

# CEREBRO y LIBERTAD

Los cimientos cerebrales  
de nuestra capacidad  
para elegir

**JOAQUÍN M. FUSTER**



*Ariel*

Joaquín M. Fuster

# Cerebro y libertad

Los cimientos cerebrales  
de nuestra capacidad para elegir

Traducción de Joan Soler Chic

*Ariel*

Primera edición: junio de 2014

Titulo original: *The Neuroscience of Freedom and Creativity*  
Publicado originalmente por Cambridge University Press

© 2013, Joaquín Fuster

© 2014, de la traducción Joan Soler Chic

Derechos exclusivos de edición en español  
reservados para todo el mundo  
y propiedad de la traducción:  
© 2014: Editorial Planeta, S. A.  
Avda. Diagonal, 662-664 - 08034 Barcelona  
Editorial Ariel es un sello editorial de Planeta, S. A.  
[www.ariel.es](http://www.ariel.es)  
[www.espacioculturalyacademico.com](http://www.espacioculturalyacademico.com)

ISBN: 978-84-344-1783-0  
Depósito legal: B. 10.864 - 2014  
Impreso en España por Limpergraf

El papel utilizado para la impresión de este libro  
es cien por cien libre de cloro y está calificado como **papel ecológico**.

No se permite la reproducción total o parcial de este libro, ni su incorporación a un sistema informático, ni su transmisión en cualquier forma o por cualquier medio, sea éste electrónico, mecánico, por fotocopia, por grabación u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito del editor. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (Art. 270 y siguientes del Código Penal)

Diríjase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos) si necesita fotocopiar o escanear algún fragmento de esta obra.

Puede contactar con CEDRO a través de la web [www.conlicencia.com](http://www.conlicencia.com)  
o por teléfono en el 91 702 19 70 / 93 272 04 47

## Índice

<i>Figuras</i> .....	9
<i>Prefacio</i> .....	11
<b>1. Introducción</b> .....	21
<b>2. Raíces evolutivas de la libertad</b> .....	57
Evolución de la corteza cerebral .....	61
Desarrollo individual de la corteza cerebral .....	66
Darwinismo neural .....	74
Las dos caras temporales de la libertad .....	82
La evolución conduce al hombre y a la mujer a su futuro .....	90
Conclusiones .....	94
<b>3. Anatomía de la cognición</b> .....	97
El cógnito .....	103
¿Una geografía cortical de la memoria? .....	115
Libertad de información en la corteza cerebral .....	123
De cerebros y ordenadores .....	130
Conclusiones .....	134
<b>4. El ciclo percepción/acción</b> .....	137
Biología del ciclo .....	139
La corteza cerebral en el ciclo .....	143

Dinámica del ciclo: introducir emoción . . . . .	150
Libertad en el ciclo . . . . .	164
Las recompensas de la libertad . . . . .	170
Neuroeconomía: dinero . . . . .	176
Conclusiones . . . . .	185
<b>5. Memoria del futuro . . . . .</b>	<b>187</b>
Toma de decisiones . . . . .	189
Planificación . . . . .	203
Inteligencia creativa . . . . .	215
Conclusiones . . . . .	226
<b>6. Libertad en el habla . . . . .</b>	<b>229</b>
Predicción . . . . .	232
La naturaleza creativa del lenguaje . . . . .	239
Neurobiología del lenguaje . . . . .	247
El habla en el ciclo PA: la voz de la libertad . . . . .	263
Conclusiones . . . . .	271
<b>7. Libertad, responsabilidad y orden social . . . . .</b>	<b>275</b>
Confianza . . . . .	277
Valores . . . . .	285
Patología de la libertad . . . . .	299
Cultura . . . . .	312
Conclusiones . . . . .	322
<i>Referencias bibliográficas . . . . .</i>	<i>325</i>
<i>Glosario . . . . .</i>	<i>349</i>
<i>Índice temático . . . . .</i>	<i>365</i>

## **Raíces evolutivas de la libertad**

Abandonar la ilusión que ve en ello una «sustancia» inmaterial no es negar la existencia del alma, sino, al contrario, empezar a reconocer la complejidad, la riqueza, la insondable profundidad de la herencia genética y cultural y de la experiencia personal, consciente o no, que conjuntamente constituyen este ser nuestro: el único e irrefutable testigo de sí mismo.

JACQUES MONOD

ES PRÁCTICAMENTE IMPOSIBLE analizar los cimientos cerebrales de la libertad sin abordar la evolución del cerebro. La explicación es sencilla: la capacidad de los organismos de los mamíferos para modificar su entorno por decisión propia y adaptarse al mismo por medios escogidos ha aumentado muchísimo debido al crecimiento evolutivo de ciertas partes de su cerebro, concretamente la corteza cerebral. Para nuestro estudio presente, lo que más viene al caso es la corteza de los lóbulos frontales. Es realmente un hecho destacable, con un toque de ironía cósmica, que la ciencia de la neurobiología evolutiva, que sólo puede «posdecir», no predecir, haya descubierto en

la corteza prefrontal del hombre la semilla de su futuro, la capacidad para predecir y transformar la predicción en acción que tendrá impacto sobre ese futuro y sobre el de la sociedad humana.

La corteza prefrontal es la vanguardia de la evolución en el sistema nervioso. No obstante, es también una de las últimas estructuras cerebrales que se ha desarrollado, tanto en la evolución como en el cerebro individual (Preuss et al., 2004; Rilling, 2006; Schoenemann et al., 2005; Sowell et al., 2003). El lenguaje y la predicción, las dos funciones más típicamente humanas sustentadas por la corteza prefrontal, están firmemente instaladas en la historia de las especies al igual que en la estructura de la propia corteza prefrontal. En el cerebro humano, ésta está ligada a su pasado evolutivo y al futuro que prevé. Así pues, aunque el cerebro humano no es capaz de predecir la evolución, sí es capaz de predecir las consecuencias de sus acciones, y con ellas predecir y determinar acciones futuras en un ciclo continuo, el ciclo percepción/acción (PA), el cual vincula funcionalmente al organismo con su entorno. La corteza prefrontal es la estructura máxima del ciclo, que integra el pasado y el futuro –por lejos o cerca que estén uno u otro– en la conducta, el lenguaje y el razonamiento.

