

Μέρος I

Η Νευροβιολογία της Συμπεριφοράς



Οι ζωγραφίες των σπηλαίων περιέχουν τις πρώτες ανθρώπινες υπογραφές. Παλαιολιθική ζωγραφική από το σπήλαιο του Chauvet στην περιοχή Ardèche της Γαλλίας, στην οποία παρουσιάζεται η αρνητική εικόνα του δεξιού χεριού ανθρώπου. Οι ζωγραφίες των σπηλαίων, που βρίσκονται κυρίως σε περιοχές στα σύνορα μεταξύ Γαλλίας και Ισπανίας, απεικονίζουν κυρίως ζώα κυνηγιού - βίσωνες, ταράνδους, άλογα, ελάφια, βόδια, ρινόκερους και μαμούθ. Αν και δεν μπορούμε να είμαστε απολύτως σίγουροι για τον σκοπό που έγιναν αυτά τα έργα, πιστεύεται ότι χρησιμοποιούν σε τελετές μαγείας ή σε θρησκευτικές τελετές που αφορούσαν στην εξασφάλιση ενός καλού κυνηγιού. Οι εικόνες των χεριών είναι είτε αρνητικές, όπως αυτή που φαίνεται εδώ, είτε θετικές, και πάντα κόκκινες. Αν και το νόημά τους είναι ασαφές, αυτές οι εικόνες χεριών, ηλικίας 30.000 ετών, συνηθίζουν μια πρώιμη ένδειξη της ανθρώπινης γνώσης. (Αναπαραγωγή, κατόπιν αδείας, από: Chauvet J-M, Deschamps EB, Hillare C. 1996. *Dawn of Art: The Chauvet Cave*, p. 120. New York: Harry N. Abrams, Incorporated.)

Η Νευροβιολογία της Συμπεριφοράς

Η ΑΠΟΣΤΟΛΗ ΤΗΣ ΝΕΥΡΟΕΠΙΣΤΗΜΗΣ είναι να κατανοήσει τις νοητικές λειτουργίες μέσα από τις οποίες αντιλαμβανόμαστε, δρούμε, μαθαίνουμε και θυμόμαστε. Πώς ο εγκέφαλος παράγει την υπέροχη ατομικότητα της ανθρώπινης πράξης; Οι νοητικές διεργασίες εντοπίζονται σε συγκεκριμένες περιοχές του εγκεφάλου ή αντιπροσωπεύουν ιδιότητες του εγκεφάλου που προκύπτουν από τη λειτουργία του ως οργάνου; Αν οι ειδικές νοητικές διεργασίες εκπροσωπούνται τοπογραφικώς σε διαφορετικές περιοχές του εγκεφάλου, ποιοι είναι οι κανόνες που συσχετίζουν την ανατομική και τη φυσιολογία μιας περιοχής με τον ειδικό της ρόλο στη νόηση; Αυτοί οι κανόνες μπορούν να κατανοηθούν από τη μελέτη της περιοχής ως συνόλου ή από τη μελέτη των επιμέρους νευρώνων της;

Σε ποιο βαθμό οι νοητικές λειτουργίες είναι συνδεδεμένες με τη νευρική αρχιτεκτονική του εγκεφάλου; Τι συνεισφέρουν τα γονίδια στη συμπεριφορά και πώς η γονιδιακή έκφραση στα νευρικά κύτταρα ρυθμίζεται από αναπτυξιακές και μαθησιακές λειτουργίες; Με ποιον τρόπο η εμπειρία αλλιάζει τον τρόπο που ο εγκέφαλος επεξεργάζεται μεταγενέστερα γεγονότα; Αυτό το βιβλίο επιχειρεί να επικεντρωθεί στα ερωτήματα αυτά. Για να γίνει αυτό, χρειάζεται να περιγράψουμε το πώς η νευροεπιστήμη επιχειρεί να συνδέσει τα μόρια με τον νου, το πώς οι πρωτεΐνες που ευθύνονται για τις δραστηριότητες επιμέρους νευρώνων σχετίζονται με την πολυπλοκότητα των νοητικών διεργασιών.

Σήμερα, έχουμε τη δυνατότητα να συνδέσουμε τη μοριακή δυναμική των επιμέρους νευρικών κυττάρων με αναπαραστάσεις αντιληπτικών και κινητικών πράξεων στον εγκέφαλο και να συσχετίσουμε αυτούς τους εσωτερικούς μηχανισμούς με την παρατηρούμενη συμπεριφορά. Οι νέες απεικονιστικές τεχνικές μας επιτρέπουν να δούμε τον ανθρώπινο εγκέφαλο εν δράσει - να αναγνωρίσουμε ειδικές περιοχές του εγκεφάλου που σχετίζονται με ειδικούς τρόπους σκέψης και συναίσθησης.

Στο πρώτο μέρος του βιβλίου αυτού εξετάζουμε τον βαθμό στον οποίο οι νοητικές λειτουργίες μπορούν να εντοπιστούν σε συγκεκριμένες περιοχές του εγκεφάλου. Επίσης, εξετάζουμε το μέτρο στο οποίο η συμπεριφορά είναι δυνατό να νοηθεί με όρους που εκφράζουν ιδιότητες συγκεκριμένων νευρικών κυττάρων και των διασυνδέσεών τους, σε μια εγκεφαλική περιοχή.

Ο άνθρωπος εγκέφαλος είναι ένα δίκτυο περισσότερων από 100 δισεκατομμύρια νευρικών κυττάρων που διασυνδέονται και δομούν τις αντιλήψεις μας για τον έξω κόσμο, επικεντρώνουν την προσοχή μας και ελέγχουν τους μηχανισμούς των πράξεών μας. Ως εκ τούτου, ένα πρώτο βήμα προς την κατανόηση της νόησης είναι να μάθουμε πώς οι νευρώνες οργανώνονται σε οδούς που άγουν σήματα και πώς επικοινωνούν μέσω της συναπτικής διαβίβασης. Μία από τις κύριες ιδέες που θα αναπτύξουμε στο βιβλίο αυτό είναι ότι η εξειδίκευση των συναπτικών συνδέσεων, η οποία πραγματοποιήθηκε κατά τη διάρκεια της εξέλιξης, βρίσκεται στη βάση της αντίληψης, της δράσης, του συναισθήματος και της μάθησης. Πρέπει επίσης να κατανοήσουμε τόσο τους εγγενείς (γενετικούς), όσο και τους περιβαλλοντικούς καθοριστές της συμπεριφοράς. Ειδικότερα, θέλουμε να γνωρίζουμε το πώς τα γονίδια συνεισφέρουν στη συμπεριφορά. Φυσικά, η ίδια η συμπεριφορά δεν κληρονομείται - εκείνο που κληρονομείται είναι το DNA. Τα γονίδια κωδικούν πρωτεΐνες, οι οποίες είναι υπεύθυνες για την ανάπτυξη και τη ρύθμιση νευρικών κυκλωμάτων που βρίσκονται στη βάση της συμπεριφοράς. Το περιβάλλον, το οποίο αρχίζει να ασκεί τις επιδράσεις του ήδη από την ενδομήτρια ζωή, γίνεται ουσιαστικής σημασίας μετά τη γέννηση.

