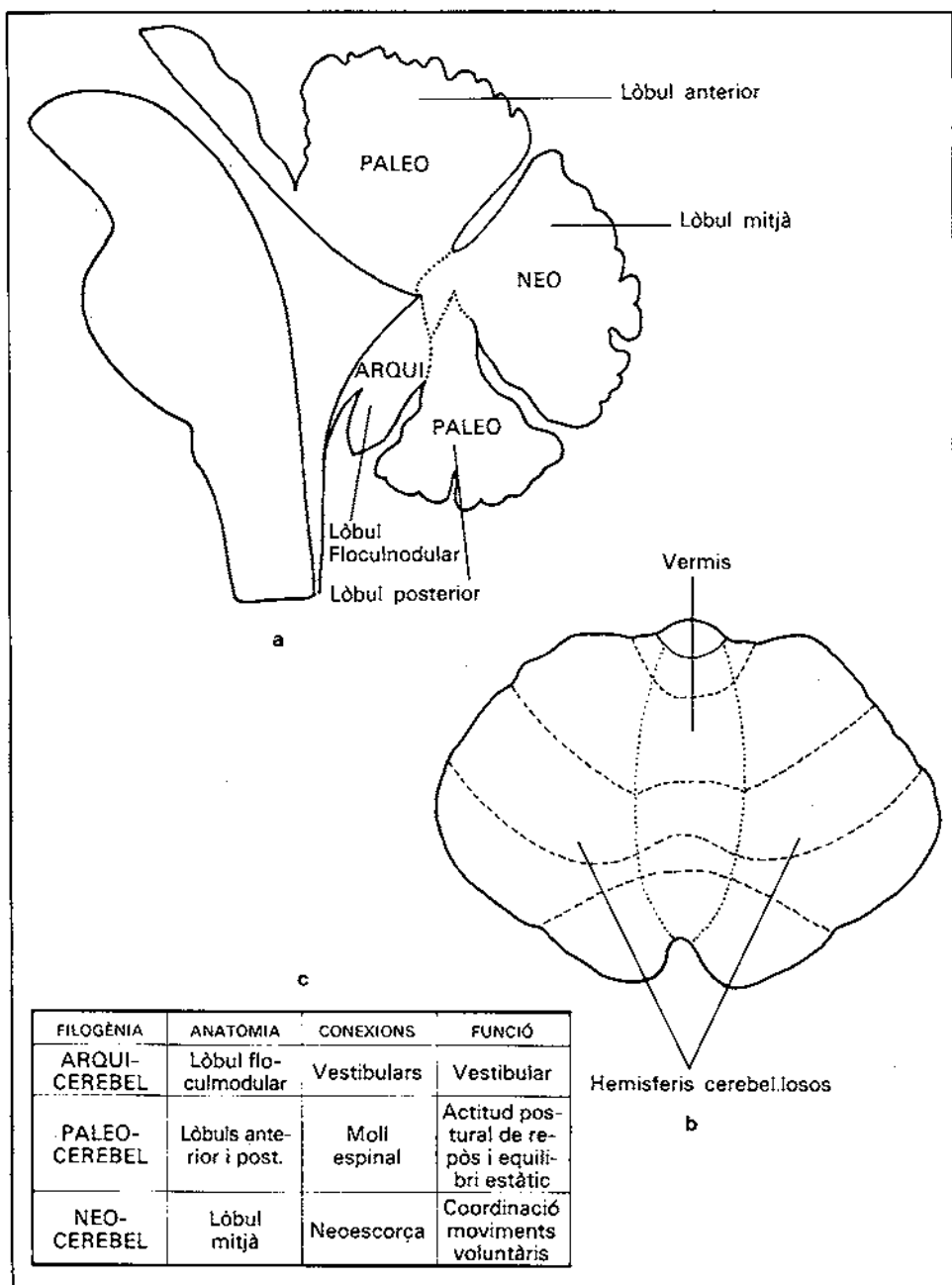
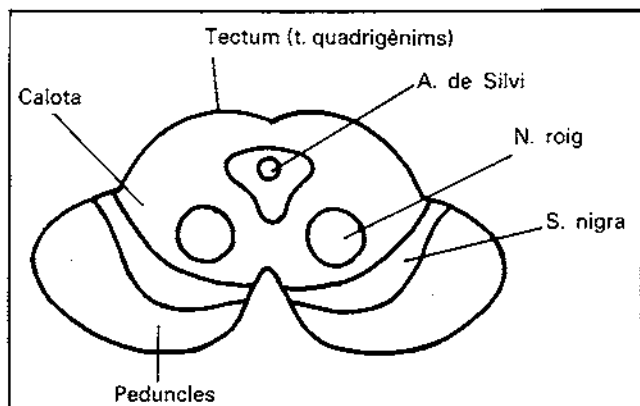


Fig. 48. a) Tall sagital del cervell i tronc de l'encèfal. b) Vista superior del cervell. c) Correlacions anatòmico-funcionals.

Fig. 49. Tall horitzontal del mesencèfal d'un homínid.



comportaren un gran creixement i desplegament cerebral, que va portar a modificar considerablement les proporcions i morfologia cranial. L'evolució del cervell és, com hem anat veient en els altres nivells, l'única característica que serà considerada en aquest apartat i ens il·lustrarà àmpliament del nou nivell de psiquisme possibilitat per l'aparició de noves àrees neocorticals.

El **romboencèfal** (o cervellet) és, en els mamífers superiors, una estructura extraordinàriament complexa, que intervé en la regulació de l'**equilibri estàtic i postural**, i que modula la **coordinació cinètica** de les extremitats (fig. 48). El primitiu **arquicerebel** o **lòbul flocunodular**, que havia fet la seva aparició a nivell dels vertebrats inferiors, no rep cap projecció cortical; només tracta la informació procedent del vestibul i regula la repartició del to muscular per assegurar l'equilibri, mantenint la posició del cap en relació al tronc i als globus oculars. El **paleocerebel** o **vermis** rep aferències somestèsiques, auditives i visuals, tant de la perifèria com de les àrees primàries corticals. Aquestes informacions són integrades i determinen aferències excitadores i inhibidores sobre els centres motors, ajustant el to dels músculs posturals que s'oposen a l'acció de la gravetat. El **neocerebel** (hemisferis cerebel·losos) és l'estructura més evolucionada i desplegada del romboencèfal en els mamífers amb extremitats prènsils. Rep aferències del còrtex motor i projecta eferències a les mateixes àrees motores d'on sorgeixen les vies piramidals. Intervé en la modulació del moviment "voluntari", modulant la coordinació cinètica de les extremitats.

El **mesencèfal** o cervell mig, és la part més alta del tall cerebral dins l'encèfal. El conducte de Sylvius el travessa, unint el III i IV ventricles. La part anterior (**tegmentum** o **calota**) conté la porció rostral del sistema reticular, la substància nigra i el nucli roig. La part posterior (**tectum** o **sostre**) conté els nuclis de relleu dels sistemes auditiu i visual (tubercles quadrigènim anterior i posteriors o colliculs superior i inferior). Aquestes estructures del tronc cerebral, a més de ser camí obligat de les fibres ascendents i descendents que connecten les estructures cerebrals amb el moll espinal (peduncles), també són el lloc d'allotjament dels nuclis dels parells cranials (amb excepció de l'òptic i l'olfactiu) així com dels centres vitals (respiració i batec cardíac) (fig. 49).

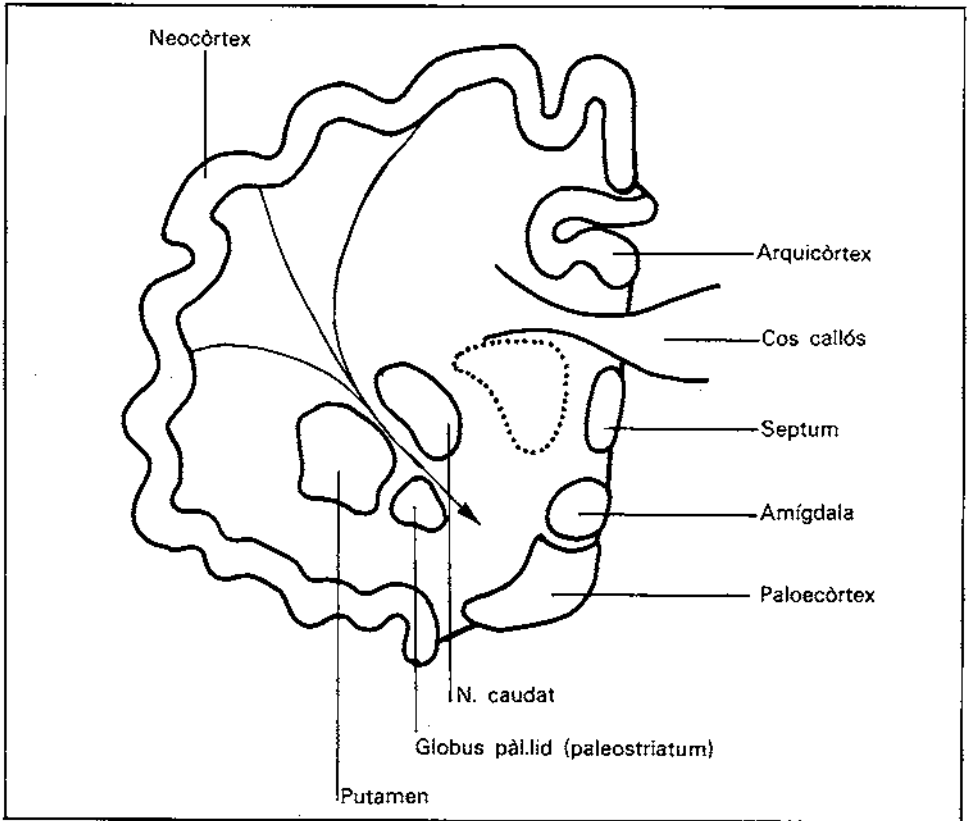


Fig. 50. Diagrama esquemàtic del tall coronal d'un hemisferi cerebral d'un primat.

El neocòrtex (fig. 50), que possibilita el funcionalisme específicament humà, és l'estructura més distintiva d'aquest nivell i, per això, hi farem especial atenció.

La capa neocortical (d'uns 3 mm. de gruixària), que recobreix tota la superfície externa telencefàlica, té una àrea total en els humans d'uns 1.200 cm², gràcies al seu acusat plegament. En ella es poden distingir quatre grans lòbuls: frontals, parietals, occipitals i temporals, delimitats per cisures ben marcades (fig. 51).

El nombre total de neurones del neocòrtex s'ha calculat en uns 10.000 milions. La característica histològica més distintiva és —com ja hem apuntat— la seva laminació en 6 capes. Segons el predomini i proporció mútua de cèl·lules de les diferents capes, s'han establert àrees corticals, que es representen en ma-

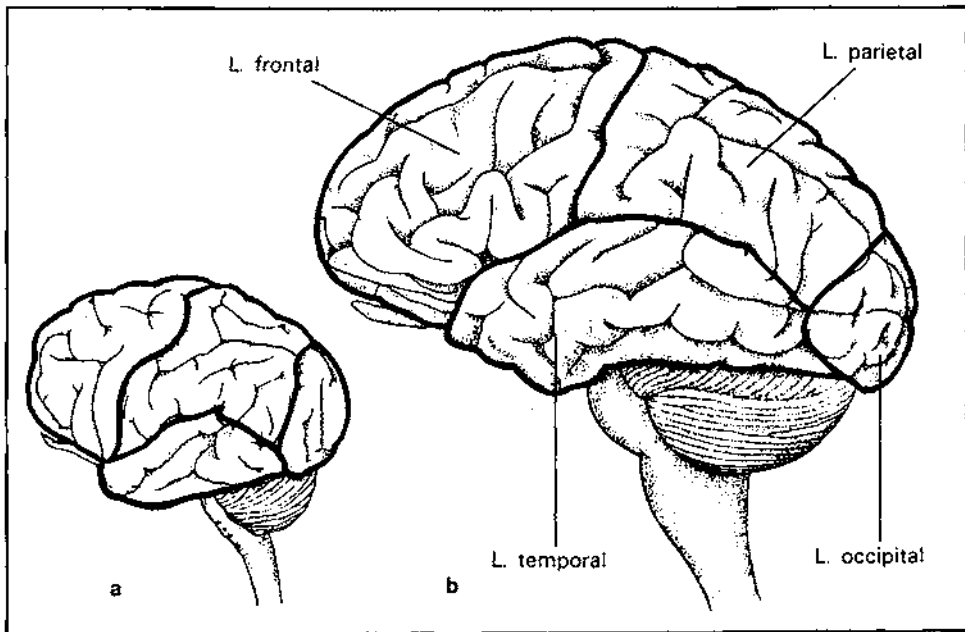


Fig. 51. Neocòrtex. a) Ximpanzé. b) Humà.

pes citoarquitectònics, com el de BRODMAN (1909) (fig. 52). La gruixària del mantell cortical dóna una estructura vertical en **columnes**, la població neuronal de les quals té un extrem a la superfície del cervell i l'altra limita amb la substància blanca subcortical. Tenim a l'entorn d'un milió de columnes o mòduls i cada una constitueix una unitat estructural i de funció, que manté connexions horitzontals o intercolumnals, les quals donen unitat global al funcionalisme de tot el còrtex.

A mida que s'ha anat avançant en l'escala filogenètica i, en concret, a nivell dels mamífers superiors, és possible distingir dues grans regions en el còrtex: la **regió post-central**, per darrere de les cisures de Sylvius i de Rolando, que inclou els lòbuls parietals, temporals i occipitals i és l'encarregada de rebre, elaborar i emmagatzemar la informació; i la **regió pre-central**, per davant d'aquestes cisures, que inclou els lòbuls frontals, i és l'encarregada de la programació, execució i regulació de l'acció motora (fig. 53).