El ciclo PA también hunde sus raíces en la evolución. En los animales inferiores, sus precursores más tempranos median en la adaptación del organismo al mundo circundante (Uexküll, 1926). El cerebro humano, que mantiene el ciclo PA con la corteza, es el sistema adaptativo más complejo del universo. Tiene carácter abierto, como todos los sistemas vivos (Von Bertalanffy, 1950). Por ello, está permanentemente en un cuasi-equilibrio, aunque también en un intercambio constante con su entorno para mantener dicho equilibrio. Gracias a su corteza prefrontal insertada en el ciclo PA, el cerebro hu-

mano, a diferencia de cualquier otro, desarrolla una dimensión temporal prospectiva. De este modo, efectúa cambios adaptativos avanzados a largo plazo en su entorno. Además, el lenguaje dota al cerebro humano de la capacidad para registrar estos cambios, codificarlos e institucionalizarlos.

En resumen, la corteza prefrontal confiere al cerebro humano la capacidad para *predecir* y, en consecuencia, para *preadaptarse*. Los cerebros inferiores tienen un poco de esta capacidad así como ciertas formas primitivas de comunicación con individuos de la misma especie que acaso sean los precursores atávicos del lenguaje. No obstante, la transición desde el simio al ser humano en cuanto a la capacidad de predicción y preadaptación, así como de comunicación, es tan espectacular que constituye un verdadero salto cuántico. Todas las variables pertinentes (complejidad, tiempo, «vocabulario», etcétera) se incrementan en varios órdenes de magnitud. Junto a ello, la variabilidad aumenta muchísimo, al igual que las opciones para elegir entre alternativas. De hecho, estos incrementos comparativos respecto a otras especies son tan patentes que el argumento a favor de las homologías funcionales entre seres humanos y animales, incluso los grandes simios, se torna casi irrelevante. Lo mismo pasa con la discusión sobre si en la evolución estamos ocupándonos de diferencias cualitativas o simplemente cuantitativas en continuos (Bolhuis y Wynne, 2009). Con la llegada de la corteza prefrontal humana, todos los precursores animales de la cognición –entre ellos la inteligencia y la comunicación– se abren ampliamente a una agenda futura.

Esto no significa que la estructura y el funcionamiento del cerebro animal sean irrelevantes para nuestro conocimiento de la neurobiología de la libertad. Todo lo contrario: sólo en el cerebro del animal, sobre todo en el

primate no humano, podemos estudiar desde un punto de vista práctico la organización básica del conocimiento, los sentimientos y los valores que dan a los seres humanos libertad para tomar decisiones.<sup>1</sup> En el cerebro animal podemos investigar los mecanismos del ciclo PA que hay tras la elección, la planificación, la toma de decisiones y la organización temporal de la conducta. Todas ellas son funciones en las que, como veremos, la corteza prefrontal desempeña un papel decisivo. Estos mecanismos constituyen el sostén de la libertad humana, la creatividad y sus innumerables expresiones.

La libertad, la capacidad de escoger entre opciones, surge de la actividad de las redes de células corticales de la memoria perceptual y ejecutiva, en la confluencia de múltiples inputs convergentes de recuerdos pasados con múltiples outputs divergentes dirigidos a acciones futuras. La libertad es un fenómeno de la selección efectuada por el cerebro entre estos inputs y entre los outputs con finalidades adaptativas. Como consecuencia de la evolución y el desarrollo, la corteza cerebral y la libertad adoptan en el ser humano posturas cruciales entre un pasado convergente experiencial y un futuro divergente de posibilidades –y probabilidades.

1. Desde luego, en ningún animal es asequible estudiar los aspectos semánticos del lenguaje y sobre todo los mecanismos neurales de sus cimientos. No obstante, muchas especies animales se prestan muy bien a la exploración de los mecanismos neurales de la organización temporal de la información que el lenguaje comparte con otras funciones cognitivas. Estos mecanismos no son directamente accesibles al cerebro humano, ni siquiera con los modernos métodos de neuroimágenes. De más está decir que sólo en ausencia de estrés o dolor se pueden examinar las funciones cognitivas en los animales; lo cual impone limitaciones científicas estrictas –además de éticas– en la experimentación animal.

## Evolución de la corteza cerebral

Dos fechas aproximadas con un amplio margen de incertidumbre vienen especialmente al caso en la historia de la evolución del cerebro: hace unos 250 millones de años y hace unos 250 mil años. La primera, en la era mesozoica temprana, señala la aparición de los primeros mamíferos; la segunda, la aparición del último homínido, el *Homo sapiens*. El cerebro de los peces, los anfibios y los reptiles estaba –y está– cubierto por una estructura tipo corteza evolutivamente antigua denominada «palio»

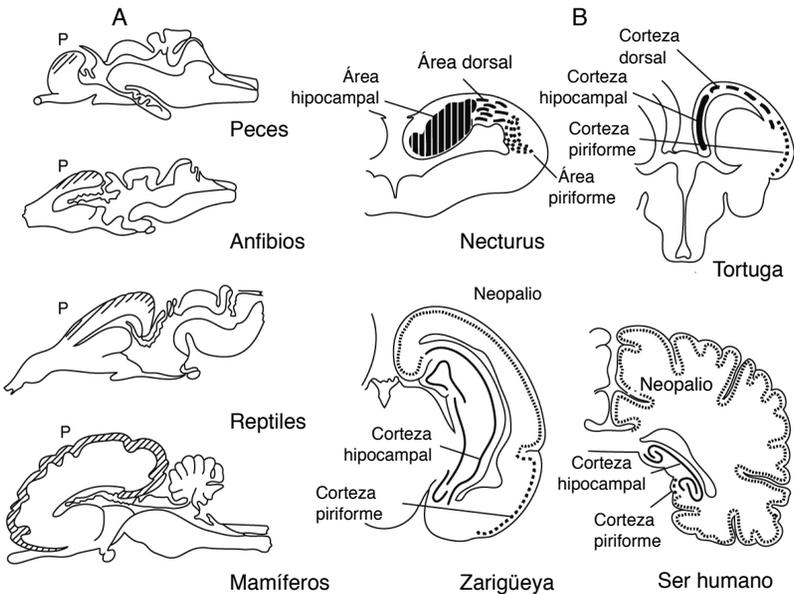


FIG. 2.1. Desarrollo evolutivo de la corteza cerebral. A: Secciones longitudinales del cerebro de cuatro clases de vertebrados. P, palio, nombre genérico para la corteza, tanto vieja como nueva (desde el punto de vista filogenético). De Creutzfeldt (1993). B: Secciones transversales del cerebro de un anfibio primitivo (*Necturus*), la tortuga de caja (*Cistudo*), la zarigüeya (*Didelphis*) y el ser humano. De Herrick (1956), con modificaciones.