Η σύγχρονη νευροεπιστήμη αποτελεί συγχώνευση της μοριακής βιολογίας, της νευροφυσιολογίας, της ανατομικής, της εμβρυολογίας, της κυτταρικής βιολογίας και της ψυχολογίας. Μαζί με την εύστοχη κλινική παρατήρηση, η νευροεπιστήμη ενίσχυσε την ιδέα που πρώτη φορά προτάθηκε από τον Ιπποκράτη πριν από δύο και πλέον χιλιάδες χρόνια, ότι δηλαδή η μελέτη της νόησης αρχίζει με τη μελέτη του εγκεφάλου. Η γνωσιακή ψυχολογία και η ψυχαναλυτική θεωρία έχουν ήδη δώσει έμφαση στην ποικιλότητα και την πολυπλοκότητα της ανθρώπινης νοητικής εμπειρίας. Και οι δύο τομείς αναγνωρίζουν τη σημασία των γενετικών και μεμαθημένων παραγόντων στον καθορισμό της συμπεριφοράς. Δίνοντας έμφαση στη λειτουργική νοητική δομή και την εσωτερική αναπαράσταση, η ψυχανάλυση χρησίμευσε ως πηγή της σύγχρονης γνωσιακής ψυχολογίας, μιας ψυχολογίας που τόνισε τη λογική των νοητικών πράξεων και των εσωτερικών αναπαραστάσεων. Η πειραματική γνωσιακή ψυχολογία και η κλινική ψυχοθεραπεία μπορούν σήμερα να ενισχυθούν από τις εξελίξεις στην κυτταρική νευροβιολογία της συμπεριφοράς. Το καθήκον για τα χρόνια που ακολουθούν είναι να παραγάγουμε μια ψυχολογία που - αν και την απασχολούν ακόμη προβλήματα όπως το πώς δημιουργούνται οι εσωτερικές αναπαραστάσεις, η ψυχοδυναμική και η υποκειμενικότητα της νόησης - θεμελιώνεται σταθερά στην εμπειρική νευροεπιστήμη.

Ο Εγκέφαλος και η Συμπεριφορά

1

Δύο αντικρουόμενες απόψεις επιχειρούν να ερμηνεύσουν τη σχέση που υπάρχει μεταξύ του εγκεφάλου και της συμπεριφοράς

Ο εγκέφαλος έχει διακριτές λειτουργικές περιοχές

Οι γνωστικές λειτουργίες εντοπίζονται στον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων

Τα συναισθηματικά χαρακτηριστικά και ορισμένες πλευρές της προσωπικότητας έχουν επίσης ανατομικές εντοπίσεις

Οι νοητικές διεργασίες αντιπροσωπεύονται στον εγκέφαλο μέσω βασικών λειτουργιών επεξεργασίας

ΤΟ ΤΕΛΕΥΤΑΙΟ ΣΥΝΟΡΟ των βιολογικών επιστημών-η έσχατη πρόκληση-είναι η κατανόηση της βιολογικής βάσης της συνείδησης και των νοητικών διεργασιών με τις οποίες αντιλαμβανόμαστε, ενεργούμε, μαθαίνουμε και θυμόμαστε. Τις δύο τελευταίες δεκαετίες προέκυψε μια αξιοσημείωτη συνοχή στην επιστήμη της βιολογίας. Η δυνατότητά μας να βρούμε την αλληλουχία των νουκλεοτιδίων στα γονίδια και να την αντιστοιχίσουμε στην αλληλουχία των αμινοξέων στις πρωτεΐνες που αυτά κωδικοεύουν αποκάλυψε μη αναμενόμενες ομοιότητες μεταξύ των πρωτεϊνών του νευρικού συστήματος και πρωτεϊνών που συναντάμε σε άλλες περιοχές του σώματος. Ως αποτέλεσμα, έγινε δυνατό να έχουμε ένα γενικό πλάνο για τη λειτουργία των κυττάρων, ένα πλάνο που παρέχει ένα κοινό πλαίσιο αναφοράς μέσω του οποίου μπορούμε να αντιληφθούμε ολόκληρη την κυτταρική βιολογία, συμπεριλαμβανομένης της κυτταρικής νευροβιολογίας. Το επόμενο και ακόμη πιο προκλητικό βήμα στη διεργασία αυτή συνένωσης μέσα στην επιστήμη της βιολογίας, την οποία περιγράφουμε αδρά στο βιβλίο αυτό, θα είναι η συνένωση της μελέτης της συμπεριφοράς, της επιστήμης της νόησης, και της νευροεπιστήμης, της επιστήμης του εγκεφάλου. Αυτό το τελευταίο βήμα θα μας επιτρέψει να κατορθώσουμε να έχουμε μια ενοποιημένη επιστημονική προσέγγιση στη μελέτη της συμπεριφοράς.

Μια τέτοια εμπειριστατωμένη προσέγγιση στηρίζεται στην άποψη ότι ολόκληρη η συμπεριφορά είναι αποτέλεσμα της εγκεφαλικής λειτουργίας. Αυτό που συνήθως αποκαλούμε «νους» είναι ένα σύνολο λειτουργιών που διεκπεραιώνονται από τον εγκέφαλο. Οι δράσεις του εγκεφάλου βρίσκονται στη βάση όχι μόνο των σχετικών απλών κινητικών συμπεριφορών, όπως της βάδισης ή της πρόσληψης τροφής, αλλά όλων των σύνθετων γνωστικών δράσεων που πιστεύουμε ότι αποτελούν την ανθρώπινη πεμπουσία, όπως είναι η σκέψη, η ομιλία και η δημιουργία έργων τέχνης. Ως αποτέλεσμα όλων αυτών, οι διαταραχές της συμπεριφοράς που χαρακτηρίζουν τις ψυχικές νόσους - συναισθηματικές διαταραχές (διαταραχές του συναισθήματος) και γνωστικές διαταραχές (διαταραχές της σκέψης) - είναι διαταραχές της εγκεφαλικής λειτουργίας.

Σκοπός της νευροεπιστήμης είναι να ερμηνεύσει τη συμπεριφορά με όρους που αναφέρονται στις δραστηριότητες του εγκεφάλου. Πώς ο εγκέφαλος οργανώνει τα εκατομμύρια των νευρικών κυττάρων προκειμένου να παράγει τη συμπεριφορά και πώς αυτά τα κύτταρα επηρεάζονται από το περιβάλλον, στο οποίο περιλαμβάνονται οι ενέργειες των άλλων ανθρώπων; Η πρόοδος της νευροεπιστήμης στην εξήγηση της ανθρώπινης συμπεριφοράς είναι το κύριο θέμα στο βιβλίο αυτό.