En cada una d'aquestes grans regions es sistematitzen diferents àrees corticals, que mentre a la regió post-central van de més a menys específiques, a la pre-central van de menys a més especificitat (fig. 54). Són les següents:

- a) **Àrees primàries o de projecció** (fig. 55). A la regió post-central, és en aquestes àrees on es projecten, punt per punt, les fibres procedents dels òrgans captadors perifèrics (provinents del medi extern o del propi

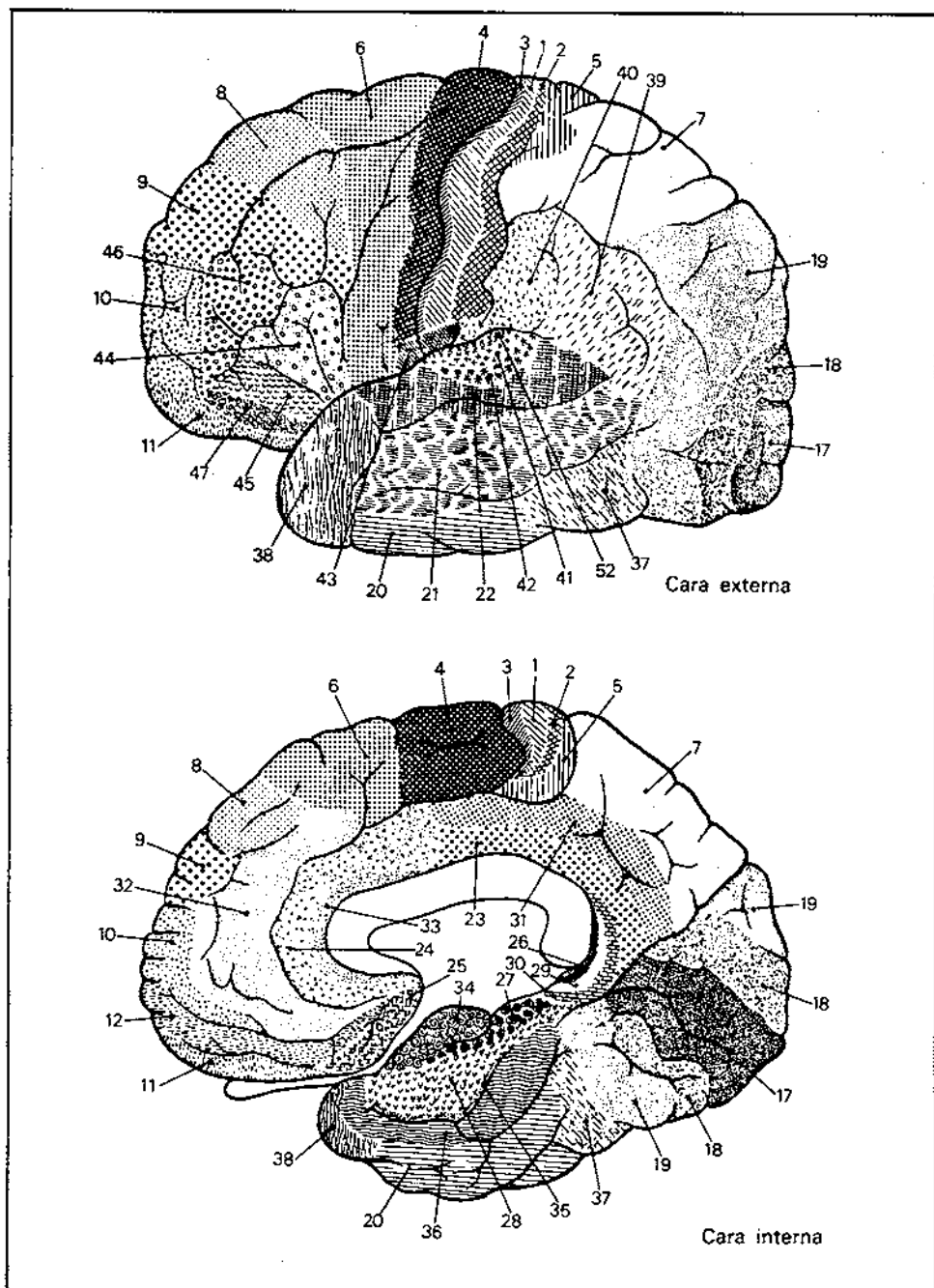


Fig. 52. Mapa de les àrees del neocòrtex (segons BRODMANN, 1909).

Fig. 53. a). Regions anteriors dels hemisferis cerebrals (lòbuls frontals). Unitat funcional cerebral (U.F.C.) encarregada de la programació, execució i verificació de l'acció. b). Regions laterals i posteriors dels hemisferis cerebrals (lòbuls parietals, temporals i occipitals). U.F.C. encarregada de rebre, elaborar i emmagatzemar la informació (sensitiva, auditiva i visuals).

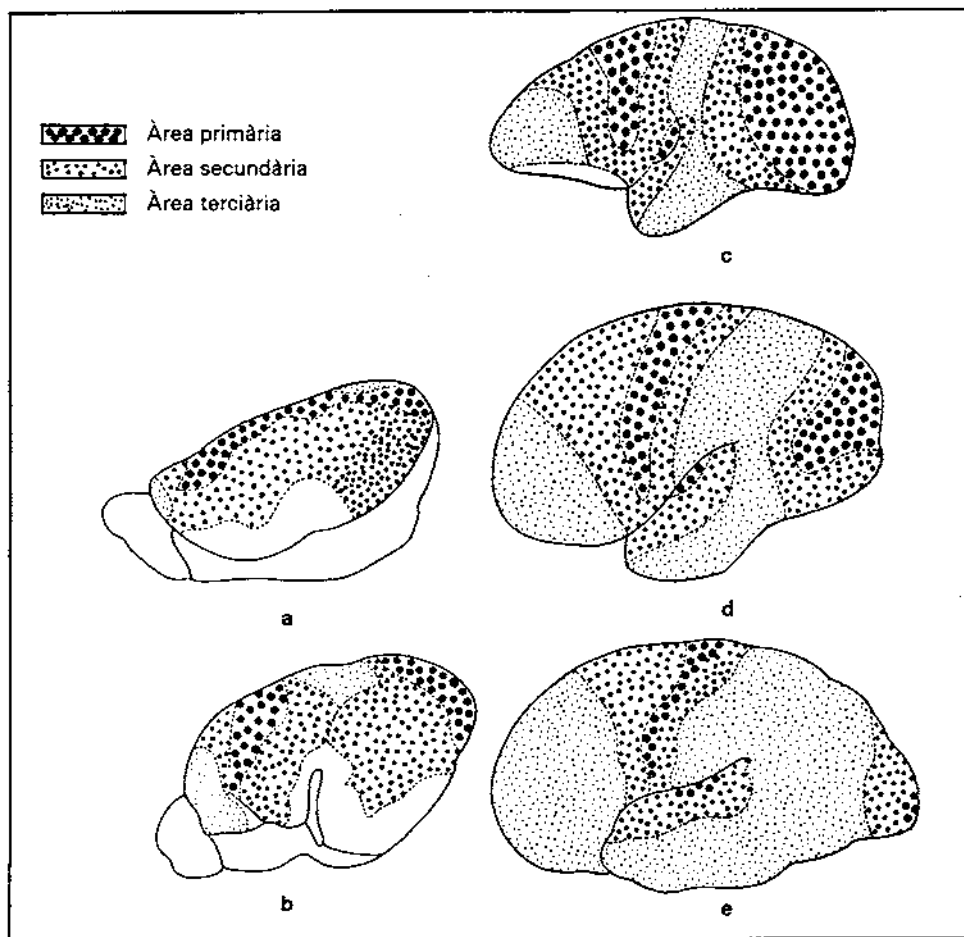
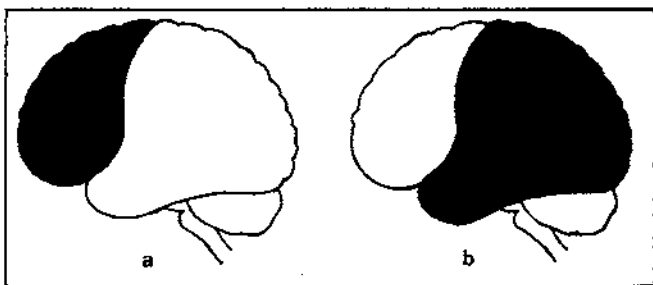


Fig. 54. Diferenciació progressiva, al llarg de l'evolució filogenètica dels vertebrats mamífers, de les àrees primàries, secundàries i terciàries del neocòrtex (segons G.I. POLJAKOV). a) Rata. b) Gos. c) Pro-simis. d) Pòngid. e) Humà.

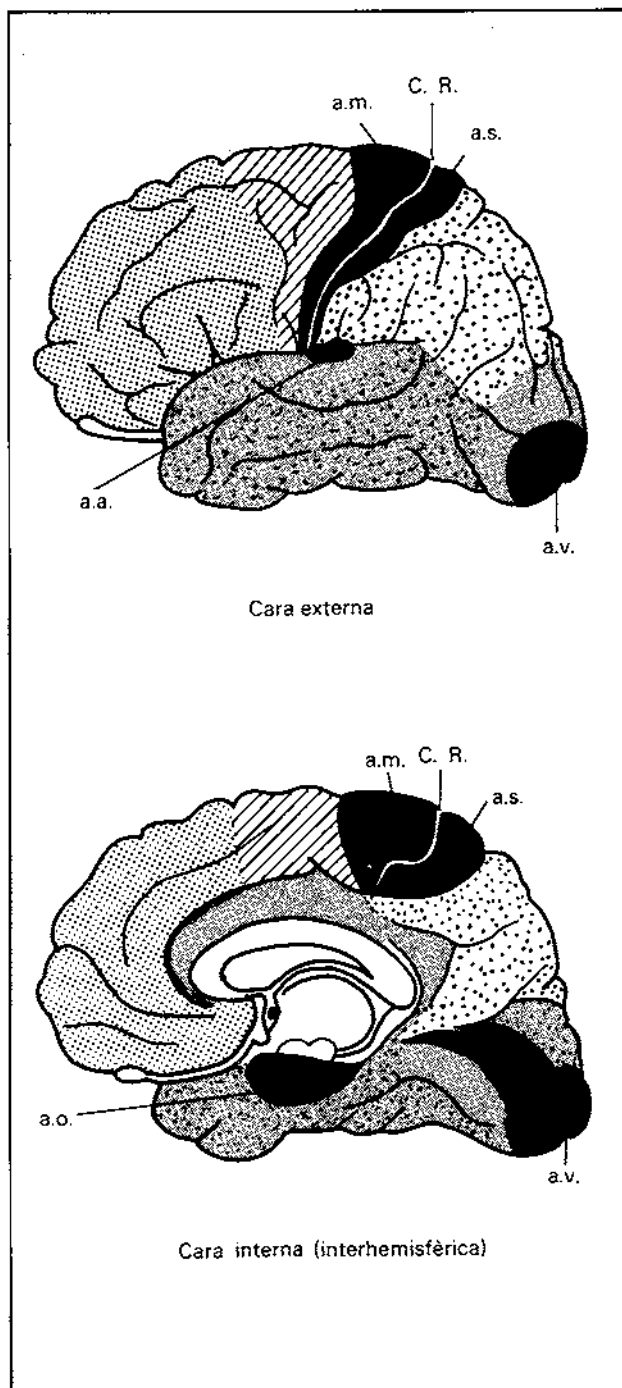
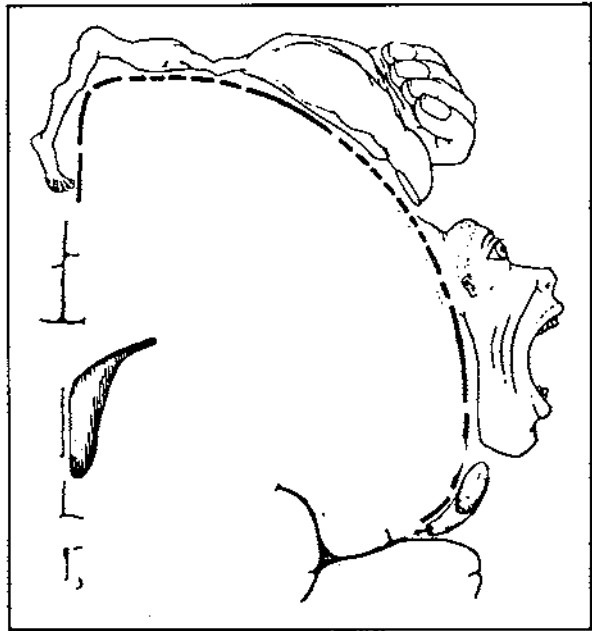


Fig. 55. Àrees primàries del neocòrtex humà (post-centrals i precentrals). C.R.: cisura de Rolando. a.m.: àrea primària motora o pre-rolàndica (a. 4 de B.), frontal. a.s.: àrea primària somestèsica o post-rolàndica (a. 3,1 i 2 de B.), parietal. a.a.: àrea primària acústica (a. 41 i 42 de B.), temporal. a.v.: àrea primària visual (a. 17 i 18 de B.), occipital. a.o.: àrea primària olfactiva.

Fig. 56. Homuncle motor. Tall coronal de la circumvallació frontal pre-rolàndica (àrea primària motriu).



cos), amb gran especificitat modal (només encarregades de la visió, l'audició...) i donen lloc a les **sensacions**.

A la regió **pre-central** aquestes àrees són el canal de sortida de la motricitat somàtica. La seva distribució en relació a la perifèria muscular queda exemplificada a l'homúncul motor de PENFIELD (1950) (fig. 56).

- b) **Àrees secundàries o de projecció-associació** (fig. 57). A la regió **post-central** realitzen **síntesis unimodals**; es converteixen les sensacions en una organització més complexa i biunívoca de la realitat, i donen lloc a **percepcions** o imatges integrades de la realitat aferent (visuals, auditives, tàctils).

A la regió **pre-central**, tenen un paper integratiu de l'organització temporal i seqüencial dels moviments que sortiran per les àrees primàries (melodies cinètiques).

- c) **Àrees terciàries o de superposició** (fig. 58). Les **post-centrals** són les encarregades d'integrar les percepcions unimodals de les àrees secundàries en una **síntesi polimodal o cognició**, que recull les aportacions fetes pels diversos captadors en un tot únic i permet la seva simbolització (abstracció).

Les **pre-centrals**, últimes en aparèixer a l'escala filogenètica, exerceixen un control sobre totes les altres i tenen un paper decisiu en la formació d'intencions i programes d'acció, així com la regulació i verificació de les formes més complexes de la conducta humana (LURIA, 1974).