(manto). El palio tiene dos componentes, la corteza hipocampal, situada junto al plano intermedio del cerebro, y la corteza piriforme, en posición lateral respecto a la corteza hipocampal (figura 2.1). Entre las dos surgirá un tercer «palio» que en el *Homo sapiens* constituye el 80 por ciento de la masa total del cerebro: la neocorteza.

La neocorteza –neopalio– la «nueva» corteza cerebral del cerebro de los mamíferos, permanece físicamente encajada entre las dos cortezas antiguas, el hipocampo y la corteza piriforme. La neocorteza en desarrollo empuja el hipocampo hacia el plano intermedio, y el lóbulo piriforme (corteza piriforme y amígdala) hacia la parte inferior lateral del cerebro. En los mamíferos posteriores, la neocorteza crece con fuerza, empujando las dos viejas cortezas una contra otra en la parte central del hemisferio cerebral. Estas dos cortezas antiguas, incluso en el cerebro de los mamíferos, conservan algunas de las funciones desempeñadas en la especie primitiva: la detección de señales de soporte vital, como el gusto, el olfato o la orientación espacial. Además, en los primates, el hipocampo está implicado en la adquisición y la recuperación de recuerdos, mientras que la amígdala lo está en la emoción: dota a los recuerdos de sentimientos.

En el transcurso de la evolución, la neocorteza –de entre todas las estructuras cerebrales– es la que más aumenta de tamaño, sobre todo en los primates. Este crecimiento evolutivo de la corteza es exponencial, no guarda proporción con el crecimiento de otras estructuras. Además, la expansión volumétrica de la neocorteza tiene lugar a la vez que la diferenciación de su arquitectura celular, lo que culmina en un cerebro humano con un tamaño relativamente grande y una acusada laminación de su estructura celular (seis capas de neuronas de distintos tamaños, formas y densidades). Estos cambios, incrustados en el genoma humano, parecen ser el resultado de

la regulación selectiva al alza de la expresión genética<sup>2</sup> relativa a los primates no humanos (Preuss et al., 2004). A través de estos cambios, y de mutaciones genéticas concomitantes, los seres humanos han desarrollado mecanismos que les permiten superar las limitaciones físicas que obstaculizan el curso de su evolución (Krubitzer, 2009). Entre los cambios se cuentan los que se producen en la arquitectura cortical. Con toda evidencia, el crecimiento evolutivo y la diferenciación de la neocorteza tienen mucho que ver con la mayor capacidad de adaptación al entorno y con la prolongación de la vida. En el cerebro humano, esta corteza ha creado un gran número de áreas especializadas para responder a toda clase de señales sensoriales así como para ejecutar toda suerte de movimientos habilidosos.

En la evolución de los mamíferos, el máximo agrandamiento neocortical tiene lugar en áreas denominadas «de asociación», que están al servicio de funciones cognitivas superiores: esto es, las que se ocupan del conocimiento y la memoria. Como es lógico, se ocupan también de las transacciones neurales entre el organismo y el entorno que dependen de esas funciones. En el cerebro humano, existen dos regiones corticales con áreas de asociación. Una, en la parte posterior del cerebro, se extiende por grandes porciones de los lóbulos parietal, temporal y occipital (región PTO), que contienen redes de conocimiento y memoria (cógnitos) adquiridas a través de los sistemas sensoriales. Estas redes –cógnitos– se encargan de los aspectos superiores de la cognición, entre los que se incluyen la percepción, el lenguaje y la

2. La regulación al alza se refiere al incremento de la capacidad de un gen para expresar productos celulares (p. ej., proteínas específicas) en respuesta a estimulación interna o externa, como, por ejemplo, un anticuerpo inmunológico de un virus nuevo o una antitoxina de un agente químico nuevo.

inteligencia. La otra región asociativa es la corteza prefrontal, la corteza de asociación del lóbulo frontal, que atiende a los aspectos ejecutivos de la cognición, en especial la organización temporal de acciones en las esferas de la conducta, el lenguaje y el razonamiento. Esta corteza «ejecutiva» se desarrolla al máximo en el cerebro humano,<sup>3</sup> donde ocupa casi una tercera parte de la totalidad de la neocorteza (figura 2.2).

La evolución de las conexiones entre las neuronas prefrontales y las de otras áreas corticales es especialmente pertinente al desarrollo de las distintivas prerrogativas cognitivas del ser humano en lo referente al lenguaje, la planificación y el ejercicio de la libertad. Estas conexiones, junto con las neuronas que enlazan, constituyen los componentes esenciales de la infraestructura neural de las redes cognitivas y, por tanto, de todas las funciones cognitivas de la corteza cerebral.

3. Principalmente sobre la base de los datos de neuroimágenes morfológicas (Semendeferi et al., 1997), se ha defendido que la corteza prefrontal no evoluciona más, en proporción, que otras áreas corticales. Considerando que esto puede ser cierto desde el punto de vista volumétrico para la totalidad de la corteza frontal, no tiene en cuenta la fina estructura de células y conexiones de fibras que caracterizan la corteza prefrontal *per se*. En los primates, en cualquier caso, la región frontal inervada por los núcleos de asociación del tálamo, que denominamos corteza prefrontal, supera bastante en tamaño a la región inervada en la corteza posterior –perceptual– (Jones y Leavitt, 1974; Walker, 1940). Además, por razones citoarquitectónicas, la corteza prefrontal, que corresponde aproximadamente a lo que Brodmann (1909, 1912) llamó la *regio frontalis* (es decir, todas las áreas frontales menos las áreas 4 y 6), constituye, según sus cálculos, el 8,5% de la corteza total en el lémur, el 11,5% de la del gibón y el macaco, el 17% de la del chimpancé y el 29% de la del ser humano. Partiendo de esto, y del aumento desmesurado de conexiones intrínsecas, parece legítimo hablar, en sentido figurado, de una «explosión prefrontal» evolutiva en el ser humano.