Όπως όλες οι επιστήμες, η νευροεπιστήμη πρέπει να βρίσκεται συνεχώς απέναντι σε συγκεκριμένα θεμελιώδη ερωτήματα. Οι ειδικές νοητικές διεργασίες εντοπίζονται σε συγκεκριμένες περιοχές του εγκεφάλου ή, η νόηση αντιπροσωπεύει μια διεργασία που είναι ιδιότητα του συνόλου του εγκεφάλου; Αν οι επιμέρους νοητικές διεργασίες μπορούν να εντοπιστούν σε δια-

κριτές περιοχές του εγκεφάλου, ποια είναι η σχέση μεταξύ της ανατομικής και της φυσιολογίας μιας περιοχής και της ειδικής της λειτουργίας όσον αφορά στην αντίληψη, τη σκέψη ή την κίνηση; Αυτές οι σχέσεις είναι δυνατό να αποκαλυφθούν με την εξέταση της περιοχής στο σύνολό της ή με τη μελέτη των επιμέρους νευρικών κυττάρων; Στο κεφάλαιο αυτό εξετάζουμε σε ποια έκταση οι νοητικές λειτουργίες εντοπίζονται σε ειδικές περιοχές του εγκεφάλου και σε ποιο βαθμό τέτοιες τοπικές νοητικές διεργασίες μπορούν να γίνουν κατανοητές με βάση τις ιδιότητες των συγκεκριμένων νευρικών κυττάρων και των συνδέσεών τους.

Για να απαντήσουμε στα ερωτήματα αυτά, εξετάζουμε πώς η σύγχρονη νευροεπιστήμη προσεγγίζει μία από τις πιο σύνθετες γνωστικές συμπεριφορές- τη γλώσσα. Για να γίνει αυτό είναι ανάγκη να εστιάσουμε την προσοχή μας στον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων, στο μέρος του εγκεφάλου που αφορά στις πιο εξελιγμένες ανθρώπινες συμπεριφορές. Βλέπουμε πώς ο εγκέφαλος είναι οργανωμένος σε περιοχές, η κάθε μία από τις οποίες σχηματίζεται από μεγάλες ομάδες νευρώνων, και πώς οι πολύ σύνθετες συμπεριφορές μπορούν να ανιχνευθούν σε ειδικές περιοχές του εγκεφάλου και να γίνουν κατανοητές με βάση τη λειτουργία ομάδων νευρώνων. Στο επόμενο κεφάλαιο θα εξετάσουμε το πώς αυτά τα νευρικά κυκλώματα λειτουργούν σε κυτταρικό επίπεδο, χρησιμοποιώντας μια απλή ανατακτική συμπεριφορά για να δούμε τον τρόπο με τον οποίο τα αισθητικά σήματα μετατρέπονται σε κινητικές πράξεις.

Δύο αντικρουόμενες απόψεις επιχειρούν να ερμηνεύσουν τη σχέση που υπάρχει μεταξύ του εγκεφάλου και της συμπεριφοράς

Η κρατούσα αντίληψη για τα νευρικά κύτταρα, τον εγκέφαλο και τη συμπεριφορά προέκυψε τον 19ο αιώνα, μέσα από τη σύγκλιση πέντε πειραματικών κλάδων: της ανατομικής, της εμβρυολογίας, της φυσιολογίας, της φαρμακολογίας και της ψυχολογίας.

Πριν από την εφεύρεση του σύνθετου μικροσκοπίου τον 18ο αιώνα, ο νευρικός ιστός θεωρούνταν ότι λειτουργεί ως αδένας-μια άποψη που επικρατούσε ήδη από την εποχή του Έλληνα γιατρού Γαληνού, ο οποίος πίστευε ότι τα νεύρα είναι αγωγοί μεταφοράς υγρού που εκκρίνεται από τον εγκέφαλο και τον νωτιαίο μυελό και μεταφέρεται στην περιφέρεια του σώματος. Το μικροσκόπιο αποκάλυψε την πραγματική δομή των κυττάρων του νευρικού ιστού. Παρ' όλα αυτά, ο νευρικός ιστός δεν αποτέλεσε το αντικείμενο ενός συγκεκριμένου επιστημονικού κλάδου, παρά στα τέλη του 19ου αιώνα, όταν έγιναν οι πρώτες λεπτομερείς περιγραφές των νευρικών κυττάρων από τον Camillo Golgi και τον Santiago Ramón y Cajal.

Ο Golgi ανέπτυξε μια τεχνική χρώσεως με άλατα αργύρου που αποκάλυπτε στο μικροσκόπιο το σύνολο του νευρώνα. Μπόρεσε να δει καθαρά

ότι οι νευρώνες έχουν κυτταρικό σώμα και δύο κύριους τύπους προεκβολών ή αποφυάδων: τους δενδρίτες, οι οποίοι παρουσιάζουν διακλαδώσεις στο ένα άκρο του κυτταρικού σώματος, και τον νευράξονα που είναι μια μακριά αποφυάδα σαν καλώδιο, στο άλλο άκρο. Χρησιμοποιώντας την τεχνική του Golgi, ο Ramón y Cajal χρωμάτισε μεμονωμένα κύτταρα και έδειξε ότι ο νευρικός ιστός δεν είναι ένας συνεχής ιστός, αλλά ένα δίκτυο διακριτών κυττάρων. Στην πορεία αυτής της εργασίας του, ο Ramón y Cajal ανέπτυξε μερικές από τις βασικές έννοιες και ένα μεγάλο μέρος των πρώτων στοιχείων στα οποία στηρίχθηκε η *νευρωνική θεωρία*- η αρχή ότι το νευρικό κύτταρο είναι η στοιχειώδης μονάδα μετάδοσης σήματος στο νευρικό σύστημα.

Πρόσθετη πειραματική υποστήριξη της νευρωνικής θεωρίας προσέφερε τη δεκαετία του 1920 ο Αμερικανός εμβρυολόγος Ross Harrison, ο οποίος έδειξε ότι οι δύο κύριες αποφυάδες του νευρικού κυττάρου - οι δενδρίτες και ο νευράξονας - είναι συνέχεια του κυτταρικού σώματος και εκφύονται από αυτό ακόμη και σε ιστοκαλλιέργειες, όπου ο κάθε νευρώνας είναι απομονωμένος. Ο Harrison επίσης επιβεβαίωσε την άποψη του Ramón y Cajal ότι το ελεύθερο άκρο του νευράξονα σχηματίζει τον *αυξητικό κώνο*, ο οποίος οδηγεί τον αναπτυσσόμενο νευράξονα στον στόχο του (είτε πρόκειται για άλλα νευρικά κύτταρα είτε για μυς).