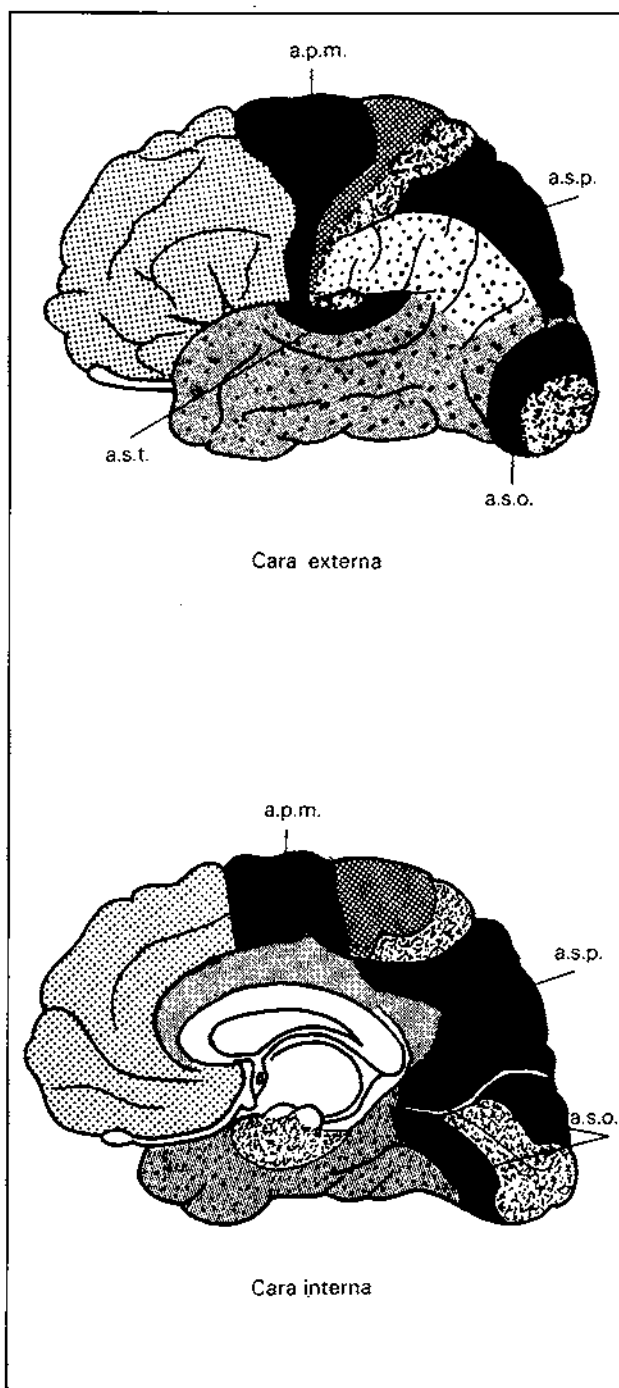
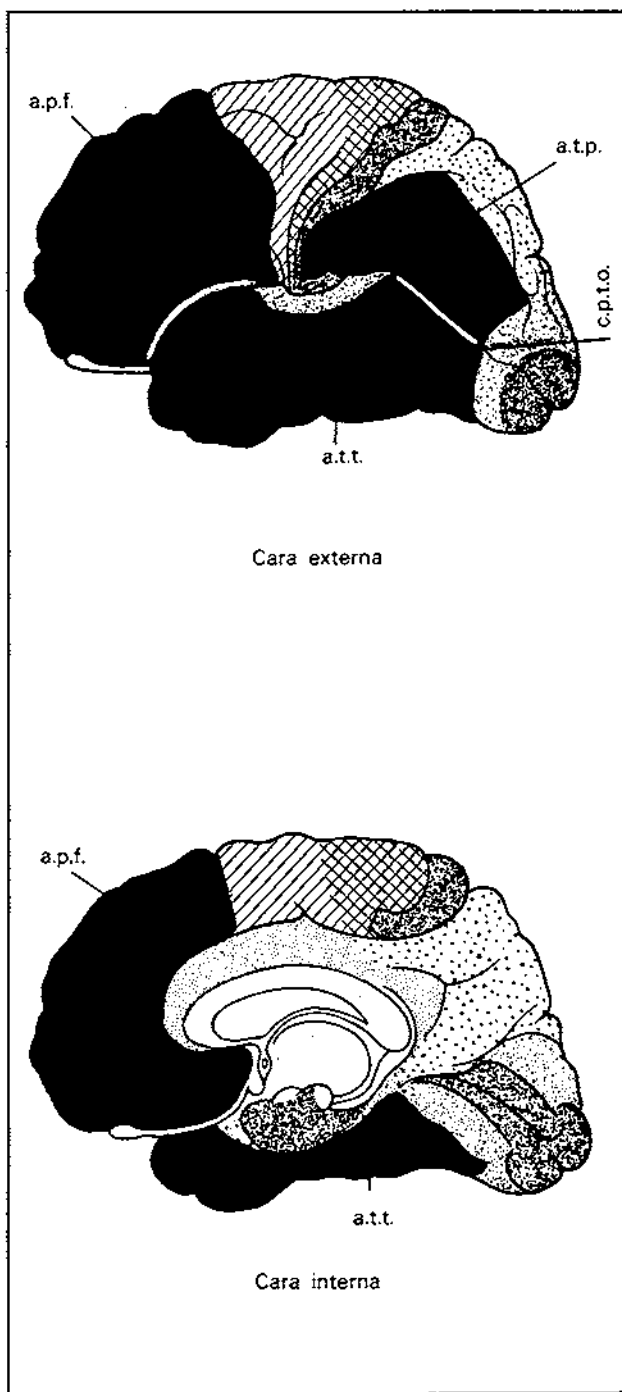


Fig. 57. Àrees secundàries del neocòrtex humà. a.p.m.: àrea premotora o secundària frontal (a. 6 i 8 de B.). a.s.p.: àrea secundària parietal (a. 5 i 7 de B.). a.s.t.: àrea secundària acústica o temporal (a. 22 i 52 de B.). a.s.o.: àrea secundària o occipital (a. 19 de B.).

Fig. 58. Àrees terciàries del neocòrtex humà. *a.p.f.*: àrea prefrontal o terciària frontal (a. 9,46, 10, 44, 11,47,45, 32,12,25 de B.). *a.t.p.*: àrea terciària parietal (a. 40 i 39 de B.). *a.t.t.*: àrea terciària temporal (a. 38, 21,20,36 i 37 de B.). *c.p.t.o.*: cruïlla parieto-temporo-occipital.



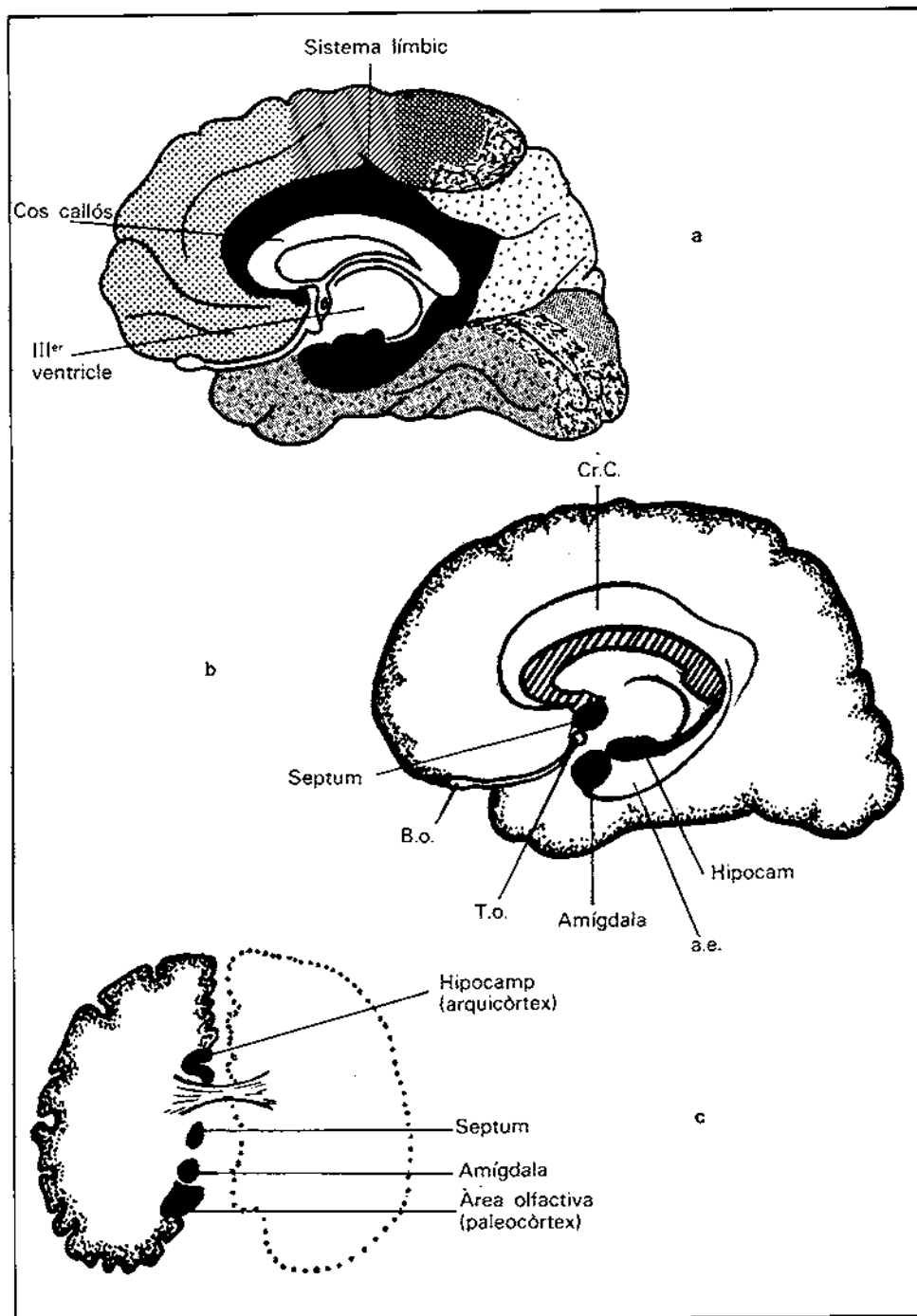
El conjunt de les estructures que han estat acantonades a la part profunda i mitjanera del telencèfal (arquicòrtex o hipocamp, paleomòtrix o cervell olfatiu, amígdala i septum), se l'anomena normalment **sistema límbic** (MCLEAN, 1952) (fig. 59). Situat sota el control neocortical i «en íntima solidaritat amb l'hipotàlem, amb certs centres del tàlem i l'àrea rostral de la calota mesencefàlica, modula la vida instintivo-afectiva i activa la formació i evocació dels registres mnèsics» (BARRAQUER BORDAS, 1970). La seva funció més distintiva consisteix en la formació de les emocions.

Els nuclis de l'**striatum** formen l'anomenat **sistema extrapiramidal** (fig. 60). Mentre en els mamífers inferiors és el centre més superior del control motor, en els superiors està sota el control del còrtex motriu i, en l'home, les seves funcions queden limitades al control de les activitats motores automàtiques, rítmiques o fàsiques, com caminar, mastegar..., però, fins i tot aquestes, no poden ser ni iniciades ni acabades sense l'ordre procedent del còrtex. L'únic que fa el sistema extrapiramidal és el manteniment i regulació del to muscular i la postura.

El **diencèfal**, nivell subcortical del cervell anterior dels homínids, és una massa ovalada de substància grisa totalment recoberta d'estructures telencefàliques i situades per sobre del mesencèfal (fig. 61). Els nuclis del **tàlem** són, en general, de «relleu». En el seu nivell hi estableixen sinapsis les vies sensorials procedents dels receptors perifèrics (**tàlem dorsal**) i els procedents del còrtex motor i estructures estriades (**tàlem ventral**). Però en realitat tenen més funcions que la d'un simple relleu, ja que els impulsos sensorials sofreixen en aquest nivell una considerable modificació del seu "input", cosa que fa que el tàlem hagi d'ésser constant com quelcom més que un simple transmissor d'impulsos. Al **tàlem dorsal** (sensitiu) hi trobem nuclis específics per a cada modalitat sensorial aferent (visual, auditiu, somàtico-sensitiu) i d'ells surten fibres de projecció vers les àrees primàries neocorticals corresponents (occipitals, temporals i parietals). El **tàlem ventral** (motriu) rep fibres dels nuclis grisos de la base (**striatum**) i del cervellet. Envia impulsos a les àrees motores i sensibles de l'escorça (fig. 62). L'**hipotàlem** ocupa la part més baixa del diencèfal. La seva dimensió és força petita comparada amb la importància de les funcions, com la regulació de la conducta alimentària (centres de la gana i la sacietat), ingestió de líquids (polidípsia o adípsia), conducta sexual (hiper i hiposexualitat), agressivitat (ràbia i mansuetud), la temperatura corporal, freqüència cardíaca, tensió arterial, etc., i d'altres funcions vegetatives netament lligades a la manifestació de les conductes innates o instintives. Tenen connexions nervioses amb quasi totes les altres estructures cerebrals.

La complicada estructuració funcional del còrtex dels **simis antropomòrfics**, sobretot l'aparició de les àrees terciàries, possibilita l'assoliment d'un nivell de **psiquisme "intel·ligent"** o procés de pensament pràctic. La principal caracte-

Fig. 59. a) Sistema límbic o gran lòbul límbic de BROCA (a. 33,24,31,23,26,29,30,27, 28,35, 25,34, de B.). Cara interna o interhemisfèrica, evidenciant la situació topogràfica de les estructures límbiques. b) Tall sagital d'un hemisferi cerebral. c) Tall coronal de l'encèfal, reproduint la situació anatómica de les principals estructures del sistema límbic. Cr.C.: circumval·lació del cíngul. B.O.: bulb olfatiu. T.O.: tubercle olfatiu. a.e.: àrea entorrinal (olfactiva).