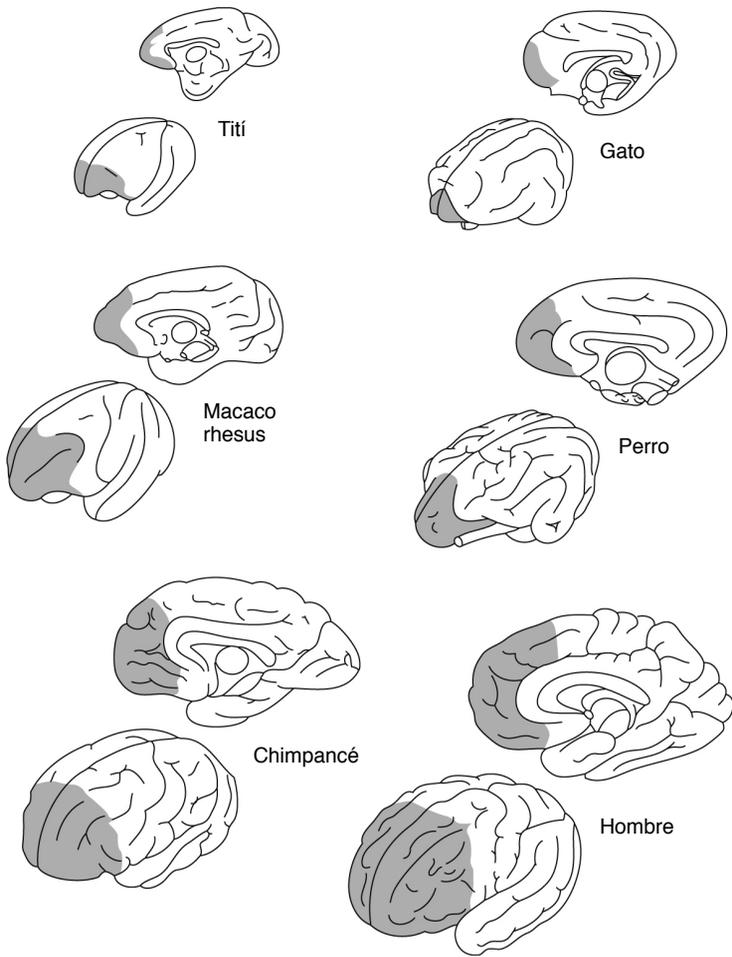


FIG. 2.2. Tamaño relativo de la corteza prefrontal con respecto a la corteza total en seis especies de animales (marcada con el *sombreado* de la superficie hemisférica externa e interna).

La conectividad más rápida y eficiente del cerebro es la consistente en fibras rodeadas de mielina,<sup>4</sup> que constituyen el grueso de la sustancia blanca subcortical y del cuer-

4. La mielina es una sustancia blanca compuesta de proteínas y lípidos que conforma una vaina en torno a las fibras de conducción rápida (axones) del cerebro. Es indispensable para que se produzca la integración y la coordinación cortical adecuadas.

po calloso, la amplia comisura que conecta las cortezas de los dos hemisferios. Es la sustancia blanca de la corteza, no la gris –celular–, la que más aumenta a lo largo de la evolución. Esto es una indicación clara de la gran expansión del potencial conectivo para formar redes neurales, que la corteza humana requiere para lidiar con las complejidades del mundo circundante.

Entre todos los tractos conectivos con los que cuenta el cerebro humano, seguramente ninguno es más importante para la cognición que el que enlaza, en cada hemisferio, la corteza posterior (PTO), perceptual, con la corteza ejecutiva, prefrontal: el fascículo longitudinal superior. En este tracto, las conexiones son bidireccionales; en otras palabras, van en ambos sentidos, unas de la PTO hacia la parte delantera y otras de la parte delantera, frontal, a la PTO. Constituyen la espina dorsal del ciclo PA; conectan las cortezas posterior y frontal mutuamente en tándem. Llegarán a ser esenciales para toda clase de conductas estructuradas de manera temporal, en que la percepción guiará la acción y viceversa, a través del entorno. Y lo que es más importante, serán básicas para el lenguaje hablado en el diálogo, cuando el entorno incluye al interlocutor (capítulo 6).

## **Desarrollo individual de la corteza cerebral**

Una vieja idea, divulgada en 1899 por Ernst Haeckel (1992), es que la ontogenia, el desarrollo temprano de un individuo, es expresión sintetizada de la filogenia, el desarrollo de la especie. De hecho, muchos rasgos del sistema nervioso individual del ser humano parecen desarrollarse con arreglo a la misma secuencia que siguieron en el transcurso de la evolución a consecuencia de la selección natural –es decir, durante el desarrollo de la

especie animal más temprana—. Entre estos rasgos contamos, por ejemplo, la corteza prefrontal, que se desarrolla tardíamente en la evolución y no alcanza su pleno crecimiento hasta la tercera o cuarta década en la vida de un individuo.

La idea de Haeckel tiene en esencia un defecto importante. Mientras la selección natural sigue un proceso pasivo basado en la mutación y la varianza genética aleatoria, la ontogenia sigue un orden establecido por relojes biológicos que determinan la expresión genética y el cambio molecular-enzimático –conjuntamente con influencias ambientales desde el momento de la concepción en adelante—. No obstante, Gould (1992) intenta reconciliar ambas tendencias, la filogenética y la ontogenética, sugiriendo el concepto de «heterocronía». La heterocronía significaría simplemente el cambio, en el desarrollo del organismo individual, del índice y el ritmo relativos de aparición de caracteres ya presentes en los antepasados. En otras palabras, la ontogenia, mediante su propio reloj, comprimiría, extendería y recronometraría los *resultados* de la evolución.