Η έρευνα της φυσιολογίας του νευρικού συστήματος άρχισε προς τα τέλη του 18ου αιώνα όταν ο Ιταλός γιατρός και φυσικός Luigi Galvani ανακάλυψε ότι τα ζωντανά διεγέρσιμα μυϊκά και νευρικά κύτταρα παράγουν ηλεκτρισμό. Κατά τη διάρκεια του 19ου αιώνα, τέθηκαν τα θεμέλια της σύγχρονης ηλεκτροφυσιολογίας από τρεις Γερμανούς φυσιολόγους- τον Emil DuBois-Reymond, τον Johannes Müller και τον Herman von Helmholtz- οι οποίοι κατέδειξαν ότι η ηλεκτρική δραστηριότητα ενός νευρικού κυττάρου επηρεάζει τη δραστηριότητα ενός άλλου κυττάρου με προβλέψιμους τρόπους.

Η επίδραση της φαρμακολογίας στο πώς αντιλαμβανόμαστε το νευρικό σύστημα και τη συμπεριφορά άρχισε προς τα τέλη του 19ου αιώνα, όταν ο Claude Bernard στη Γαλλία, ο Paul Erlich στη Γερμανία και ο John Langley στην Αγγλία έδειξαν ότι τα φάρμακα δεν αλληλεπιδρούν με τα κύτταρα αυθαίρετα αλλά συνδέονται με ειδικούς υποδοχείς που, τυπικά, βρίσκονται στην κυτταρική μεμβράνη, στην επιφάνεια των κυττάρων. Η ανακάλυψη αυτή αποτέλεσε τη βάση για την εξαιρετικής σπουδαιότητας μελέτη της χημικής φύσης της επικοινωνίας μεταξύ των νευρικών κυττάρων.

Η έρευνα της συμπεριφοράς από την πλευρά της ψυχολογίας έχει τις ρίζες της στις αρχές της δυτικής επιστήμης, στην κλασική ελληνική φιλοσοφία. Πολλά κεντρικά ζητήματα της σύγχρονης έρευνας της συμπεριφοράς, ιδιαιτέρως όσον αφορά στον τομέα της αντίληψης, σχηματοποιήθηκαν κατά τον 17ο αιώνα αρχικώς από τον René Descartes και κατόπιν από τον John Locke, για τους οποίους θα μιλήσουμε στη συνέχεια. Στα μέσα του 19ου αιώνα ο Charles Darwin έθεσε τις βάσεις για τη μελέτη των ζώων **ως πρότυπων** των ανθρώπινων ενεργειών και συμπεριφορών, δημοσιεύοντας τις παρατηρήσεις του για τη συνέχεια των ειδών κατά την εξέλιξη. Αυτή η νέα προσέγγιση προκάλεσε τη γέννηση της ηθολογίας, δηλαδή της μελέτης της συμπεριφοράς των ζώων στο φυσικό τους περιβάλλον και, αργότερα, της πειραματικής ψυχολογίας, δηλαδή της μελέτης της ανθρώπινης και ζωικής συμπεριφοράς υπό ελεγχόμενες συνθήκες.

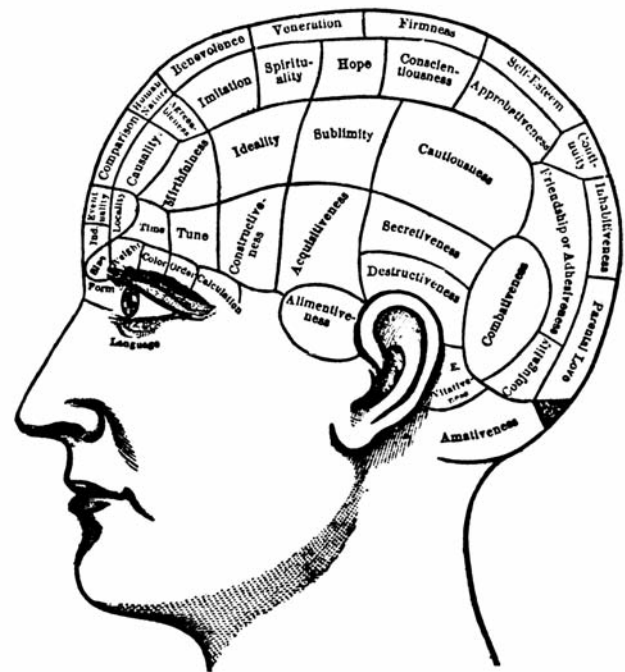
Ήδη από τα τέλη του 18ου αιώνα χρονολογούνται οι πρώτες προσπάθειες σύζευξης βιολογικών και ψυχολογικών εννοιών κατά τη μελέτη της συμπεριφοράς. Ο Franz Joseph Gall, ένας Γερμανός γιατρός και νευροανατόμος, υποστήριξε τρεις ριζοσπαστικές νέες ιδέες. Πρώτον, ότι συμπεριφορά εκπορεύεται από τον εγκέφαλο. Δεύτερον, ότι συγκεκριμένες περιοχές του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων ελέγχουν ειδικές λειτουργίες. Ο Gall βεβαίωσε ότι ο φλοιός των εγκεφαλικών ημισφαιρίων δεν λειτουργεί ως ενιαίο όργανο, αλλά διαιρείται σε τουλάχιστον 35 όργανα (αργότερα προστέθηκαν και άλλα), κάθε ένα από τα οποία αντιστοιχεί σε ένα συγκεκριμένο νοητικό χαρακτηριστικό. Ακόμη και οι πιο αφηρημένες ανθρώπινες συμπεριφορές, όπως η γενναιοδωρία, η κρυψινοία και η θρησκευτικότητα, είχαν μια δική τους, συγκεκριμένη εντόπιση στον εγκέφαλο. Τρίτον, ο Gall υποστήριξε ότι το κέντρο για κάθε νοητική λειτουργία μεγάλωνε σε μέγεθος με τη χρήση, όπως οι μυς αυξάνουν τον όγκο τους με την άσκηση. Καθώς το κάθε κέντρο μεγάλωνει, αναπόφευκτα προκάθει στο υπερκείμενο κρανίο εξογκώματα και ακρολοφίες που φανερώνουν ποιες είναι οι πιο ανα-

πτυγμένες περιοχές (Εικόνα 1-1). Αντί να κοιτάζει το περιεχόμενο του κρανίου, ο Gall επεδίωκε να αναπτύξει μια ανατομική βάση για την περιγραφή των γνωρισμάτων του χαρακτήρα συσχετίζοντας την προσωπικότητα κάποιου με τα εξογκώματα του κρανίου του. Η ψυχολογία του, που βασιζόταν στην κατανομή των εξογκωμάτων στην εξωτερική επιφάνεια της κεφαλής, έγινε γνωστή ως *φρενολογία*.