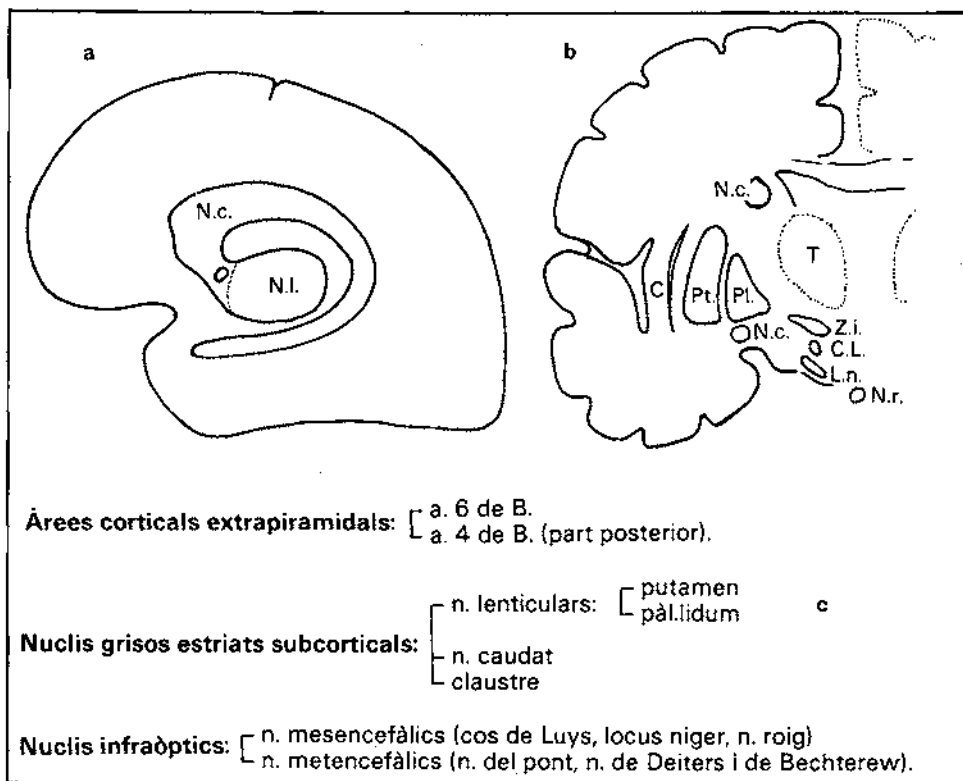


Fig. 60. Sistema extrapiramidal (striatum o nuclis grisos de la base de l'encèfal). a) Tall sagital. b) Tall coronal. c) Esquema sistemàtic. N.c.: nucli caudat. Pt.: putamen. L.n.: locus niger. N.l.: n. lenticular. Pl.: pàl·lidum. N.r.: nucli roig. C.: claustrum. c.L.: cos de Luys. T.: tàlem. z.i.: zona incerta.

rística és la realització de la solució en dues fases, l'una preparatòria i l'altra de realització (processos difàsics). L'exemple més clar d'aquest nivell de psiquisme el trobem en els experiments de KÖHLER (1927) amb monos que, després de no poder abastar directament l'aliment, són capaços d'utilitzar un intermediari (pal, caixes...), per poder-hi arribar.

El **reflex psíquic** de la realitat ve caracteritzat per la possibilitat d'establir síntesis polimodals (**cognicions**) dels atributs de la realitat. Representació complexa dels objectes i fenòmens de la realitat, memòria, abstracció (no verbal) i generalització (transferència a situacions diferents, encara que anàlogues), amb àmplies possibilitats d'aprenentatge i l'exhibició de conductes individuals variables, encara que mantenint estretíssimes connexions amb les motivacions biològiques o instintives, són les seves característiques distintives.

A nivell dels **humans** el fet més distintiu, degut precisament al major grau d'expansió de les àrees corticals (fig. 40) sobretot terciàries i a les connexions que estableixen, és l'ampliació substancial de les funcions cognitiva i pràctica. Poden operar, gràcies al llenguatge, amb un segon sistema de senyals (senyals se-

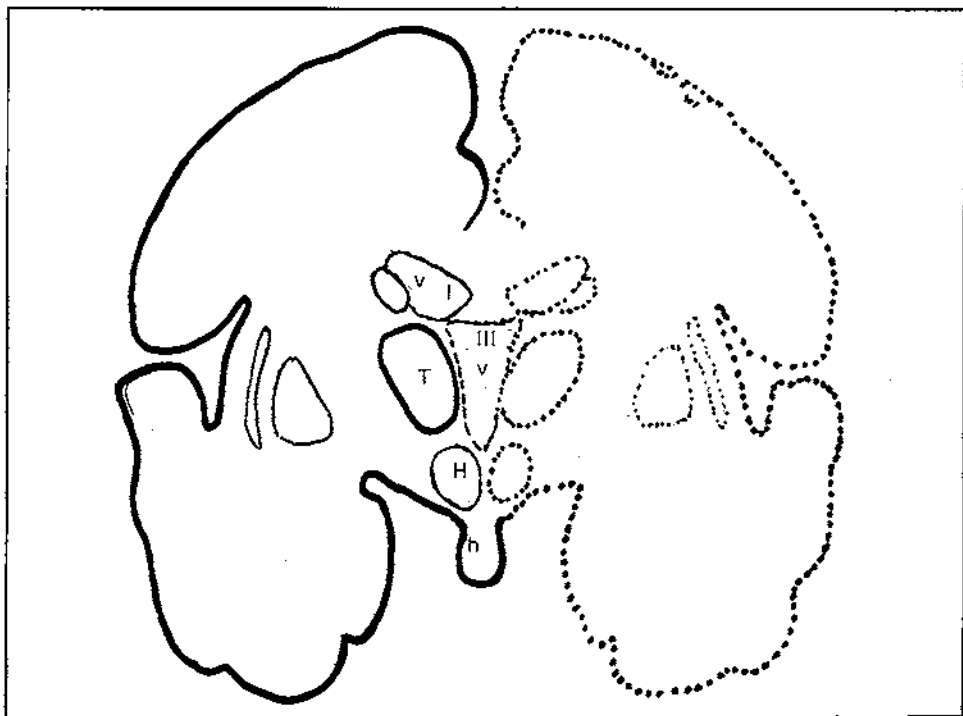


Fig. 61. Tall coronal de l'encèfal, mostrant la situació del tàlem (T) i del hipotàlem (H). vl: ventricle lateral. IIIv.: tercer ventricle. h.: hipòfisi.

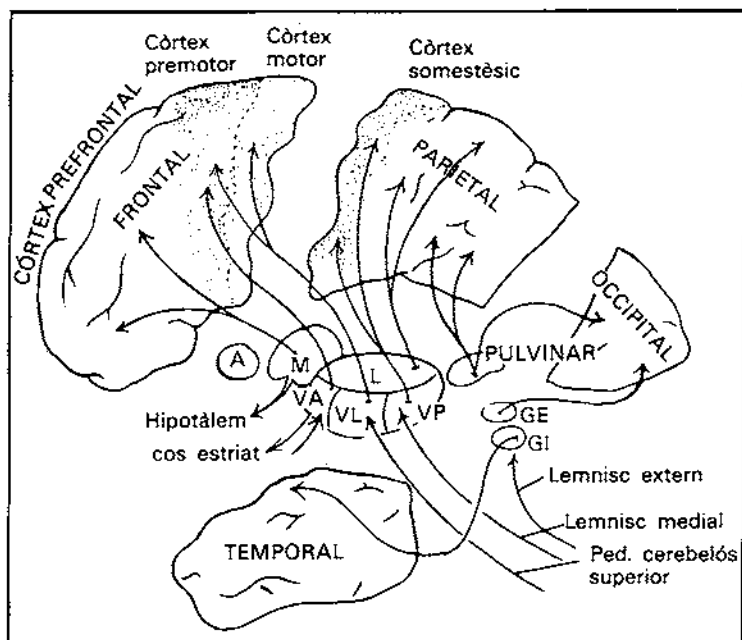


Fig. 62. Visió lateral dels nuclis talàmics, amb els lòbuls cerebrals separats per assenyalar les principals connexions amb el còrtex. No s'han representat les connexions corticotalàmiques recíproques. A: nucli anterior. VA: nucli ventral anterior. Pul: pulvinar. M: nucli medial. VL: nucli ventral lateral. GE: geniculat extern. L: nucli lateral. VP: nucli ventral posterior. GI: geniculat intern.

gons o indirectes de la realitat), apareix la possibilitat d'un pensament racional i de poder continuar l'evolució aprofitant l'herència cultural, a més de la genètica. El reflex psíquic de la realitat pot ésser dissociat de la realitat concreta (aparició de la **consciència humana**) i, en conseqüència, pot analitzar (ser conscient) el món d'impressions interiors. La seva activitat ja no està determinada **forçosament** per les pautes innates, ni per les impressions directes de la realitat (sensacions, percepcions), ni només per les experiències directes o individuals. Gràcies a l'**herència cultural** i a la seva pròpia experiència conscient, té possibilitat de «replantejar-se les lleis intrínseques que hi ha darrera la realitat» (LURIA, 1974), predir-la i modificar-la. Així pot morir fent una vaga de fam, decidir ser cèlibe tota o una part de la seva vida o no defensar-se ni fugir enfront d'una agressió; compondre simfonies, elaborar poemes o construir religions; en sortir un dia clar i assolellat de tardor al carrer, pot endur-se un impermeable o un paraigua, perquè sap que l'estació és inestable; o pot, venent totes les lleis de la gravetat, situar un coet tripulat sobre la superfície de la lluna, passejar-s'hi i tornar per explicar-ho; i pot, emprant una sofisticada tecnologia de domini de la matèria, prémer el botó sense retorn d'un projectil nuclear i destruir tota la vida del seu planeta. Gràcies al paper modulador del seu sistema límbic i a la internalització de les experiències, sobretot precoces i de relació interpersonal, estructura una personalitat complexa, matisada de connotacions afectives adequades o àmpliament patològiques. Pot, en definitiva, culminar realment el procés evolutiu iniciat fa tres mil milions d'anys o ésser, per primera vegada, el seu propi i definitiu botxí.

ENFOCAMENT SINTÈTIC: LES QUATRE UNITATS FUNCIONALS CEREBRALS

Al llarg de les pàgines precedents hem assistit a un intent, extraordinàriament abreujat, de reconstrucció del continuu evolutiu experimentat pel sistema nerviós fins arribar als humans. La segona part d'aquest article continuarà la proposta d'un model explicatiu del funcionalisme cerebral complex humà, que —en gran mesura— troba la seva argumentació en les dades filogenètiques i —també— en les neurofisiològiques i neuropsicològiques. Un model que, en definitiva, intenta una síntesi —necessària i possible— entre el model proposat per MacLEAN i el proposat per LURIA.

Consideració crítica prèvia al model de MacLEAN (v. fig. 2).

El «cervell triúnic» de MacLEAN (1951, 1952, 1967, 1970, 1972), tal com ja ha estat esmentat en la part introductòria, considera l'existència en els humans de tres cervells sobreposats: el cervell reptilià (o complex R), el cervell paleomamalià (sistema límbic o cervell emotiu) i el cervell neomamalià (neocòrtex telencefàlic). A primera vista pot donar la impressió que realment es tracta d'un model filogenètic, però no ha pas estat un mètode anatòmico-comparatiu l'emprat per MacLEAN. El seu treball és neurofisiològic experimental i, en darrer terme, etològic sobre els resultats experimentals. Tot i el rigor científic

de les seves dades experimentals, realitzades sobretot en mones, la didàctica sintesi teòrica per ell realitzada no es correspon pas amb la realitat filogenètica.

En primer lloc no podem parlar de la pervivència d'un estricte cervell reptilià en els humans, sobre el que successivament –per estratificació geològica– s'haguessin sedimentat els cervells dels mamífers inferiors (cervell emotiu) i dels primats superiors (neocòrtex). I això per diverses raons:

- 1) Com hem tingut ocasió de seguir en la part precedent d'aquest article, les estructures prototípiques del nivell reptilià (mesencefàliques, dien-cefàliques i estriades telencefàliques) o del «mamalià» (sistema límbic) no són pas adquisicions acabades en una etapa filogenètica determinada, sobre les que –tot simplement– s'hi dipositin noves estructures (telencefàliques). Sinó ben al contrari: cadascuna d'elles evoluciona (complexificant-se, atrofiant-se o «reciclant-se» en una nova funció) conjuntament. Les estructures hipotalàmiques són, per exemple, molt més complexes en els mamífers superiors que en els rèptils. I així successivament. En propietat, doncs, no podem parlar d'un cervell «reptilià» en els humans.
- 2) Per altra part, la funció d'un nivell superior (com el telencefàlic) representa sobretot un millor refinament i ampliació dels processos de correlació o integració que s'esdevenien en els nivells encefàlics inferiors i d'operativitat filogenèticament prèvia (com el diencefàlic). Però, cada nivell superior no reemplaça pas l'inferior, com a àrea d'integració primària, representa una forma més reeixida i eficaç per adaptar-se a nous medis. No hi ha, doncs, autonomia funcional dels diferents nivells, regulada simplement per un procés de correlació (inhibició) jeràrquica, com no hi ha reemplaçament o simple suplantació del nivell superior sobre l'inferior (63).

Des d'una perspectiva filogenètica, el model de MacLEAN conté, en la seva sistematització, delimitacions difícils de mantenir argumentadament. Així les estructures que integren el complex "R" són: corpus striatum (n. caudat i putamen), globus pallidum, estria olfactiva, nucli basal de Meynert i nucli de l'asa pedicular. Però en absolut no fa referència a la formació reticular del mesencèfal, formada electivament durant l'estadi de rèptil, mentre li assigna la funció, en tots els nivells evolutius des dels rèptils als humans, de «cercar hàbitat i instal·lar-se, establir i defensar el territori, caçar, acoplar-se, formar jerarquies socials i escollir els caps, comportaments impulsius, repetitius (rituals) i imitatius» deixa d'incloure-hi les estructures hipotalàmiques, directament compromeses en, almenys, el desencadenament i acompliment d'algunes d'aquestes conductes.

(63) Henri GASTAUT, en la discussió a una ponència de McLEAN presentada al col·loqui de la CIEBAF (abadia de Royaumont, 1972), criticava agudament el model del cer-

vell "triúnic" entès com "tres en un", quan en realitat només podia tenir significació si era entès com "un en tres".

Revisió del model de LURIA (v. fig. 3).