El concepto de heterocronía legitimaría la predicción de la ontogenia basada, en parte, en la evolución posdecible de los rasgos, si bien esto aún dejaría la predicción sujeta a las incertidumbres que rodean al linaje y la ascendencia en la evolución. En cualquier caso, sería erróneo negar u ocultar la evidencia de que el desarrollo del cerebro humano hasta la edad adulta conlleva el desarrollo de rasgos sociales ya presentes en la conducta de la mayoría de las poblaciones animales. Entre estos rasgos están las tendencias innatas a la afiliación, la confianza, la protección grupal y la estructura social jerárquica. En consecuencia, es fascinante estudiar el desarrollo del cerebro en un intento de establecer cómo se relaciona no sólo con el desarrollo de funciones cognitivas característi-

camente humanas como la predicción y el lenguaje, sino también con el desarrollo de una dinámica social ya presente en poblaciones ancestrales. Ambas cuestiones son pertinentes a las raíces de la libertad.

Hay otro aliciente para estudiar la ontogenia del cerebro desde un punto de vista evolutivo. En la actualidad, es cada vez más evidente que, como ocurre en la evolución de las especies y los rasgos, el desarrollo de las características y las funciones del cerebro en la ontogenia resulta de interacciones dinámicas entre los elementos de poblaciones biológicas: poblaciones genéticas, poblaciones neuronales, poblaciones sinápticas, poblaciones de redes y poblaciones de fibras nerviosas.

El neonato llega al mundo con la estructura de la corteza cerebral prácticamente completa, con sus principales elementos en su sitio. La neocorteza, la corteza «nueva» en términos evolutivos, ya se caracteriza por su estructura laminar, la presencia en la misma de los principales tipos de células nerviosas, sinapsis y otros contactos entre células, así como los neurotransmisores químicos excitatorios e inhibitorios más importantes.<sup>5</sup> En términos cuantitativos, sin embargo, a lo largo del tiempo se producen ciertas fluctuaciones en las cantidades relativas de estos elementos. Hay períodos de exuberante producción de neuronas seguidos de períodos de disminución. Lo mismo cabe decir de las sinapsis y otros elementos de la arquitectura celular. De todos modos, desde el principio se da un incremento gradual y más o menos continuo de conexiones de fibras entre células en casi todas las capas de la neocorteza (figura 2.3). Este aumento de la conec-

5. Los neurotransmisores excitatorios más importantes son el glutamato, la norepinefrina, la serotonina, la dopamina y la acetilcolina (Siegel, 1999). La concentración de cada uno varía un tanto de un área a otra. El transmisor inhibitorio más importante es, con mucho, el omnipresente ácido gamma-aminobutírico (GABA).

tividad persiste hasta bien entrada la edad adulta evidenciándose con toda claridad en la mielinización –cobertura con mielina– de largas conexiones de fibras entre áreas corticales. Esto se traduce en incrementos generales de sustancia blanca cortical incluso en presencia de algunas disminuciones relativas de sustancia gris.

El aumento asociado a la edad en la conectividad cortical es crítico para el desarrollo cognitivo y, por tanto, para el desarrollo del libre albedrío. La conectividad es imprescindible para un código relacional, como el código de cognición y de los cógnitos de la memoria y el conocimiento.<sup>6</sup> Los cógnitos se definen mediante *relaciones* entre elementos (neuronas o ensamblajes de neuronas) que representan componentes definidos de un recuerdo o elemento de conocimiento (capítulo 3). En virtud de la capacidad combinatoria de las conexiones, un número también definido de ensamblajes neuronales puede codificar, mediante combinación y permutación, un número casi infinito de diferentes elementos de conocimiento y memoria. Lo mismo podemos decir de los cógnitos y las relaciones entre ellos, que pueden formar parte de cógnitos más amplios. En última instancia, es la capacidad combinatoria de las conexiones lo que nos proporciona la individualidad de nuestra memoria, nuestro conocimiento y nuestras acciones.

La existencia de más conexiones sinápticas que neuronas puede procurar a la corteza ejecutiva, sobre todo a la corteza en desarrollo tardía, inputs y outputs diversos en grado sumo. Así pues, la corteza prefrontal puede dar origen –es decir, organizar– a numerosísimas acciones alternativas. Habida cuenta de que la conectividad cortical

6. Un estudio de la conectividad cerebral mediante neuroimágenes fiables pone de manifiesto el aumento –asociado a la edad– de la conectividad cortico-cortical en niños que realizan tareas cognitivas, como escuchar relatos (Karunanayaka et al., 2007).

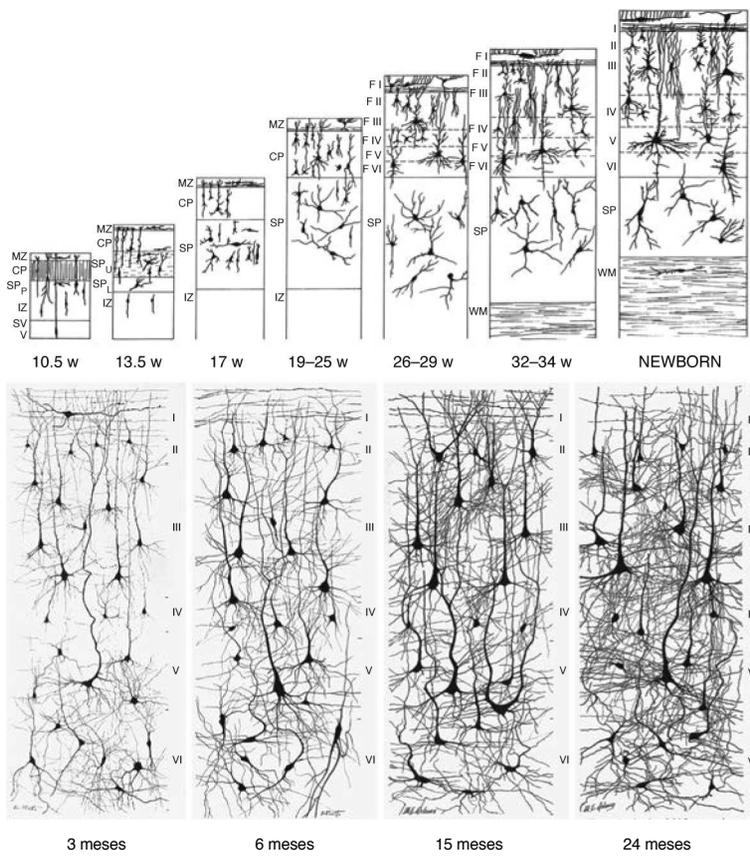


FIG. 2.3. Desarrollo de las neuronas en la corteza humana. *Arriba*: Período prenatal, desde 10,5 semanas hasta el nacimiento. De Mrzljak et al. (1990), con autorización. *Abajo*: Período posnatal, a los 3, 6, 15 y 24 meses. De Conel (1963), con autorización.