Προς τα τέλη της δεκαετίας του 1820, οι ιδέες του Gall υποβλήθηκαν σε πειραματική ανάληψη από τον Γάλλο φυσιολόγο Pierre Flourens. Ο Flourens επιχείρησε να απομονώσει τη συμβολή του «εγκεφαλικού οργάνου» στη συμπεριφορά, αφαιρώντας από τον εγκέφαλο πειραματοζώων τα λειτουργικά κέντρα που αναγνώριζε ο Gall. Από τα πειράματα αυτά ο Flourens συμπέρανε ότι οι συγκεκριμένες περιοχές του εγκεφάλου δεν είναι αποκλειστικώς υπεύθυνες για συγκεκριμένες συμπεριφορές αλλά ότι όλες οι περιοχές, ειδικά τα εγκεφαλικά ημισφαίρια, συμμετέχουν σε κάθε νοητική λειτουργία. Υποστήριξε ότι κάθε τμήμα του ημισφαιρίου έχει την ικανότητα να εκτελεί όλες τις λειτουργίες του ημισφαιρίου. Ως εκ τούτου, μια βλάβη σε συγκεκριμένη περιοχή του ημισφαιρίου θα έβληπε στον ίδιο βαθμό όλες τις εγκεφαλικές λειτουργίες.

Το 1823 ο Flourens έγραψε: «Όλες οι αντιλήψεις, όλες οι βουλήσεις καταλαμβάνουν την ίδια θέση σ' αυτά τα (εγκεφαλικά) όργανα· οι λειτουργίες της αντίληψης, της σκέψης, της βούλησης αποτελούν, επομένως, στην ουσία μία λειτουργία». Η γρήγορη αποδοχή αυτής της άποψης (που αργότερα ονομάστηκε άποψη του *ενιαίου πεδίου* του εγκεφάλου) βασίστηκε μόνο εν μέρει στην πειραματική εργασία του Flourens. Αντιπροσώπευσε επίσης μια αντίδραση απέναντι στην αυστηρή υλιστική θεωρηση του νου, που ήθελε τον ανθρώπινο εγκέφαλο να έχει μόνο βιολογική βάση, που ήθελε την ψυχή ανύπαρκτη και που υποβίβαζε όλες τις νοητικές διεργασίες σε δράσεις εντός διαφορετικών περιοχών του εγκεφάλου!

Η άποψη του ενιαίου πεδίου επικράτησε μέχρι τα μέσα του 19ου αιώνα, οπότε αμφισβητήθηκε από τον Άγγλο νευρολόγο J. Hughlings Jackson. Στις μελέτες του για την εστιακή επιληψία, μια νόσο που χαρακτηρίζεται



ΕΙΚΟΝΑ 1-1 Σύμφωνα με τη θεωρία της φρενολογίας του 19ου αιώνα, σύνθετα γνωρίσματα όπως η μαχητικότητα, η πνευματικότητα, η ελιπίδα και η ευσυνειδησία ελέγχονται από συγκεκριμένες περιοχές του εγκεφάλου, οι οποίες μεγαλώνουν με την ανάπτυξη αυτών των γνωρισμάτων. Αυτή η αύξηση του μεγέθους των περιοχών του εγκεφάλου είχε θεωρηθεί ότι προκαλεί χαρακτηριστικά εξογκώματα και ακρολοφίες στο υπερκείμενο κρανίο, από τα οποία ήταν δυνατό να εκτιμηθεί ο χαρακτήρας ενός ατόμου. Στον χάρτη αυτό, που έχει ληφθεί από ένα σκίτσο των αρχών του 19ου αιώνα, διακρίνονται 35 νοητικά και συναισθηματικά γνωρίσματα σε διακριτές περιοχές του κρανίου και του υποκείμενου φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων.

από σπασμούς που αρχίζουν από συγκεκριμένο μέρος του σώματος, ο Jackson έδειξε ότι διαφορετικές κινητικές και αισθητικές λειτουργίες εντοπίζονται σε διαφορετικές περιοχές του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων. Αυτές οι μελέτες αναπτύχθηκαν στη συνέχεια από τον Γερμανό νευρολόγο Karl Wernicke, τον Άγγλο φυσιολόγο Charles Sherrington και τον Ραμόν γ Cajal, οι οποίοι διαμόρφωσαν μια αντίθετη άποψη για τη λειτουργία του εγκεφάλου που ονομάστηκε *κυτταρικός συνδετισμός*. Σύμφωνα με την άποψη αυτή, οι επιμέρους νευρώνες είναι οι μονάδες μετάδοσης του σήματος του εγκεφάλου· γενικώς διατάσσονται σε λειτουργικές ομάδες που συνδέονται μεταξύ τους με ακριβή τρόπο. Ειδικά το έργο του Wernicke έδειξε ότι οι διαφορετικές συμπεριφορές παράγονται από διαφορετικές εγκεφαλικές περιοχές, οι οποίες συνδέονται μεταξύ τους με συγκεκριμένες νευρικές οδούς.

Οι διαφορές μεταξύ της θεωρίας του ενιαίου πεδίου και της θεωρίας του κυτταρικού συνδετισμού είναι περισσότερο εμφανείς στην ανάλυση του πώς ο εγκέφαλος παράγει το λόγο. Πριν αναφερθούμε στις κλινικές και ανατομικές μελέτες που σχετίζονται με την εντόπιση του λόγου, ας κάνουμε μια σύντομη ανασκόπηση της δομής του εγκεφάλου. (Η ανατομική οργάνωση του νευρικού συστήματος περιγράφεται λεπτομερώς στο Κεφάλαιο 17).