Si bé LURIA (1974, 1977,...) enfoca inequívocament l'encèfal humà com el «**producte d'una llarga evolució, constituint un complex sistema jeràrquicament estructurat**», el mètode emprat –per argumentar el model proposat– és estrictament clínic (neuropsicològic). Lògicament, doncs, es tracta d'un model fonamentalment il·lustrador del funcionalisme neocortical, òptim per la consideració i comprensió de les funcions cognitives, pràxiques i lingüístiques, però que poc –o gens– té en compte altres aspectes del psiquisme i la conducta humanes (instintius, emotius i afectius) als quals –precisament– el model de MacLEAN prestava màxima atenció.

Considera LURIA que «**els processos mentals humans són sistemes funcionals complexos i no estan "localitzats" en àrees estrictes, circumscrites del cervell, sinó que tenen lloc a través de la participació de grups d'estructures cerebrals que treballen concertadament, cadascuna de les quals efectua la seva particular aportació a l'organització d'aquest sistema funcional**» (1974).

La primera d'aquestes unitats funcionals cerebrals (U.F.C.) té una funció ben precisa: manteniment de la vigília o «**nivell òptim del to cortical**», assenyalat per PAVLOV. Els components estructurals de la mateixa s'identifiquen, de forma ben concreta, amb la **formació reticular** (ascendent i descendent) subcortical i centrencefàlica (bulb, pont, mesencèfal i –només en els mamífers– els nuclis intralaminars del tàlem dorsal) identificada per MORUZZI i MAGOUN (1949). Les fonts activadores d'aquesta formació reticular són per LURIA: 1) els processos metabòlics o "vitals", regulats principalment per l'hipotàlem i relacionats amb els mecanismes conductals innats; 2) les aferències exteroceptives, conduents a possibilitar un reflex d'orientació envers el món exterior i l'activitat investigadora, estretament lligada aquesta funció a la de les estructures del sistema límbic (hipocamp) i regions talàmica i caudata no específiques; i 3) l'influx de les intencions (motius i idees) i plans o programes d'actuació generats en el neocòrtex prefrontal, així com del llenguatge (intern i extern). D'alguna forma, doncs, LURIA incorpora el sistema límbic a la I^a U.F.C. (encara que considerant-lo «un **sistema superposat**»), tot observant només de passada i ben marginalment el seu paper funcional de «**control sobre les inclinacions i emocions**».

La II^a i la III^a U.F.C. de LURIA són ja estrictament neocorticals. La II^a U.F.C. inclou les àrees o regions laterals i posteriors (post-rolàndiques) de la superfície convexa dels hemisferis cerebrals (àrees primàries i secundàries visuals o occipitals, auditives o temporals i somestèsiques o parietals, així com les àrees terciàries o associatives de confluència polimodal). La seva funció radica en l'obtenció, processament i acumulació de la informació (unitat gnòsica i elaboradora del pensament cognoscitiu). La III^a U.F.C. està integrada per les regions anteriors (pre-rolàndiques) dels hemisferis cerebrals (àrees motora, premotora i prefrontal). És l'encarregada de la programació, regulació, execució i verificació de l'activitat mental (unitat executora del moviment voluntari i de l'acció).

Comparació dels models de MacLEAN i de LURIA

A grans trets, podem equiparar la I^a U.F.C. de LURIA al compendi del complex reptilià i el cervell paleomamalià (sistema límbic) de MacLEAN. Mentre que el cervell neomamalià de MacLEAN comprèn les II^a i III^a U.F.C. de LURIA.

El model de MacLEAN, inferit a partir d'anàlisis experimentals neurofisiològiques i conductuals resultants (etològiques), té com a cabdal preocupació oferir explicacions de la pervivència en el nostre encèfal i en les nostres conductes —preteses com específicament humanes (de la mateixa manera que la conducta territorial inherent a les nocions de pàtria i propietat o com l'organització jeràrquica de classes socials (64)— d'arcaics mecanismes filogenèticament adquirits.

La preocupació de LURIA, en canvi, està exclusivament centrada en oferir una explicació de les formes **superiors** de l'activitat mental, amb quasi absoluta negligència —per altra part tradicional en els corrents psicològics soviètics, seguidors d'un enfocament leninista ortodox— dels aspectes «profunds» o inconscients del psiquisme humà (o, almenys, no depassant en aquest intent els estrictes límits determinats per les condicions socio-històriques). Per aquest motiu la seva aportació més significativa ha quedat circumscrita al terreny de la clínica neurològica (neuropsicologia) (65).

Model de les quatre unitats funcionals cerebrals (fig. 63)

En diferents ocasions, al llarg d'aquests darrers anys, he anat proposant i servint-me d'un model explicatiu del funcionalisme cerebral complex que es recolza en raons filogenètiques, anatòmiques i fisiològiques. Aquest model consta de 4 unitats funcionals cerebrals, suprasegmentàries totes elles, cadascuna de les quals començà a estructurar-se i expandir-se en un "moment" força concret del procés evolutiu, es configura progressivament com una estructura funcional ben definida, sent possible delimitar en el terreny experimental o clínic quin és el seu treball concertat.

I^a U.F.C.

Un cop adoptada definitivament l'organització segmentària o metamèrica del tub neural o medul·lar a nivell de l'**amphioxus**, abans que el cervell anterior telencefàlic jugui un paper destacadament significatiu en l'organització conductual i en l'elaboració d'un reflex psíquic complex, l'estructura suprasegmentària

(64) Vegi's, sobre aquest particular, l'àmplia anàlisi realitzada per Henri LABORIT en *L'agressivité détournée* (1970) (traduït al castellà amb el títol de *Introducción a una biología del comportamiento*, 1975).

(65) Seguint les concepcions d'Alexis LEONTIEV en relació a la gènesi del psiquisme, LURIA abordà en un petit opuscle (*Introducción evolucionista a la psicología*, Ed. Fontanella, Barna., 1977) l'anàlisi de l'origen filogenètic de la conducta. Però es tracta d'una obra menor, dins la seva dilatada producció.

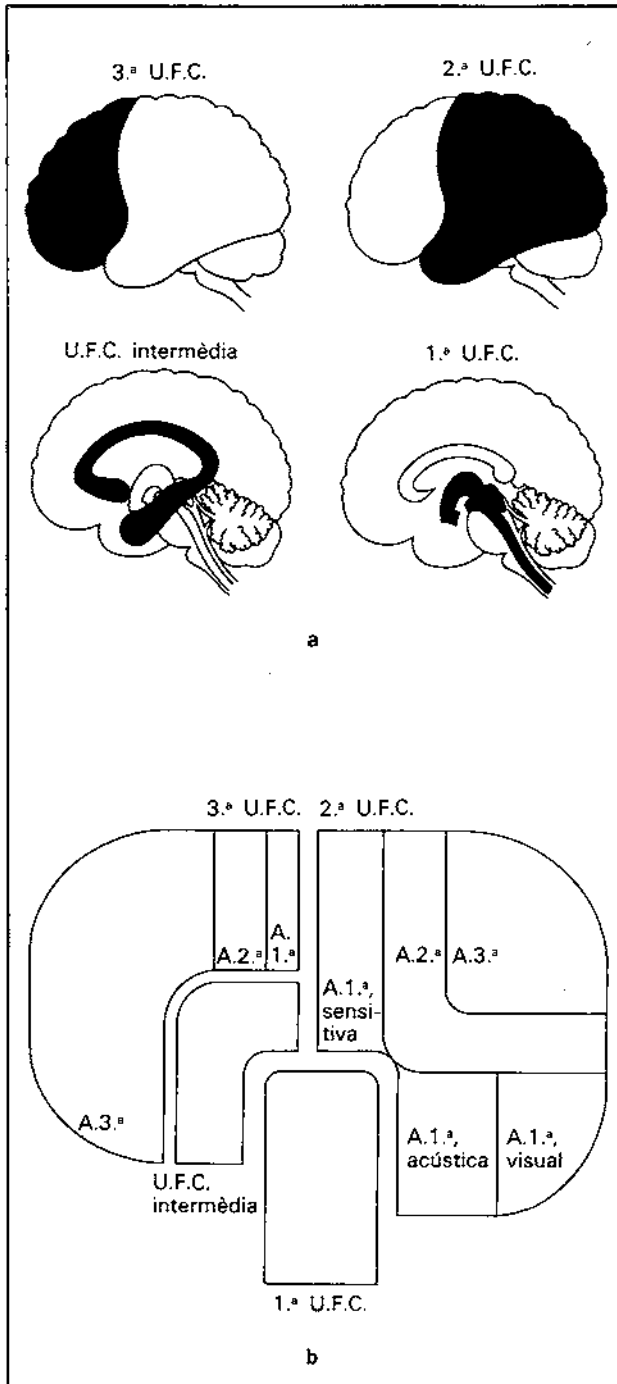


Fig. 63. Unitats funcionals cerebrals (U.F.C.). a) Esquema estructural. III^a U.F.C.: regions anteriors dels hemisferis cerebrals (lòbuls frontals). II^a U.F.C.: regions laterals i posteriors de la superfície convexa dels hemisferis cerebrals (lòbuls occipitals, temporals i parietals). U.F.C. Intermèdia: estructures còrtico-medials i medio-basals dels hemisferis cerebrals (sistema límbic i hipotàlem). I^a U.F.C.: estructures centrencefàliques (sistema reticular) i subcorticals (connexions còrtico-subcorticals frontals). b) Esquema funcional. I^a U.F.C.: regulació del to de vigília i de l'atenció. U.F.C. Intermèdia: generadora de les pautes instintives i reguladora del to emocional. II^a U.F.C.: obtenció, processament i emmagatzament de la informació i elaboradora del pensament cognoscitiu (unitat associativa posterior, u. aferent, u. gnòstica), amb: àrees 1.^{es} o de projecció, o d'anàlisi, modalment específiques; àrees 2.^{es} o de síntesi unimodal; àrees 3.^{es} o associatives de confluència o de síntesi polimodal. III^a U.F.C.: programació, regulació, execució i verificació de l'activitat (unitat associativa anterior, u. eferent, u. pràctica, u. executora del moviment voluntari i de l'acció), amb: àrees 3.^{es}: programació de l'acció (motius, idees i projectes d'actuació); àrees 2.^{es}: elaboració seqüenciada dels programes motors (síntesi melòdica cinètica); àrees 1.^{es}: canal de sortida somatotòpica. (segons J. JUBERT, 1977 i J. JUBERT i J. NAVARRA, 1982).

més significativa està constituïda per la **formació reticular** multisinàptica –integradora de les aferències motrius– ubicada en el que esdevindrà el tall o tronc de l'encèfal. Amb l'ulterior desplegament d'àrees terminals telencefàliques, analitzadores primer i sintetitzadores després de les aferències modalment específiques, la formació reticular perd el seu caràcter motriu exclusiu i esdevé també una estació de relleu de la informació sensorial aferent cap el còrtex telencefàlic. Aquest substrat receptor inespecífic i polisinàptic d'impulsos ascendents i descendents, està ja ben configurat a nivell de l'estadi evolutiu de **reptil**. En aquest “moment” la formació reticular ha perdut, també, el seu caràcter de “substància” reticular inicial i en el seu si s'han organitzat nuclis rudimentaris (el **nucli roig** i el **locus niger** o substància nigra de Soemmering, ambdós a nivell de la calota mesencefàlica, i els **nuclis intralaminars** del tàlem dorsal diencefàlic). Independentment de l'organització del telencefal, aquesta **formació reticular** és, sense cap dubte, l'estructura que experimenta un més ampli desplegament organitzatiu i funcional durant l'etapa de passatge dels vertebrats de vida aquàtica a la vida terrícola exclusiva o etapa reptil del procés evolutiu. El caràcter organitzatiu de relleu aferent i eferent i de reticul polisinàptic, amb vies pròpies de projecció ascendent i descendent, converteix aquesta estructura en un eficient regulador de l'**estat d'alerta** (nivell òptim de to cortical de Pavlov, determinant de la reacció de “arousal”) de l'animal. Obeint la llei de força (66), permet una regulació inespecífica (o d'alerta generalitzada) de l'activitat de tot el sistema nerviós i, primordialment, del còrtex telencefàlic. La concomitant incidència, durant el “moment” de consolidació d'aquesta estructura funcional, d'alternatius cicles circadians d'activació i d'inhibició, determinà l'engranatge en la mateixa estructura, i de forma irreversible, del **cicle de vigília-son**.

Però no només les aferències sensorials, tot fent derivació secundària en la formació reticular, són responsables de l'activació inespecífica de les estructures corticals, sinó que l'estat metabòlic de l'organisme també actua en el mateix sentit. I el mateix cal dir de l'estat de motivació, tendent a la satisfacció de les necessitats bàsiques per a la supervivència individual i d'espècie. És per això que la diferenciació dels distints **nuclis hipotalàmics** –reguladors dels estats metabòlics i de l'exhibició o consumació de les pautes innates bàsiques– en aquest mateix “moment” evolutiu, adquireix notable significació.

Ambdues estructures, **sistema reticular** del tronc i mesencefàlic i **hipotàlem** diencefàlic, esdevenen una primera i bàsica unitat funcional suprasedgmentària, reguladora de l'estat d'alerta i de la vigília i de l'exhibició de pautes innates de conducta.

(66) A diferència del funcionament de la major part dels circuits neuronals, formats per neurones que condueixen impulsos unitaris al llarg dels seus àxons i que operen d'acord amb la llei del “tot o res”, al despolaritzar la neuro-
na post-sinàptica o l'estructura efectora termi-

nal, la formació reticular obceix a la llei de la “força” segons la qual tot estimul fort donarà lloc a una resposta igualment forta, mentre que tot estimul feble donarà lloc a una resposta feble.

Tot i que és precisament durant l'estadi rèptil que aquestes dues estructures es troben ja ben dissenyades i que la seva funcionalitat juga un paper crucial en les possibilitats conductals i adaptatives d'aquests animals, no romanen pas incanviades al llarg dels ulteriors estadis evolutius. A mida que s'anava tornant més complexa l'estructura cerebral i que noves parts neuronals es sumaven a les arcaïques, també el sistema reticular reclutava en aquests nous nivells nuclis de relleu (67) i de re-elaboració de les seves connexions ascendents i descendents (HUPPER i cols., 1943; OLSZEWSKI, 1945; ROSSI i ZANCHETTI, 1957; NAUTA i KUYPERS, 1957; TABER i cols., 1960; TABER, 1961; PETROVICKY, 1966). Així mateix, les seves connexions amb totes les noves estructures, telencefàliques neocorticals i límbiques, a més d'hipotalàmiques, no fan més que esdevenir més complexes. La importància numèrica o quantitativa d'aquest sistema és molt variable al llarg de l'escala filogenètica. Però no només en sentit creixent, sinó que també assistim a la regressió d'alguns nuclis en els homíids (68).