aumenta con la edad a un ritmo superior al de la masa cerebral, es razonable llegar a la conclusión de que las opciones («elecciones») tanto de los inputs que van a la corteza ejecutiva como de los outputs que salen de la misma también se incrementan con la edad a un ritmo muy elevado. Lo mismo es válido para la libertad, que en esencia es la capacidad de esta corteza para favorecer selectivamente inputs y outputs o influir en ellos.

La mejor prueba directa del incremento asociado a la edad y del refuerzo de la conectividad cortical es la mielinización –dependiente de la edad– de largas fibras nerviosas corticales. Desde la obra seminal de Flechsig (1901), hace más de un siglo, sabemos que, en torno al momento del nacimiento, la mielinización cortical sigue un cierto orden cronológico que podemos detectar mediante métodos histológicos de tinción de fibras (figura 2.4). Lo primero que se mieliniza son las áreas sensoriales y motoras de la corteza. En lo sucesivo, la mielinización tiene lugar en áreas de asociación progresivamente superiores.<sup>7</sup> Las últimas áreas que se mielinizan del todo son las de las cortezas de asociación posterior y frontal (*blancas* en la figura 2.4). Gracias a los escáneres modernos, actualmente sabemos que la corteza prefrontal no alcanza la plena mielinización hasta la tercera o cuarta década de vida (Sowell et al., 2003). Las consecuencias de este hecho son importantes, sobre todo en lo relativo a la madurez cognitiva y, por supuesto, a la libertad de acción y la responsabilidad ligadas a la misma.

Suponiendo que el grado de mielinización esté relacionado con la maduración neural en general, y suponiendo también que la maduración neural esté relacionada con la maduración psicológica, es razonable hacer conjeturas sobre las limitaciones neurales –asociadas a la edad– del desarrollo psicosocial. Por ejemplo, parece más

7. La tinción de la mielina en muestras anatómicas de la corteza cerebral no es un asunto sencillo. Se trata de una técnica laboriosa sujeta a errores, algunos de los cuales, según experimentados anatomistas, quizás han distorsionado las observaciones originales de Flechsig. No obstante, aunque se pueden formular objeciones al orden preciso de formación de la mielina tal como aparece en la figura 2.4, hay un consenso general sobre la conclusión de que el proceso da comienzo en las áreas sensorial y motora primarias y continúa a través de la corteza de asociación.

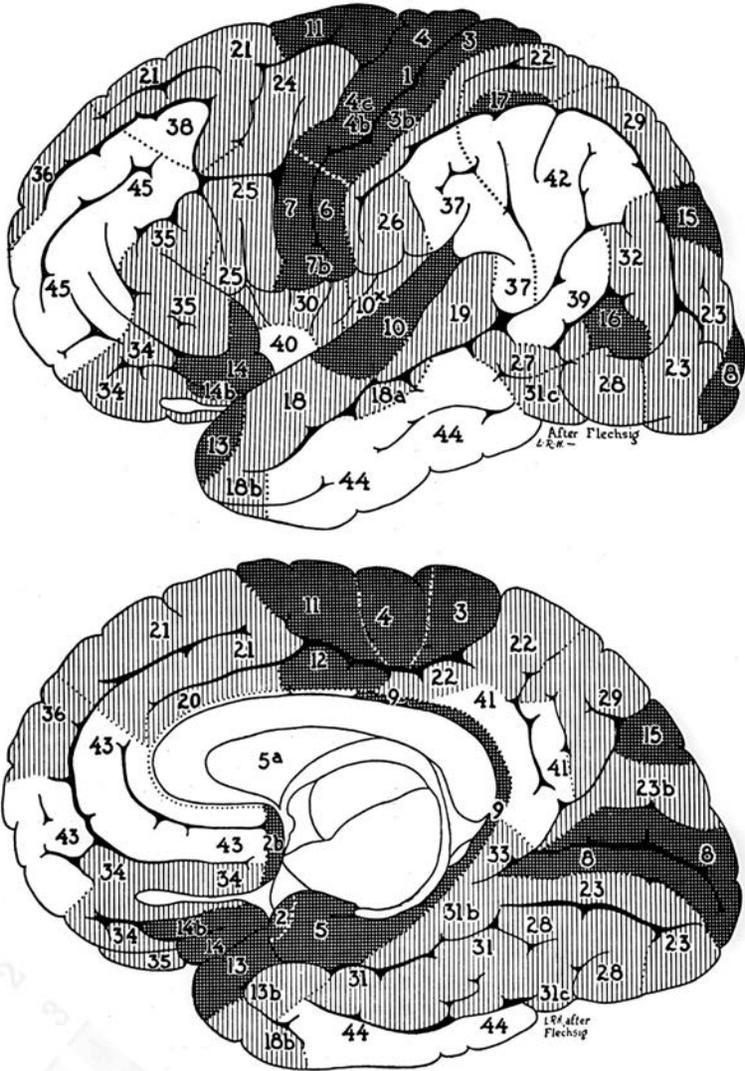


Fig. 2.4. Orden numérico de la mielinización de las áreas de la corteza humana, según Flechsig. Las áreas motoras y sensoriales primarias (números bajos, *en negro*) son las primeras en mielinizarse; las áreas de asociación (números altos, *en blanco*) son las últimas. De Bonin (1950), con modificaciones.

que posible que buena parte de la agitación adolescente se deba a un desequilibrio entre los dos lados, el emocional y el cognitivo, del ciclo PA. En un lado está el input de centros emocionales bajo la avalancha de grandes cambios hormonales; sumemos a eso las exigencias de gratificación en presencia de principios de conducta todavía inmaduros. En el otro lado hay una corteza prefrontal inmadura preparada para la acción física sin la capacidad, aún no disponible, para el razonamiento o el buen juicio. El resultado es la libertad orientada hacia el yo y establecida en función del yo con apenas responsabilidad, algo propio del adolescente común.