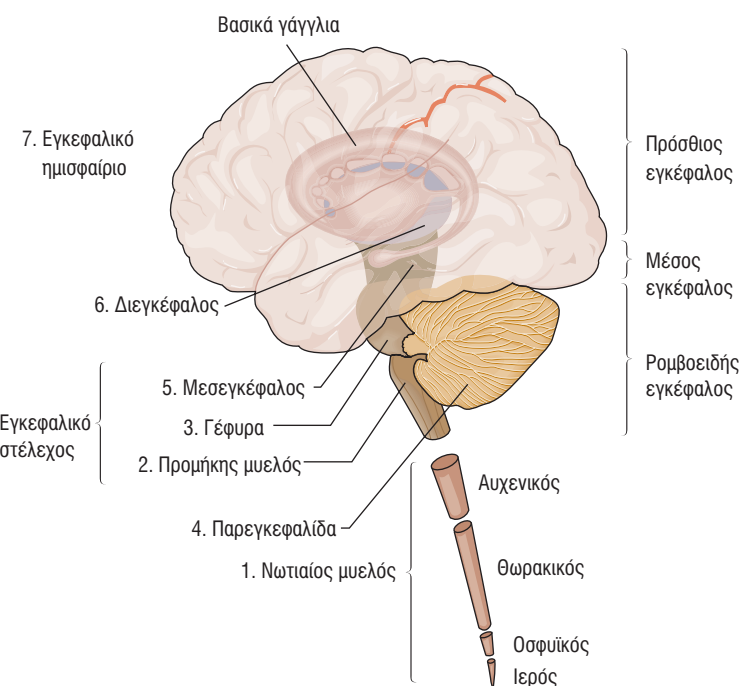
Ο εγκέφαλος έχει διακριτές λειτουργικές περιοχές

Το κεντρικό νευρικό σύστημα είναι μια αμφίπλευρη και συμμετρική δομή που αποτελείται από επτά κύρια μέρη: τον νωτιαίο μυελό, τον προμήκη μυελό, τη γέφυρα, την παρεγκεφαλίδα, τον μέσο εγκέφαλο, τον διάμεσο εγκέφαλο και τα εγκεφαλικά ημισφαίρια (Πλαίσιο 1-1 και Εικόνες 1-2 και 1-

ΠΛΑΙΣΙΟ 1-1 Το κεντρικό νευρικό σύστημα

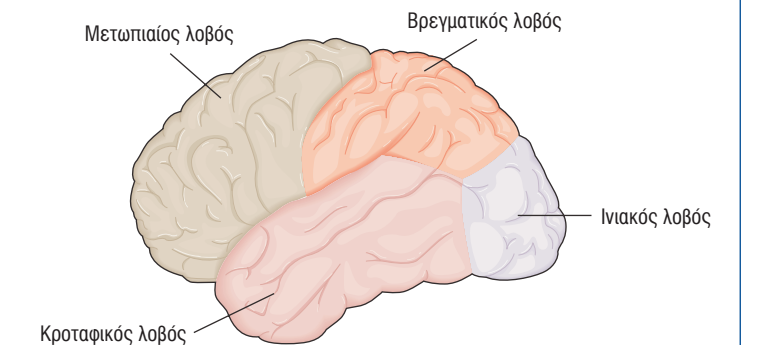
Το κεντρικό νευρικό σύστημα αποτελείται από επτά κύρια μέρη (Εικόνα 1-2Α).

1. Ο **νωτιαίος μυελός**, το πιο ουραίο τμήμα του κεντρικού νευρικού συστήματος, δέχεται και επεξεργάζεται αισθητικές πληροφορίες από το δέρμα, τις αρθρώσεις και τους μυς των άκρων και του κορμού και ελέγχει τις κινήσεις των άκρων και του κορμού. Υποδιαιρείται σε αυχενική, θωρακική, σφυϊκή και ιερή μοίρα. Ο νωτιαίος μυελός συνεχίζεται προς τα άνω ως *εγκεφαλικό στέλεχος*, το οποίο αποτελείται από τον προμήκη μυελό, τη γέφυρα και τον μεσεγκέφαλο (βλ. παρακάτω). Το στέλεχος δέχεται αισθητικές πληροφορίες από το δέρμα και τους μυς της κεφαλής και παρέχει κινητικό έλεγχο στους μυς της κεφαλής. Μεταφέρει επίσης πληροφορίες από τον νωτιαίο μυελό στον εγκέφαλο και από τον εγκέφαλο στον νωτιαίο μυελό και ρυθμίζει το επίπεδο εγρήγορσης και συνείδησης, μέσω του δικτυωτού σχηματισμού. Το εγκεφαλικό στέλεχος περιέχει αρκετές ευδιάκριτες ομάδες κυτταρικών σωμάτων νευρώνων, τους *πυρήνες των εγκεφαλικών νευρώνων*. Μερικοί από τους πυρήνες αυτούς δέχονται πληροφορίες από το δέρμα και τους μυς της κεφαλής· άλλοι ελέγχουν τις κινητικές εντολές προς τους μυς του προσώπου, του αυχένα και των οφθαλμών. Άλλοι, τέλος, είναι εξειδικευμένοι να λαμβάνουν πληροφορίες από τις ειδικές αισθήσεις: την ακοή, την ισορροπία και τη γεύση.
2. Ο **προμήκης μυελός**, ο οποίος βρίσκεται ακριβώς προς τα άνω του νωτιαίου μυελού, περιλαμβάνει κέντρα που είναι υπεύθυνα για αρκετές ζωτικές αυτόνομες λειτουργίες, όπως η πέψη, η αναπνοή και ο έλεγχος του καρδιακού ρυθμού.
3. Η **γέφυρα**, η οποία βρίσκεται ακριβώς προς τα άνω του προμήκους, μεταφέρει πληροφορίες σχετικές με την κίνηση από τα εγκεφαλικά ημισφαίρια προς την παρεγκεφαλίδα.
4. Η **παρεγκεφαλίδα** βρίσκεται πίσω από τη γέφυρα και συνδέεται με το στέλεχος με μεγάλες δεσμίδες ινών, οι οποίες ονομάζονται *παρεγκεφαλιδικά σκέλη*. Η παρεγκεφαλίδα τροποποιεί τη δύναμη και το εύρος της κίνησης και παίζει ουσιαστικό ρόλο στην εκμάθηση των κινητικών δεξιοτήτων.
5. Ο **μεσεγκέφαλος ή μέσος εγκέφαλος**, ο οποίος βρίσκεται προς τα άνω (κεφαλικώς) της γέφυρας, ελέγχει πολλές αισθητικές και κινητικές λειτουργίες, περιλαμβανομένων των οφθαλμικών κινήσεων και του συντονισμού των οπτικών και ακουστικών αντανακλαστικών.
6. Ο **διεγκέφαλος ή διάμεσος εγκέφαλος** βρίσκεται κεφαλικώς του μεσεγκεφάλου και περιέχει δύο δομές. Η μία, ο *θάλαμος*, επεξεργάζεται τις περισσότερες από τις πληροφορίες που φθάνουν στον φλοιό των ημισφαιρίων, προερχόμενες από το υπόλοιπο νευρικό σύστημα. Η άλλη, ο *υποθάλαμος*, ρυθμίζει τις αυτόνομες, ενδοκρινικές και σπληχνικές λειτουργίες.
7. Τα **εγκεφαλικά ημισφαίρια** αποτελούνται από μια εξωτερική στιβάδα με πολλή αϋλακές - τον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων - και από τρεις εν τω βάθει δομές: τα *βασικά γάγγλια*, τον *ιππόκαμπο* και την *αμυγδαλή*. Τα βασικά γάγγλια συμμετέχουν στη ρύθμιση της εκτέλεσης της κίνησης· ο ιππόκαμπος σχετίζεται με πλευρές της αποθήκευσης της μνήμης και η αμυγδαλή συντονίζει αυτόνομες και ενδοκρινικές αποκρίσεις σε συνδυασμό με συναισθηματικές καταστάσεις. Στον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων διακρίνουμε τέσσερις λοβούς: τον μετωπιαίο, τον βρεγματικό, τον κροταφικό και τον ινιακό (Εικόνα 1-2B).