Idèntic caràcter evolutiu presenten el **nucli roig** i la **substància nigra**, prolongacions mesencefàliques de la formació reticular. Els vertebrats inframamalianos que presenten **nucli roig** (rèptils i aus), només mostren **pars magnocel·lular**. En canvi, a mida que s'ascendeix filogenèticament en l'escala dels mamífers, creix l'anomenada **pars parvocel·lular** i la magnocel·lular es redueix. Pel que fa referència al **locus niger**, l'única **pars** present en els vertebrats inferiors (rèptils) és la **lateral** (integradora dels reflexos òptics amb el sistema motor), però la **pars compacta** i la **pars específicament reticular** només fan aparició correlativa amb el desplegament de la neo-escorça en els mamífers. I el mateix cal dir dels **nuclis intralaminars del tàlem**, extensió diencefàlica de la formació reticular, extraordinàriament rudimentària en rèptils i aus, més grossa en mamífers inferiors i de crescuda importància en mamífers evolucionats, sobretot humans (EBBESSON i cols., 1972).

Així mateix, els **nuclis hipotalàmics**, molt poc diferenciats en ciclostoms i amfioxus, només destaquen en rèptils i aus amb la seva presència del nucli hipotalàmic posterior i el cos mamil·lar, mentre que els nuclis dorsomitger i dorsal sols estan àmpliament configurats en els mamífers.

Però conjuntament amb les consideracions anatòmiques comparades és precís, a més, introduir les dades fisiològiques. Així fent-ho, podem argumentar que no només les estructures de la formació reticular inauguren un camí evolu-

(67) Nuclis periventriculars (n. latero-dorsal de la calota, n. de Gudden i Marburg, n. dorsal superior del rafe, n. de Darkschewitch). N. mitjaners (n. anular o compacte interfascicular, n. intersticial de Cajal o del fascicle longitudinal mitjaner, n. mitjaner profund o ventral de la calota, n. central superior, n. liniar). Nuclis del grup lateral (n. cuneiformis, n. subcuneiformis, n. frontal del lemnisc lateral, n. peripeduncular). Grup

ventral i ventro-mitjaner (a. de Tasai, n. del peduncle mamil·lar, n. interpeduncular, n. de l'arrel òptica basal, n. intersticial de decussació de Forel). Nuclis caudals (n. parabraquials mitjà, lateral i pigmentat, n. paranígric).

(68) Aquest és el cas dels n. latero-dorsal, dorsal i ventral de la calota, n. anular interpeduncular i del n. terminal mitjaner.

tiu expansiu a partir de l'estadi de rèptil, sinó que —deixant momentàniament de considerar el desplegament de les estructures corticals del cervell anterior— l'hipotàlem diencefàlic evoluciona paral·lelament i que les connexions entre ambdues estructures asseguruen l'establiment d'un aparell funcional bàsic per a la supervivència de l'animal, garantint l'exhibició de les pautes innates bàsiques (alimentació, fugida-lluita, reproducció) dins d'un estat d'alerta imprescindible per a la conducta exploratòria.

Aquesta I^a U.F.C., integrada per la complexa formació reticular i les seves projeccions ascendents i descendents, així com pels nuclis hipotalàmics, inaugura manifestament en l'estadi de rèptil i que ha anat expandint a mida que progressava la complexitat estructural del sistema nerviós, aporta a la totalitat del funcionalisme cerebral complex —de totes les espècies que en són portadores— el seu específic i bàsic treball concertat.

Si bé en sentit restrictiu aquestes dues formacions integren el nucli funcional bàsic de la I^a U.F.C., és evident que les **formacions estriades (n. caudat, putamen i globus pallidum)** —que constitueixen la porció més distintiva del complex "R" o cervell reptilià de MacLEAN— també poden ser incloses com integrants d'aquesta unitat funcional. Es tracta d'estructures telencefàliques corticals a nivell dels peixos i anfibis, però que en l'estadi rèptil experimenten completa i definitiva migració subcortical. Però no es tracta pas d'estructures funcionals veritablement primàries, punt de partença organitzador de l'activitat conductual de l'animal. Sinó d'estacions integradores i efectores, que permeten als seus portadors comportaments motrius estereotipats, restringits, programats per les pautes innates obligades (o instintives) de comandament hipotalàmic (69). El conjunt d'aquestes estructures primitives, que configuren els anomenats **sistemes preferencials per PRIBAM**, degudament activats per l'aferència d'estímuls desencadenadors, fan possible l'exhibició d'una conducta innata suficient i eficaç per adaptar-se, sobreviure i reproduir-se. Però precisen de l'activació gradual, excitadora o inhibidora, de la formació reticular, moduladora aquesta del suficient to cortical i de l'estat funcional global del sistema nerviós, i que és també activada pels estímuls aferents (exteroceptius, propioceptius i metabòlics) així com —en el cervell evolucionat dels humans— ho serà pels plans i programes elaborats desde el neocòrtex.

(69) Amb aquests mateixos criteris, gens restrictius, també poden ser incorporades a la

I.^a U.F.C. les estructures talàmiques (dorsals i ventrals).

Unitat Funcional Cerebral Intermèdia (70).

Excepte pel que fa referència al hipotàlem i al tàlem, aquesta unitat correspon al que MacLEAN qualificà de cervell paleomamal·lià. De fet, identifiquem plenament aquesta unitat funcional amb el **sistema límbic** pròpiament dit (o en sentit estricte) i que comprèn les estructures d'origen telencefàlic (arquicòrtex, paleocòrtex, amígdala i septum); el seu destí filogenètic resideix en trobar-se acantonades en les cares internes dels dos hemisferis cerebrals (gran lòbul límbic de BROCA). La pretensió de considerar-la estructura característica del encèfal dels mamífers primitius o pre-hominíds és clarament abusiva. La seva presència és ja, amb més o menys expansió i complexitat estructural, evident en els orígens del filum vertebrat (dels peixos als rèptils), encara que la seva topografia, divisió i complexitat estructural no és plenament distintiva fins arribar als mamífers primitius. L'únic argument vàlid, des d'un punt de vista anatòmic, per continuar donant el qualificatiu de cervell paleomamal·lià a les estructures límbiques, és el de la importància de la mida proporcional en els mamífers primitius (fig. 64). Però no són, evidentment, aquests trets anatòmics els que han donat pas a la identificació de que aquestes diferents estructures formen una unitat funcional. Aquesta conclusió ve avalada per nombrosos estudis experimentals de tipus neurofisiològic, i, més recentment, neurobioquímic, així com de la complexitat de les seves connexions aferents i eferents (71). La funció atribuïda a aquestes estructures ha estat àmpliament debatuda. Considerades inicialment com estructures regressives o vestigials (ja que en el curs del procés evolutiu semblen aconseguir el seu ple desplegament molt abans que el mantell neo-cortical), foren durant llarg temps —des de l'àmbit neurològic— anomenades zones “mudes”, quan —com diu BARRAQUER BORDAS (1955)— «en realitat el que succeïa és que érem “sords” enfront de la seva fisiopatologia».

En síntesi, la funció de les estructures del **sistema límbic** pot reputar-se com de moduladora de les aferències primàries, eixides de les formacions hipotalàmiques, abans d'abocar les estructures neocorticals. Emprant una formulació generalitzadora, poden dir que el paper de la U.F.C. Intermèdia està espe-

(70) La utilització d'aquesta nomenclatura (U.F.C. Intermèdia), per anomenar la que de fet hauria de ser la II^a U.F.C., s'ha escollit a fi de no introduir un element de confusió amb la classificació de LURIA (que anomena II^a U.F.C. al bloc neo-cortical associatiu posterior, nomenclatura aquesta que serà conservada en aquesta sistematització). El qualificatiu d'“intermèdia” vol evocar el caràcter realment interposat entre les estructures de la I^a U.F.C. i les U.F.C. neocorticals II^a i III^a, així com la funció moduladora que aquesta unitat funcional realitza —sobretot en l'aspecte de conversió dels instints en emocions— del pasatge dels impulsos eixits de les estructures hipotalàmiques vers la corticalitat.

(71) Com que aquest no és el lloc per referir la història de la identificació del sistema límbic, ni per portar a cap ni tan sols una lleugera descripció de la seva complexa estructura, remetim el lector als treballs bàsics de BROCA (1878); HERRICK (1933); PAPEZ (1937); KLÜVER i BUCY (1937); NAUTA (1962); MacLEAN (1949, 1962,...); i als treballs de síntesi de FULTON (1953); GASTAUT i LAMMERS (1961); AKER i HUMEL (1968); KARLI (1969); BARRAQUER BORDAS (1955); PRIBAM i KRUGER (1954); ROLLS (1975); THOMPSON (1974); LAGET (1976); POIRIER i RIBADEAU-DUMAS (1978); recollits en la bibliografia.

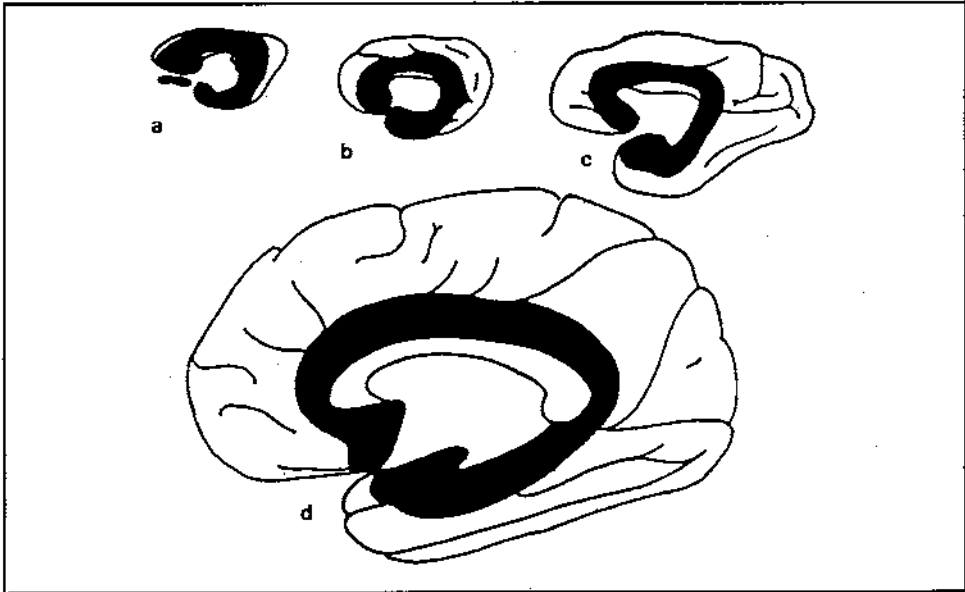


Fig. 64. Representació gràfica, a escala, del pla sagital d'encèfals de: a) conill. b) gat. c) mono. d) humà. Els espais negres corresponen a les estructures límbiques (lòbul límbic). El sistema límbic exhibeix una tendència filogenètica inversa a la seguida per l'escorça cerebral: el seu tamany proporcional és cada vegada més petit, a mida que es puja en l'escala filogenètica, mentre creix el tamany de neo-còrtex. (Modificat de RUSSELL, 1961 i MacLEAN, 1954).

cialment dedicat a remodelar la manifestació o expressió dels «estats interns» determinats pels sistemes «preferencials». D'aquesta forma, l'expressió de les estructures hipotalàmiques, que fan possible el desplegament d'una conducta innata eficaç («traducció de les necessitats innates de la persona en la conducta» segons l'expressió de Kubie), es veu sotmesa al control d'una nova estructura –seguint el principi d'organització jeràrquica del sistema nerviós– i donant lloc als correlats conductuals, vegetatius i –en cas d'ampli desplegament neocortical– cognitius, que coneixem amb el nom d'emoció. El sistema límbic, doncs, convertiria les pulsions instintives en emocions, possibilitant noves modalitats –controlades i reelaborades– de conducta i aportant una «impregnació» emocional al reflex psíquic o psiqüisme.

En el nivell evolutiu mamífer pre-homínid, quan encara les estructures neocorticals no han palesat un desplegament de les àrees terciàries –veritable nou nivell jeràrquicament superior–, les formacions límbiques de la U.F.C. Inter-mèdia realitzen el control més eficient de les funcions pulsionals hipotalàmiques. Com a producte d'aquest filtratge modulatiu es programen les conductes

emocionals i els seus correlats vegetatius. Les experiències d'ablació localitzada i d'estimulació electrofisiològica permeten destacar el paper de l'**amígdala** en la regulació (facilitació o inhibició) de les conductes d'atac (agressivitat) i de fugida, generades a nivell hipotalàmic (EGGER i FLYNN, 1967; STOKMAN i GLUSMAN, 1970), així com en la discriminació mnèsica de la novetat o familiaritat d'un estímul (BAGSHAW i cols., 1972; VERGNES i KARLI, 1969). Les **estructures septals**, per la seva part, han estat catalogades d'**atenuador** emocional (KARLI, 1976; SIEGEL i SKOG, 1970), inhibidor de les estimulacions hipotalàmiques provocadores de conductes d'atac. Pel que fa a l'**hipocamp**, l'acord és total a l'assignar-li el paper de confrontació entre la informació aferent en tot moment i els trets mnèsics de les experiències passades, regulant així les respostes afectives (KARLI, 1976; KIMBLE i PRIBRAM, 1963). A tots aquests complexos rols funcionals cal afegir el jugat per les **formacions olfactives** (rinencefàliques) del sistema límbic, de tanta importància en les conductes exploratòries, sexuals, alimentícies i socials dels mamífers macrosmàtics.