A los 20 años, la libertad ha adquirido una dimensión social en la mayoría de los individuos, y con ello la responsabilidad social que limita, o más bien complementa, la libertad individual está acercándose a su estabilidad adulta. La tercera década de vida exige claras decisiones cognitivas sobre el futuro. Para entonces, la madurez plena alcanza las áreas más elevadas de asociación cortical. De este modo, el cerebro llega al nivel máximo de imaginación y capacidad inventiva. Con la maduración de la corteza prefrontal en concreto, se expanden el lenguaje y la capacidad para predecir, y también la capacidad para la planificación social con un objetivo común. Estas capacidades darán lugar a decisiones de nivel superior, junto con más libertad para conducir a otros a iniciativas más importantes –educativas, científicas, artísticas, legislativas, deportivas, etcétera–. Es el momento en que empiezan las carreras, se emprenden estudios superiores y se hacen planes para la asociación emocional, profesional o social con otros.<sup>8</sup> Con más maduración cortical, se adquieren y

8. De todos modos, es un tanto simplista atribuir la adquisición de cualquier rasgo social dado a períodos más concretos de edad cronológica. En primer lugar, cualquier rasgo fenotípico en cualquier edad resulta de la interacción de factores genéticos con

consolidan en la corteza cógnitos más detallados, complejos y abstractos como parte de la experiencia del individuo. Entre estos cógnitos se incluyen, entre otros, ciertos principios de altruismo y justicia social.

### **Darwinismo neural**

El cerebro es, en esencia, el órgano con el cual el animal, mediante la percepción y la actuación, se adapta al entorno. Como tal, para adaptarse a ese entorno, el cerebro desarrolla medios similares, si no idénticos, a los que guiaron la evolución. Un principio del desarrollo aplicable tanto a la ontogenia como a la evolución es la selección natural. Sin lugar a dudas, la selección natural no funciona igual para desarrollar individuos que para desarrollar especies. Sin embargo, los resultados adaptativos son parecidos, y hasta cierto punto paralelos y sinérgicos.

No obstante, en el cerebro humano sucede algo radicalmente nuevo que no tiene precedentes en la evolución anterior. En gran parte debido al extraordinario crecimiento evolutivo de su corteza prefrontal, el cerebro humano «se abre» al futuro. La selección ya no se efectúa entre elementos de información o acción que se han producido en el pasado o van a producirse en el futuro inmediato. La corteza cerebral del ser humano se ha vuelto predictiva. Con este cambio, la selección se puede

---

factores ambientales. Existe una varianza individual en ambas series de factores. Los factores ambientales intervienen en distintas edades en función de circunstancias internas, como los niveles hormonales. A su vez, esta interacción origina cambios en la interacción social. A esto hemos de añadir los imponderables de las diferencias individuales en la maduración nerviosa y hormonal. El resultado es una serie larga y compleja de ciclos PA entre el individuo y la sociedad que no están en perfecto acuerdo con la edad cronológica.

realizar entre opciones *previstas* de percepción y acción susceptibles de producirse en el futuro. De todos modos, aquí hay que ser prudente. El agente predictor no es la conciencia, el «yo» ni ninguna otra entidad subjetiva, sino la propia corteza, que al prever se vuelve preadaptativa. El albedrío es tan libre como lo es la corteza para seleccionar acciones futuras y prepararse para ellas.

Es como si el desarrollo humano hubiera provocado un cambio copernicano en la evolución, desde el pasado al futuro –un cambio, de todos modos, que no modifica los principios básicos de la selección, la varianza y la probabilidad que hacen avanzar la evolución bajo el paraguas de la adaptación–. Sin embargo, con la adaptación prospectiva humana aparecen dos principios nuevos: la teleonomía y la potencialidad de acción, que analizaremos más adelante.

Basándose en el concepto de «darwinismo neural» (1987), Edelman propuso una teoría nueva que aplica principios evolutivos al cerebro individual. Su teoría de la selección de grupos neuronales (TNGS, por sus siglas en inglés) se refiere a la formación o modulación de circuitos cerebrales como consecuencia de los contactos sensoriales del organismo con su entorno. Al principio, la corteza y su vínculo con el exterior –es decir, el tálamo– vienen a este mundo con una dotación genética de lo que Edelman denomina «repertorio primario de grupos neuronales interconectados en las dos estructuras». Mediante interacciones del animal con el medio y el mecanismo neurobiológico en virtud del cual «las células que se activan juntas se cablean juntas», se formará un repertorio secundario de grupos celulares. Este repertorio secundario surgirá a costa de los grupos celulares no seleccionados, los cuales se marchitarán –en correlación con el desgaste posnatal observado en células y contactos sinápticos–. Los grupos seleccionados reforzarán sus conexiones mediante circuitos de reentrada: el output vuelve como input. De

esta manera, se adquirirá y registrará experiencia perceptual en los circuitos talámico-corticales. Se puede aplicar un razonamiento similar a los dispersos grupos neuronales de la corteza cerebral, que, si se activan juntos, se cablearán juntos en redes cognitivas. La reentrada es el consolidador y activador universal de estas redes.<sup>9</sup>

Con independencia del papel preciso de la genética en la filogenia y la ontogenia, permanece el hecho de que en el sistema nervioso ciertos principios son aplicables a ambas. Por lo general, estos principios se aplican a la adaptación de todos los organismos biológicos a su entorno y están indudablemente presentes tanto en la filogenia como en la ontogenia. Incluyen la varianza, la selección y la probabilidad. En el organismo humano, con sus propiedades prospectivas, hemos de añadir la teleonomía y la potencialidad de acción.

La varianza es la condición previa esencial de la evolución. La selección natural se produce en respuesta a la varianza, sea en la mutación genética aleatoria o en el cambio ambiental. Los rasgos, las características, las ventajas competitivas, etcétera, son seleccionados por la naturaleza (obsérvese la voz pasiva) para adaptar el organismo a su entorno; la adaptación tiene lugar en el nivel de la población de las especies –de hecho, la evolución es un fenómeno demográfico–, y el resultado final favorece la supervivencia y la procreación. Buena parte de la adaptación selectiva se da en el sistema nervioso, desde luego.