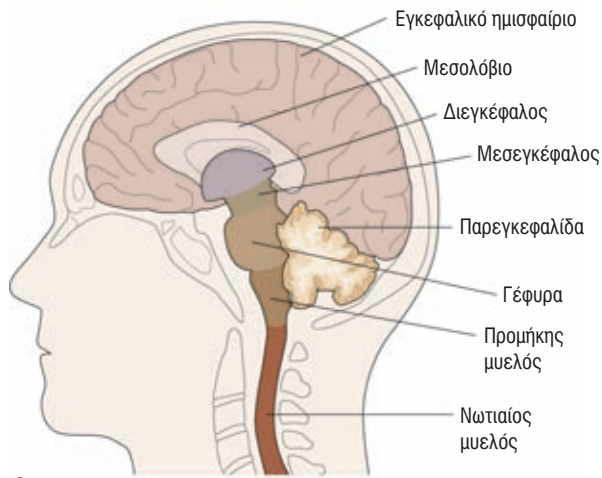


ΕΙΚΟΝΑ 1-2Α Το κεντρικό νευρικό σύστημα υποδιαιρείται σε επτά κύρια μέρη.

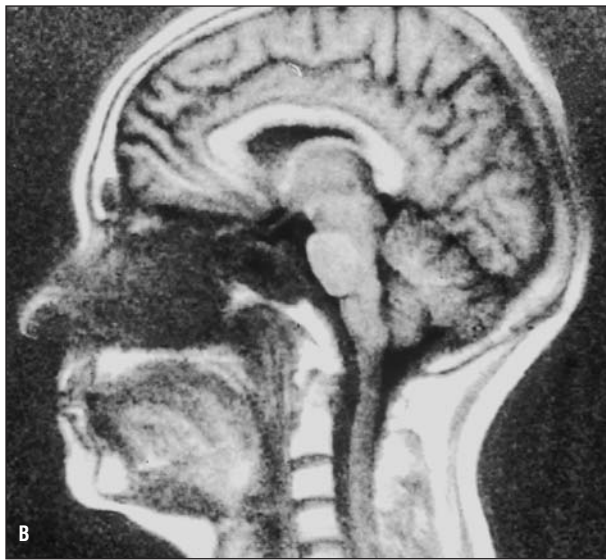
Επίσης, ο εγκέφαλος υποδιαιρείται σε τρεις ευρύτερες περιοχές: τον *ρομβοειδή εγκέφαλο* (προμήκης, γέφυρα και παρεγκεφαλίδα), τον *μέσο εγκέφαλο* και τον *πρόσθιο εγκέφαλο* (διεγκέφαλος και εγκεφαλικά ημισφαίρια). Ο ρομβοειδής εγκέφαλος (εξαιρουμένης της παρεγκεφαλίδας) και ο μέσος εγκέφαλος αποτελούν το εγκεφαλικό στέλεχος.



ΕΙΚΟΝΑ 1-2B Οι τέσσερις λοβοί του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων.



A



B

ΕΙΚΟΝΑ 1-3 Οι κύριες υποδιαιρέσεις του εγκεφάλου γίνονται εμφανείς σε τομή του εγκεφάλου κατά τη μέση γραμμή μεταξύ των δύο ημισφαιρίων. **A.** Αυτό το σχήμα δείχνει τη θέση των κύριων δομών του εγκεφάλου σε σχέση με εξωτερικά οδηγία σημεία. Οι φοιτητές που μελετούν την ανατομική του εγκεφάλου γρήγορα μαθαίνουν να διακρίνουν τα κύρια εσωτερικά οδηγία σημεία, όπως το μεσολόβιο, μια μεγάλη δεσμίδα νευρικών ινών που συνδέει το αριστερό με το δεξιό ημισφαίριο. **B.** Οι κύριες εγκεφαλικές υποδιαιρέσεις που φαίνονται στο σχήμα **A** είναι επίσης εμφανείς σε μια εικόνα μαγνητικής τομογραφίας από ζωντανό ανθρώπινο εγκέφαλο.

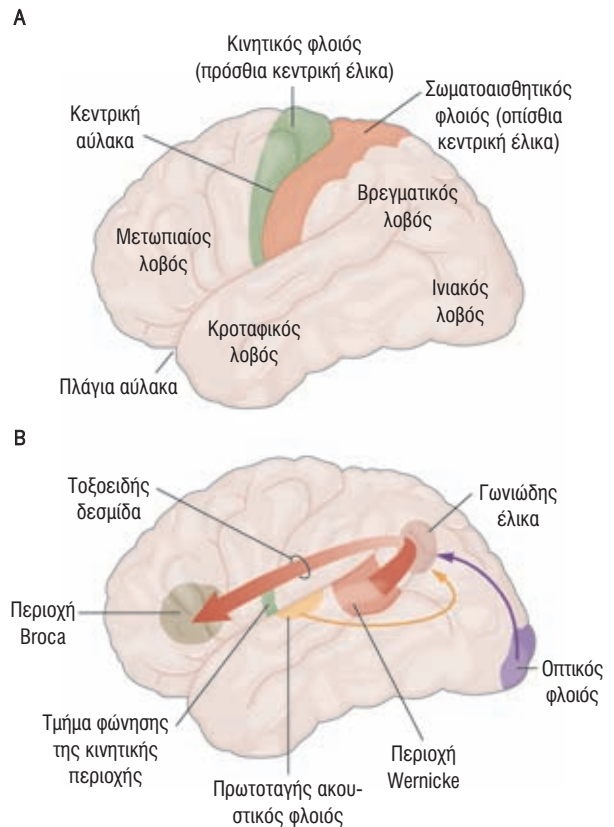
3). Οι απεικονιστικές τεχνικές που αναπτύχθηκαν τα τελευταία χρόνια επιτρέπουν την αναγνώριση των δομών αυτών στον ζωντανό ανθρώπινο εγκέφαλο. Με τη βοήθεια διαφόρων πειραματικών μεθόδων, τέτοιες εικόνες μπορούν να ληφθούν ενόσω οι εξεταζόμενοι ασχολούνται με συγκεκριμένες εργασίες, οι οποίες στη συνέχεια μπορούν να συσχετιστούν με τη δραστηριότητα συγκεκριμένων περιοχών του εγκεφάλου. Κατά συνέπεια, η άποψη του Gall ότι συγκεκριμένες, διαφορετικές περιοχές του φλοιού είναι εξειδικευμένες σε συγκεκριμένες λειτουργίες θεωρείται ως ακρογωνιαίος λίθος της σύγχρονης επιστήμης του εγκεφάλου.