La U.F.C. Intermèdia realitza, doncs, un veritable paper de "limbe" intercalat i ricament connectat entre les estructures hipotalàmiques i les neocorticals. D'aquesta forma, al llarg de la filogènia, la traducció dels instints bàsics és cada vegada més controlada per estructures funcionals jeràrquicament superiors. El desencadenament de conductes instintives pures d'alimentació, agressives, reproductores, ... a partir de les estructures hipotalàmiques suprasegmentàries, va sotmetent-se al control de les estructures límbiques, tot primer, i de les neocorticals (sobretot frontals o prefrontals), després. En el primer graó d'aquesta modulació, **el sistema límbic converteix les pulsions instintives en emocions**. Segons la intensitat d'aquesta, d'acord amb l'avaluació mnèsica d'experiències prèvies, es produeixen (obrint-se a la corticalitat) les connotacions afectives lligades a tota experiència i situació o, pel «canal de sortida» eferent vers els nuclis hipotalàmics, es desencadenen els correlats vegetatius autònoms.

IIª UNITAT FUNCIONAL CEREBRAL

Aquesta unitat i la següent corresponen íntegrament a les unitats de la mateixa denominació proposades per LURIA. Es tracta d'unitats estrictament neocorticals, el màxim desplaçament de les quals correspon a l'espècie humana.

La IIª U.F.C. està integrada per les àrees primàries, secundàries i terciàries dels lòbuls occipital, temporal i parietal, totes elles post-rolàndiques i post-silvianes. La seva funció és la d'obtenir, analitzar, sintetitzar i emmagatzemar la informació sensorial (exteroceptiva i propioceptiva) aferent. Cadascuna de les seves àrees és un aparell cortical d'un analitzador modalment específic, que opera progressivament a un nivell de complexitat creixent.

Així, a nivell de les **àrees primàries** o de projecció (visual o occipital, auditiva o temporal i somestèsica o parietal), té lloc el procés d'**anàlisi unimodal** dels trets aïllats, fragmentats o unitats d'energia aferent, recollits pels específics ana-

litzadors o òrgans perifèrics dels sentits. El reflex psíquic subsegüent d'aquesta ecodificació analítica, o **sensació**, és l'única forma de psiquisme en els animals dotats de «còrtex general» o d'incipient neocòrtex exclusivament primari (psiquisme sensorial).

En les àrees **secundàries** (de projecció associació), aparegudes en el decurs evolutiu en estret veïnatge de cadascuna de les primàries respectives, té lloc la **síntesi unimodal** de les respectives sensacions i es produeix un reflex íntegre (no fragmentat) de la realitat aferent o **percepció** (visual, auditiva, tàctil-cinestèsica, ...).

Les anomenades àrees **terciàries** o de superposició realitzen una **síntesi polimodal** simultània de les percepcions modalment específiques, afavorint un reflex psíquic complex de la realitat o **cognició** i un nivell de psiquisme intel·ligent i racional, amb possibilitat de simbolització. Aquesta forma de connexió de l'organisme amb el món exterior, facilitada pel treball concertat de les àrees terciàries de la II^a U.F.C., assegura el coneixement de les lleis intrínseques d'aquell món exterior i la integració de les imatges percebudes en una relació complexa de totalitat significativa que, en els humans de forma manifesta i complexa, arriba a organitzar-se en el sistema del llenguatge.

Essent igualment, les àrees secundàries i terciàries, llocs preferents i específics d'acumulació de la informació que elles mateixes han rebut i decodificat. Sota l'influx aferent de motivacions modulades per les estructures límbiques i dels plans i programes elaborats en les estructures prefrontals de la III^a U.F.C., aquestes àrees de la II^a U.F.C. esdevenen amb possibilitat no només de **representació** mnèsica o de memorització de l'experiència organitzada sinó també d'**imaginació** i creativitat, realitzant noves síntesis o combinació dels trets de la realitat prèviament còpsats.

Tot i la seva destacada i primordial importància en els humans, el mantell neocortical posterior comença probablement a trobar-se ja esbossat en l'estructura del cervell anterior dels primers vertebrats veritables, com una estructura secundàriament desplegada. Quan els procordats filtradors es tornaren buscadors actius d'aliment, calgué la presència d'una estructura analitzadora de les aferències polimodals del medi. Inexistent en l'amphioxus, en els vertebrats inferiors és ja identificable una regió pal·lial particular: l'anomenat **còrtex general** (pàl·lium dorsal o primodiu pallii dorsalis). Situat entre el paleocòrtex olfactiu i l'arquicòrtex (futur hipocam o primòdiu hipocàmpic), aquest còrtex general té connexions diferents d'ells. En sentit aferent destaca el fet que aquest còrtex general no rep pas fibres procedents directament dels bulbs olfactius. Les seves connexions directes provenen de les diferents vies sorgides dels diversos analitzadors o captadors perifèrics (òrgans dels sentits). El seu caràcter de còrtex integratiu de la informació aferent és, doncs, manifest. Llevat d'aquestes connexions, però, és difícil distingir-lo de les altres estructures pal·lials en peixos i batracis. No així a partir dels rèptils, on l'esbós de laminació distintiva del neocòrtex (isocòrtex) permet ja una clara distinció de l'arqui i paleocòrtex (alocòrtex) (KAPPERS, HUBER i CROSBY, 1960). En els primitius vertebrats, les

diferents vies captadores d'aferències fan, primer de tot, una projecció "concreta" o somatotòpica en el tàlem (72) per projectar-se, des d'aquí, al neo-còrtex posterior. Partint d'una projecció inicialment "difusa", a mida que es va progressant en l'escala filogenètica dels mamífers, la parcel·lació de les projeccions sensorials es va "concretant". D'aquesta manera es perfilen àrees específiques, distintives del neo-còrtex, inicialment primàries (auditives, somatosensorials i visuals). L'estructuració d'àrees secundàries de projecció-associació, modalment específiques, comportà un increment de la superfície del neocòrtex i un tractament "superior" de la informació, que segellà de forma irreversible el rol jeràrquic d'aquesta nova estructura. Però, fins a aquest moment, tota l'organització funcional del sistema nerviós central és essencialment reflexa. El desplegament del neocòrtex associatiu terciari («intrínsc zones»), que permet no ja un refinament perceptiu sinó la possibilitat d'associacions polimodals (cognició), dotà els mamífers superiors —que progressivament van expandint-les— d'una estructura parcialment alliberadora de les pautes instintives i possibilitadora de complexos aprenentatges. La nova U.F.C. així estructurada, ve a suplementar, més que a reemplaçar, els nivells filogenètics més antics (SARNAT i NETSKY, 1976) i encara que la seva màxima expansió correspongui a l'espècie humana no pot pas ésser considerada com privativa i exclusiva dels moments evolutius dels primats.

IIIª UNITAT FUNCIONAL CEREBRAL

Al llarg dels darrers estadis del procés evolutiu, un quart bloc o U.F.C. s'ha anat configurant. Està formada per les àrees primàries, secundàries i terciàries dels lòbuls frontals (pre-rolàndiques i pre-silvianes). El seu caràcter d'«últim aparegut», sobretot pel que fa referència a les anomenades regions "pre-frontals", els confereix un paper jeràrquic prioritari. La seva funció és la d'organitzar l'activitat, programant-la, regulant-la i verificant-la. Es tracta, doncs, d'una unitat eferent a la que li està encomanada la construcció de l'acció i la funció del moviment. A diferència de la IIª U.F.C., no conté un nombre de diferents zones modalment específiques. Consisteix enterament en sistemes de tipus motor eferent, de diferent complexitat operativa. Mentre en les àrees terciàries (pre-frontals) té lloc la programació de l'acció (motius, idees i projectes d'actuació), en les àrees secundàries (premotores) s'elaboren els «programes motors» o

(72) El tàlem, que precedeix filogenèticament al còrtex en la delimitació d'àrees de projecció específiques, esdevé el centre "superior" d'anàlisi de les informacions sensorials aferents en els mamífers més primitius. El neo-còrtex d'aquests animals, tal volta només serveixi «per inhibir selectivament respostes inapropiades», tal com JANE i cols. (1972) varen

poder demostrar en la musaranya dels arbres.

Aquest mateix fet explica que, per exemple, la sariga pugui mantenir una eficient visió si l'àrea visual del seu còrtex és destruïda i les estructures subcorticals romanen intactes, mentre que una lesió semblant en l'home seria causa d'una ceguesa total.

«melodies cinètiques» (LURIA) i en les **primàries** (motores) es troba el «canal de sortida» referit a cada múscul concret de l'economia somàtica. Així mateix, degut a aquesta peculiar organització inherent al procés motriu o eferent, a diferència de la II^a U.F.C., els processos successius transcorren a l'inrevés: mentre en la unitat aferent posterior el tractament de la informació passa de les àrees primàries a les secundàries i d'aquestes a les terciàries, en la III^a U.F.C. són les àrees terciàries les primeres en actuar (forjant plans d'actuació), després les secundàries relliguen les seqüències motrius successives precises i per fi les àrees primàries envien els impulsos motors a la perifèria (a través de la via piramidal descendent). La III^a U.F.C., així configurada, roman sota la constant influència de les estructures de la II^a U.F.C. (que són les que "l'alimenten") i de les de la U.F.C. Intermèdia (electivament les àrees terciàries o pre-frontals) i de la formació reticular activadora.

L'aparició d'aquesta super-estructura és tardana en l'escala filogenètica. El sistema d'organització de la motricitat eferent és, en els vertebrats inferiors, exclusivament estriat (striatum). En el nivell evolutiu d'un mamífer inferior pot ja distingir-se, per davant de les molt més ben diferenciades àrees de la II^a U.F.C., una única regió sensomotora (àrea motora i premotora úniques). Els rosegadors són els primers animals que presenten una neta diferenciació entre còrtex motor i premotor, així com alguns elements de còrtex prefrontal. Mentre que en els primats prehomínids l'amplitud de les àrees terciàries prefrontals és manifesta. És, però, en la història de l'hominització on pot seguir-se l'expansió de l'àrea prefrontal fins arribar a la importància d'ella en els humans actuals, on representa un terç de tota la masa hemisfèrica i el 88 % del còrtex precentral.

Conclusió i Resum

A llarg de la filogènesi del sistema nerviós poden ser identificats els següents "moments" crucials, que representen cadascun d'ells adquisicions decisives, definitives o irreversibles:

- 1) Diferenciació, a nivell de l'estadi d'organisme unicel·lular (protozoos), d'estructures o orgànuls especialitzats en la captació de les diferents aferències polimodals i en l'execució de les respostes motrius.
- 2) Repetició d'aquest mateix procés d'especialització a nivell dels metazoos, però no recaient ja sobre només algunes estructures de la pròpia cèl·lula sinó especialitzant-se grups de cèl·lules en la captació d'eferències o la realització de les respostes motores.
- 3) Especialització d'algunes cèl·lules del conjunt metazoic com conductores preferencials de les informacions aferents i eferents, primer en forma de sincit reticular i després establint-se circuits ràpids unidireccionals.
- 4) Formació d'agrupacions neuronals integradores de la informació (sistema nerviós ganglionar).

BIBLIOGRAFIA

- AKERT (K.) i HUMMEL (P.). *Anatomie et physiologie du système limbique*. Hoffman-La Roche, Basilea, 1968.
- BAER(von) (K.E.). *Über Entwicklungsgeschichte der Thiere*. Königsberg, 1837.
- BAGSHAW (M.H.), i MACKWORTH (N.H.) i PRIBRA, (K.H.). «The effect of resections of the inferotemporal cortex of the amygdala on visual orienting and habituation». *Neuropsychologia*, 10 (153-62). 1972.
- BARRAQUER BORDAS (Ll.). *Fisiología y clínica del sistema límbico*. Ed. Paz Montalbo, Madrid, 1955.
- BARRAQUER BORDAS (Ll.). *Neurología fundamental*. Ed. Toray, Barna., 1963.
- BROAD (C.D.). *The Mind and its Place in Nature*. Kogan, Trench and Trubner, Londres, 1937.
- BROCA (P.). «Anatomic comparée des circonvolutions cérébrales. Le grand lobe limbique et la sois-sure limbique dans la série des mammifères». *Rev. d'Anthropologie*, 1 (385-498). 1978.
- CALLE GUGLIERI (J.A.). *Sistema nervioso y sistemas de información. Neurocibernética del cerebro*. Ed. Pirámide, Madrid, 1977.
- CHANCE (M.). «Una dimensión ausente en la biología: el comportamiento» In: E. Morin i M. Piattelli-Palmarini, *El primate y el hombre* (P. 190-7). Ed. Argos Vergara S.A., Barna., 1983.
- DICKERSON (R.E.). «La evolución química y el origen de la vida». *Investigación y Ciencia*, 26 (34-57). 1978.
- EBBESSON (S.O.E.), JANE (J.A.) i SCHROEDER (D.M.). «A general overview of major interspecific variations in thalamic organization». *Brain Behav. Evol.*, 6 (92-130). 1972.
- EDINGER (L.). *Zehn Verlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane*. Vogel, Leipzig, 1885.
- EGGER (D.) i FLYNN (J.P.). «Further studies on the effects of amygdaloid stimulation and ablation on hypothalamically elicited attack behaviour in cats». In: W.R. Adey i T. Tokizane Ed., *Structure and function of the limbic system*. Prog. Brain Res., Elsevier Ed., Amsterdam, 1967.
- FAUCETTE (J.R.). «The accessory olfactory bulb and the lateral telencephalic wall of the Rat-fish». *Chimaera. J. comp. Neurol.*, 137 (407-32). 1969.
- FILLOUX (J.C.). *Psychologie des animaux*. P.U.F., Paris, 1950.
- FRANKL (V.E.). *El hombre incondicionado*. Plantin, Buenos Aires, 1955.
- FREEMAN (W.H.) i BRACEGIRDLE (B.). *An atlas of Invertebrate Structures*. Heinemann Educational Books, Londres, 1971.
- FREUD (S.). *Abregé de Psychanalyse*. P.U.F., Paris, 1949.
- FREUD (S.). *The Origin of Psycho-Analysis*. Basic Books, Nova York, 1954.
- FULTON (J.F.). «The limbic system: a study of the visceral brain in primate and man». *Yale J. Biol. Med.*, 26 (107). 1953.
- GASTAUT (H.) i LAMMERS (H.J.). *Anatomie du rhinencéphale*, vol I. Masson, Paris, 1961.
- HORRIDGE (G.A.). *Interneurons: their Origin, Action, Specificity, Growth and Plasticity*. W.H. Freeman and Company, 1968.
- HUBER (G.C.), CROSBY (E.C.), WOODBURNE (P.T.), GILLIAN (L.A.), BROWN (J.O.) i TAMTHAI (B.). «The mammalian midbrain and isthmus region. I. The nucleus pattern». *J. comp. Neurol.*, 78 (129-534). 1943.
- JACKSON (J.H.). *Selected Writings*. Hodder and Stongthon, Londres, 1931.
- JACKSON (J.H.). *Selected Writings of John Hughlings Jackson*. 2 vol. Basic Books. Nova York, 1958.
- JANE (J.A.), LEBEY (N.) i CARLSON (N.J.). «Tectal and cortical function in vision». *Exp. Neurol.*, 35 (61-77). 1972.
- JUBERT (J.). «Bases neurofisiològiques de la conducta sexual». Jornada d'estudi sobre Antropologia Sexual. Centre d'Estudis F. Eiximenis. Montserrat (Barna.), 1972. *Analectas Farmacéutico-Gerundenses*, 3 (5-13). 1973.
- JUBERT (J.). *Patología de la memoria en las edades adulta, tardía y senil*. Sandoz, Barna., 1977.
- JUBERT (J.). «Aportació de les ciències neurològiques a la paleoantropologia. Perspectives de l'aplicació de la neuropsicologia», in: 1^{ra} Taula rodona d'antropologia catalana (pàg. 79-90). Institut d'Estudis llerdenes, Lleida, 1977.
- JUBERT (J.). «Filogenia i ontogenia de les conductes pràxiques constructives manipulativa i grafo-motora». IV Reunió Científica de la Societat Catalana de Neuropsicologia. Barcelona., 1982.
- JUBERT (J.) i NAVARRA (J.). *Escala de valoración neuropsicológica del deterioro orgánico*. Elmu, Madrid, 1982.
- KAMER (van de) (J.C.). «Histological structure and cytology of the pineal complex in fishes, amphibians and reptils». *Prog. Brain Res.*, 10 (30-48). 1965.