9. Los aspectos darwinianos de la TNGS se pueden criticar con el mismo argumento que distinguía el papel de la evolución del de la ontogenia en la formación de la estructura neural. Ni siquiera el concepto de heterocronía de Gould los reconcilia del todo. Así pues, en la defensa del darwinismo neural, algunos lo han considerado simplemente una metáfora del proceso evolutivo. Sin embargo, nadie discute la importancia decisiva de la reentrada en el desarrollo estructural y funcional de la corteza cerebral (Edelman, 1987).

La varianza del sistema nervioso, en la interfaz del organismo con el entorno, también atiende a la selección y la adaptación del individuo. No obstante, aquí la selección –pongamos, entre inputs sensoriales y entre acciones– es activa –esto es, del organismo hacia fuera–. Como pasa en la evolución, la selección es adaptativa, pero ahora el organismo la ejerce activamente en el mundo. De hecho, la evolución ha procurado al individuo los medios para realizarla por sí mismo. Como ocurre en la evolución, la selección está al servicio de fines adaptativos de la población, empezando por los circuitos y células cerebrales y extendiéndose al orden social.

La selección se produce en todas las interacciones del cerebro con el medio, tanto interno como externo. Atiende a los fines conexos de economizar recursos y aumentar la eficiencia. En ambos aspectos, la selección funciona en todas las percepciones y acciones. En estas dos esferas, la selección lleva a cabo dos funciones adaptativas separadas pero sinérgicas: (1) categorizar y (2) discriminar.

La percepción es la categorización, o clasificación, del mundo que nos rodea (Harnad, 2005; Hayek, 1952). Percibimos, es decir, categorizamos objetos en virtud de sus rasgos comunes y las relaciones entre sus partes (próximo capítulo). La identidad de un objeto permanece invariable pese a las grandes variaciones en el tamaño u otras características de sus partes, siempre y cuando las relaciones entre algunas de estas partes permanezcan invariables («una rosa es una rosa es una rosa», pese a diferencias en el color, la forma, el tamaño o la fragancia). Éste es el principio psicológico fundamental de la constancia perceptual, según el cual percibimos que un objeto es el mismo al margen de variaciones de tamaño, perspectiva, color, forma, etcétera.

En la vida cotidiana percibimos continuamente –sobre todo de manera inconsciente– los objetos y sucesos que

nos rodean clasificándolos en categorías y haciéndolos corresponder con experiencias anteriores –esto es, emparejándolos con cónitos establecidos en la corteza–. A la inversa, distinguimos y discriminamos entre objetos y sucesos al concentrarnos en sus rasgos individuales (una rosa amarilla es diferente de una rosa roja). Categorizar y discriminar son funciones simultáneas en la creación del orden sensorial en la corteza (Hayek, 1952). Orientan no sólo nuestra vida corriente sino también nuestros empeños científicos. La deducción y la inducción, la generalización y el análisis, dependen de ellas.

Las dos funciones selectivas de categorizar y discriminar también operan en el lado de la acción. Ahora el principio categorizador es el fin u objetivo de la acción. Muchos movimientos posibles pueden producir el mismo resultado. Cabe llamar a esta función «constancia de la acción». Al mismo tiempo, un movimiento grande dirigido a un objetivo se compone de pequeños subcomponentes para alcanzar subobjetivos camino de un objetivo importante (Bernstein, 1967).

Desde luego, la categorización de las percepciones o las acciones en el sistema nervioso no se puede lograr sin algo parecido al principio de *degeneración* de Edelman (Edelman y Gally, 2001). En esencia, la degeneración se refiere al hecho de que en el cerebro, como en otros sistemas complejos, múltiples inputs pueden conducir al mismo output.<sup>10</sup> Ningún organismo puede sobrevivir sin ella. La degeneración, o algo semejante, está en el origen de la constancia perceptual y motora.

La corteza cerebral se halla permanentemente en un estado de cambio interno, si bien este cambio tiende

10. A la inversa, en la discriminación sensorial y en las acciones discriminadoras, un input, dependiendo de ciertos rasgos del mismo (p. ej., el contexto), puede dar lugar a diferentes outputs.

al equilibrio en algún momento del futuro. Los miles de millones de neuronas concomitantemente activas en la corteza vigilante, cuya actividad eléctrica se caracteriza por ritmos «desincronizados»,<sup>11</sup> bombardearían centros sensoriales y motores con un flujo de impulsos tan diverso que los conducirían fácilmente al caos. En otras palabras, si no hay degeneración, si no hay capacidad para generalizar a través de inputs y outputs, las percepciones o acciones estables no son posibles.

En el estado de *atención*, función cognitiva selectiva por definición, la selección es evidente en los dos componentes del ciclo PA, la percepción y la acción. Cabría considerar legítimamente que la atención es la madre de todas las funciones cognitivas. Selecciona ciertas percepciones, memorias, causas y acciones a expensas de todas las demás, que resultan suprimidas e inhibidas (Fuster, 2003). Pero, también aquí, esto pasa con o sin conciencia, bien que la conciencia es un *fenómeno* constante en las selecciones más exigentes. Se produce debido a la dinámica interna de la corteza, sin necesidad de un ejecutivo central. La corteza prefrontal está al servicio de la atención, por supuesto, pero simplemente como mediadora de percepciones o acciones selectivas. Cualquier control ejercido por esta corteza sobre la atención –y sobre otras regiones corticales– deriva exclusivamente de su implicación dinámica en el ciclo PA (capítulo 4).

En el cerebro humano, la selección –en especial la atención selectiva– se adentra en el futuro. La corteza cerebral selecciona cognitos perceptuales y ejecutivos para la acción prospectiva con objetivo, mientras otros cogni-

11. La «desincronización» es una característica del electroencefalograma cortical (EEG) en el estado de vigilia. Probablemente refleja la activación reentrante de múltiples cognitos, cada uno con su propia gama de frecuencias o «huellas digitales espectrales» (Siegel et al., 2012).