- KAPPERS (C.U.A.), HUBER (C.G.) i CROSBY (E.C.). *Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man*. Macmillan, Nova York, 1936.
- KAPPERS (C.U.A.). *Anatomie Comparée du Systeme Nerveux*, Masson, Paris, 1947.
- KARLI (P.). «Neurophysiologie du comportement». In: Ch. Kayser Ed., *Physiologie. System Nerveux, Muscle* (t.2). Flammarion Ed., Paris, 1976.
- KARTEN (H.J.) i HODOS (W.). «Telencephalic projections and projections of the paleostriatal complex in the Pigeon (*Columba livia*)». *J. comp. Neurol.*, 140 (35-51). 1970.
- KIMBLE (D.P.) i PRIBRAM (K.H.). «Hippocampectomy and behavior sequences». *Science*, 139 (824-5). 1963.
- KLÜVER (H.) i BUCY (P.C.). «Psychic blindness amb other symptoms following bilateral temporal lobectomy in rhesus monkeys». *Amer. J. Physiol.*, 119 (352). 1937.
- LAGET (P.). *Éléments de neuro-anatomie fonctionnelle. Télencéphale*. Masson, Paris, 1976.
- LEAKE (L.D.). *Comparative histology*. Academic Press, Londres, 1975.
- LENNEBERG (E.H.). *Fundamentos biológicos del lenguaje*. Atianza Ed., Madrid, 1975.
- LENTZ (T.). *Primitive nervous systems*. Yale University Press, New Haven, 1968.
- LEONTIEV (A.). *Le développement du psychisme*. Ed. Sociales, Paris, 1976 (Trad. cast.: El desarrollo del psiquismo. Akal Ed., Madrid, 1983).
- LORENZ (K.). *Consideraciones sobre las conductas animal y humana*. Plaza-Janes, Barna., 1976.
- LORENZ (K.). «Patología de la civilización y libertad de la cultura». In: A. de Benoist, Konrad Lorenz, *la Etnología*. (p. 145-87) Ed. del Nuevo Arte Thor, Barna., 1983.
- LURIA (A.R.). «La organización funcional del cerebro», in: *Psicología contemporánea* (selecciones de Scientific American) (pág. 19-27). Ed. Blume, Madrid, 1975 (Publicat originalment el 1970).
- LURIA (A.R.). *El cerebro en acción*. Ed. Fontanella, Barna., 1974.
- LURIA (A.R.). *Introducción evolucionista a la psicología*. Ed. Fontanella, Barna., 1977.
- LURIA (A.R.). *El cerebro humano y los procesos psíquicos*. Ed. Fontanella, Barna., 1979.
- LYELL (C.). *Principles of geology*. John Murray, Londres, 1834.
- LLINAS (R.) i HILLMAN (D.E.). «Physiological and morphological organisation of the cerebellar circuit in various vertebrates». In: L.L. Llinas ed., *Neurobiology of cerebellar evolution and development* (P. 43-76). 1969.
- MacLEAN (P.D.). «Some psychiatric implications of physiological studies on frontotemporal portion of the limbic system (Visceral brain)». *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 4 (407-18). 1952.
- MacLEAN (P.D.). «Studies on limbic system 'visceral brain' and their bearing on psychosomatic problems», in: E.D. Witthow i R.A. Cleghorn (eds.), *Recent developments in psychosomatic medicine* (pág. 101-25). Pitman, Londres, 1954.
- MacLEAN (P.D.). «Contrasting functions of limbic and neocortical systems of the brain and their relevance to psychophysiological aspects of medicine». *Amer. J. Med.*, 25 (611). 1958.
- MacLEAN (P.D.). «The limbic system with respect to self-preservation and the preservations of the species». *J. Nerv. ment. Dis.*, 127 (1). 1958.
- MacLEAN (P.D.). «The limbic system in respect to two basic life principles», In: M. Brazier ed., *The Central Nervous System and Behavior*. Transactions of the 2nd. Conference of the Josiah Macy Jr. Foundation, 1959.
- MacLEAN (P.D.). «The brain in relation to empathy and medical education». *J. Nerv. Ment. Dis.* 144 (374-82). 1967.
- MacLEAN (P.D.). «The triune brain, emotion, and scientific bias». In: F.D. Schmit, *The Neurosciences*, Second Study Program (pág. 336-49). The Rockefeller Univ. Pres, Nova York, 1970.
- MacLEAN (P.D.). «Cerebral evolution and emotional processes: new findings on the striatal complex». *Ann. NY Acad. Sci.*, 193 (137-149). 1972.
- MacLEAN (P.D.). *A Triune Concept of the Brain and Behaviour*. Univ. of Toronto Press, Toronto, 1973.
- MAGOUN (H.W.). «Caudal and cephalic influences of the brain stem reticular formation». *Physiol. Rev.*, 30 (459-74). 1950.
- MAGOUN (H.W.). «Early development of ideas relating the mind with the brain». In: *Ciba Foundations Symposium on the Neurological Basis of Behaviour* (pág. 4-32). 1958.
- MAGOUN (H.W.). *The Waking Brain*. C.C. Thomas, 1958 (trad. cast.: El cerebro despierto. La Prensa Médica Mexicana, México, 1964).
- MAGOUN (H.W.). «Evolutionary concepts of brain function following Darwin and Spencers». In: S. Tax ed., *Evolution After Darwin*. Univ. Chicago Press, Chicago, 1960.
- MORUZZI (G.) i MAGOUN (H.W.). «Brain stem reticular formation and activation of EEG». *EEG. Clin. Neurophysiol.*, 1 (455-73). 1949.
- NAUTA (W.J.H.) i KUYPERS (H.G.J.M.). «Some ascending pathways in the brain stem reticular

- formation». In: H.H. Jasper, L.D. Proctor, R.S. Knighton, W.C. Noshay, i R.T. Costello ed., *Reticular formation of the brain* (3-30). J.A. Churchill, Londres, 1957.
- NAUTA (W.J.H.). «Neural association of the amygdaloid complex in the monkey». *Brain*, 85 (505-20), 1962.
- NIEUWENHUYNS (R.). «Comparative anatomy of olfactory centers and tracts». *Progress in Brain Research*, 23 (1-64), 1967.
- OLSZEWSKI (J.). «The cytoarchitecture of the human reticular formation». In: E.D. Adrian, F. Bremer i J. Jasper, ed. *Brain mechanisms and consciousness* (p. 54-80). Blackwell scientific publications, Oxford et Masson et Cie. ed., Paris, 1954.
- PANIAGUA (R.) i NISTAL (M.). *Introducción de la histología animal comparada*. Ed. Labor, Barna., 1983.
- PAPEZ (J.W.). *Comparative Neurology*. Crowl, Nova York, 1929.
- PAPEZ (J.W.). «A proposed mechanism of emotion». *Arch. Neurol. Psychiat.*, 38 (725-43), 1937.
- PATT (D.L.) i PATT (G.R.). *Comparative vertebrate Histology*. Harper-Row Publishers, Nova York, 1969.
- PAVLOV (I.I.). *Selected works*. Koshtoyants, K.S. ed. Feering Languages Publishing House, Moscu, 1955.
- PETROVICKY. «A comparative study of the reticular formation of Guinea-Pig». *J. comp. Neurol.*, 128 (85-108), 1966.
- POIRIER (J.) i RIBADEAU DUMAS (J.-L.). *Le système limbique*. Hoechst, Paris, 1978.
- POLYAK (S.). «The vertebrate Visual System». Univ. Chicago Press, Chicago, 1957.
- POPPER (K.R.) i ECCLES (J.C.). *The Self and its Brain*. Springer-Verlag, Nova York, 1977 (trad. cast.: *El yo y su cerebro*. Ed. Labor, Barna., 1980).
- PRIBRAM (K.H.) i KRUGER (L.). «Functions of the olfactory brain». *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 58 (104), 1954.
- PRIBRAM (K.H.). «Comparative neurology and evolution of behavior». In: A. Roc i G.C. Simpson, eds. *Behavior and Evolution*. Yale Univ. Press, New Haven, 1958.
- PRIBRAM (K.H.). «The limbic system, efferent control of inhibition of behavior». In: T. Tokázane i J.P. Schade, eds. *Progress in Brain Research*. Elsevier, Amsterdam, 1966.
- ROLLS (E.T.). *The Brain and Reward*. Pergamon Press, Oxford, 1975. (trad. cast.: *Cerebro y recompensa*. Ed. Fontanella, Barna., 1981).
- ROMER (A.S.). *The Vertebrate Body*. Saunders, Filadelfia, 1970.
- ROMER (A.S.). *La evolución animal*. T.I. Ed. Destino, Barna., 1971.
- ROSSI (G.F.) i ZANCHETTI (A.). «The brain stem reticular formation. Anatomy and physiology». *Arch. Ital. Biol.*, 95 (199-435), 1957.
- RUFFIÉ (J.). *De la biologie à la culture*. Flammarion, Paris, 1976 (trad. cast.: *De la biología a la cultura*. Muchnik Ed., Barna., 1982).
- RUSSELL (G.V.). «Interrelationship within the limbic and centrencephalic systems», in: D.E. Sheer, ed., *Electrical stimulation of the brain* (pàg. 232-50). Univ. of Texas Press, Austin, Texas, 1961.
- SHELLER (M.). *Die Stellung des Menschen in Kosmos*. Rielch, Darmstadt, 1928.
- SCHENOV (I.). *Selected Works*. A.A. Subkow ed., Moscu-Leningrad, 1953.
- SCHENOV (I.M.). *Los reflejos cerebrales*. Ed. Fontanella, Barna., 1978 (traducció de 2.^a ed. rusa de 1866).
- SHARPLESS (S.) i JASPER (H.H.). «Habituation of the arousal reaction». *Brain*, 79 (655-680), 1956.
- SIEGEL (A.) i SKOG (D.). «Effects of electrical stimulation of the septum upon attack behavior elicited from the hypothalamus in the cat». *Brain Res.*, 23 (371-380), 1970.
- SNOW (C.P.). *Les dues cultures i la revolució científica*. Ed. 62, Barna., 1965.
- SPENCER (H.). *Principles of Psychology*. Williams and Norgate, Londres, 1955.
- STEFANELLI (A.). «The mantherian apparatus in the Ichthyopsida; its nature and function and correlated problems of neurohistogenesis». *Quart. Rev. Biol.*, 26 (17-34), 1951.
- STOKMAN (C.I.J.) i GLUSMAN (M.). «Amigdaloid modulation of hypothalamic flight in cats». *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 71 (365-375), 1970.
- THOMPSON (R.F.). *Fundamentos de psicología fisiológica* (cap. 16). Trillas, Mexico, 1974.
- TABER (E.). «The cytoarchitecture of the brain stem of the cat., I. Brain stem nuclei of the cat». *J. Comp. Neurol.*, 116 (27-70), 1961.
- TABER (E.), BRODAL (A.) i WALBERG (F.). «The raphe nuclei of the brain stem, in the cat. I. Normal topography and cytoarchitecture and general discussion.» *J. Comp. Neurol.*, 114 (161-188), 1960.
- THORPE (W.H.). «El reduccionismo en biología», In: F.J. Ayala i T. Dobzhansky eds., *Estudios sobre la filosofía de la biología* (pàg. 152-187). Ed. Ariel, Barna., 1983.

- USHERWOOD (P.N.R.). *Sistemas nerviosos*. Ed. Omega, Barna., 1977.
- USSHER (J.). *Annals of the Ancient and New Testaments*. 1650.
- VERGNES (M.) i KARLI (P.). «Effets de la stimulation de l'hypothalamus lateral, de l'amygdale et de l'hippocampe sur le comportement d'agression interspécifique rat-souris». *Physiol. Behav.*, 4 (889-849). 1969.
- WIENER (N.). *Cybernetics*. M.I.T. Press, Cambridge, Mass., 1948.
- WIENER (N.). *The Human Use of Human Beings; Cybernetics and Society*. Houghton Mifflin, Boston, 1950.
- WIENER (N.) *God and Golem*. M.I.T. Press Cambridge, Mass., 1964.
- WELSCJ (V.) i STORCH (V.). *Estudio comparado de la citología e histología animal*. Urno S.A. de Ed., Bilbao, 1976.
- YAKOLEV (P.I.). «Motility, behavior and the brain». *J. Nerv. ment. Dis.*, 107 (313-335). 1948.