Ένας από τους λόγους για τους οποίους το γεγονός αυτό διέφευγε από τους ερευνητές για τόσα πολλά χρόνια βρίσκεται σε μια άλλη οργανωτική αρχή του νευρικού συστήματος που είναι γνωστή ως *παράλληλη επεξεργασία*. Όπως θα δούμε παρακάτω, πολλές αισθητικές, κινητικές και γνωστικές λειτουργίες διεκπεραιώνονται από περισσότερες της μίας νευρικές οδούς. Όταν μια λειτουργική περιοχή ή μια οδός υποστεί βλάβη, συχνά υπάρχουν άλλες που μπορούν να αντισταθμίσουν εν μέρει την απώλεια, καθύπτοντας έτσι τις συμπεριφορικές ενδείξεις για την εντόπιση. Ωστόσο, οι νευρικές οδοί για ορισμένες ανώτερες λειτουργίες έχουν χαρτογραφηθεί με ακρίβεια.

Οι γνωστικές λειτουργίες εντοπίζονται στον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων

Οι εγκεφαλικές λειτουργίες που σχετίζονται με τις γνωστικές μας ικανότητες εντοπίζονται κατά κύριο λόγο στον *φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων* - στη φαιά ουσία που περιβάλλει και καλύπτει τα εγκεφαλικά ημισφαίρια. Σε κάθε ένα από τα δύο εγκεφαλικά ημισφαίρια, ο φλοιός διαιρείται σε τέσσερις ανατομικούς διακριτούς λοβούς: τον *μετωπιαίο*, τον *βρεγματικό*, τον *κροταφικό* και τον *νιακό* (βλ. Εικόνα 1-2B), τα ονόματα των οποίων προκύπτουν από τα ονόματα των υπερκείμενων οστών του κρανίου. Αυτοί οι λοβοί έχουν εξειδικευμένες λειτουργίες. Ο μετωπιαίος λοβός σχετίζεται σε μεγάλο βαθμό με τον προγραμματισμό της μελλοντικής δράσης και με τον έλεγχο της κίνησης· ο βρεγματικός λοβός σχετίζεται με τη σωματική αισθητικότητα και τη σωματική εικόνα· ο νιακός λοβός με την όραση· ο κροταφικός λοβός με την ακοή και μέσω των εν τω βάθει δομών - του ιππόκαμπου και της αμυγδαλής - με πλευρές της μάθησης, της μνήμης και του συναισθήματος. Κάθε λοβός έχει αρκετές χαρακτηριστικές πτυχές (πρόκειται για ένα εξελικτικό στρατήγημα προκειμένου να αυξηθεί το ωφέλιμο εμβαδόν σε έναν περιορισμένο χώρο). Τα ελικοειδή επάρματα ονομάζονται *έλικες* ενώ μεταξύ αυτών παρεμβάλλονται οι *αύλακες*. Οι πιο ανεπτυγμένες έλικες και αύλακες είναι ίδιες σε όλα τα άτομα και έχουν συγκεκριμένες ονομασίες. Παραδείγματος χάριν, η *πρόσθια κεντρική έλικα*, η οποία είναι υπεύθυνη για την κινητική λειτουργία, χωρίζεται από την *οπτική κεντρική έλικα*, η οποία σχετίζεται με την αισθητική λειτουργία, με την *κεντρική αύλακα* (Εικόνα 1-4A).

Η οργάνωση του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων έχει δύο σημαντικά χαρακτηριστικά. Πρώτον, κάθε ημισφαίριο σχετίζεται κυρίως με αισθη-



ΕΙΚΟΝΑ 1-4 Οι κύριες περιοχές του φλοιού σε έξω πλάγια όψη του αριστερού ημισφαιρίου. **A.** Περίγραμμα του αριστερού ημισφαιρίου. **B.** Περιοχές που σχετίζονται με τον λόγο. Η *περιοχή Wernicke* επεξεργάζεται τις ακουστικές πληροφορίες για τη γλώσσα και είναι σημαντική για την κατανόηση του λόγου. Βρίσκεται κοντά στον πρωτοταγή ακουστικό φλοιό και στη γωνιώδη έλικα, η οποία συνδυάζει ακουστικές πληροφορίες με πληροφορίες από άλλες αισθήσεις. Η *περιοχή Broca* ελέγχει την παραγωγή του λόγου. Βρίσκεται κοντά στην κινητική περιοχή και ελέγχει τις κινήσεις του στόματος και της γλώσσας για την παραγωγή των λέξεων. Η περιοχή Wernicke επικοινωνεί με την περιοχή Broca με μια δεσμίδα ινών, την *τοξοειδή δεσμίδα* (Από Geschwind 1979, προσαρμοσμένη).

τικές και κινητικές λειτουργίες του *αντίπλευρου* (αντίθετου) ημιμορίου του σώματος. Έτσι, μια αισθητική πληροφορία που φθάνει στον νωτιαίο μυελό - ας πούμε από το αριστερό χέρι - φέρεται στη δεξιά πλευρά του νευρικού συστήματος (είτε στον νωτιαίο μυελό είτε στο στέλεχος) προτού μεταβιβαστεί στον φλοιό των ημισφαιρίων. Αντίστοιχα, οι κινητικές περιοχές του δεξιού ημισφαιρίου ασκούν έλεγχο των κινήσεων του αντίθετου, αριστερού, ημιμορίου του σώματος. Δεύτερον, αν και τα ημισφαίρια φαίνονται όμοια, δεν είναι απολύτως συμμετρικά ούτε ως προς την κατασκευή, ούτε ως προς τη λειτουργία.

Πολλά από αυτά που γνωρίζουμε σχετικά με την εντόπιση της γλώσσας προέρχονται από τη μελέτη της *αφασίας*, μιας κατηγορίας γλωσσικών διαταραχών που συναντώνται συχνότερα σε άτομα που υπέστησαν αγγειακά εγκεφαλικά επεισόδια (θρόμβωση ή ρήξη αγγείου που αρδεύει τμήμα του εγκεφαλικού ημισφαιρίου). Πολλές από τις σημαντικές ανακαλύψεις στη μελέτη της αφασίας πραγματοποιήθηκαν η μία αμέσως μετά την άλλη, το τελευταίο μισό του 19ου αιώνα. Το σύνολο των επιτευγμάτων αυτών αποτελεί ένα από τα πιο συναρπαστικά κεφάλαια στη μελέτη της ανθρώπινης συμπεριφοράς, διότι προσέφερε τα πρώτα δεδομένα για την θεώρηση της βιολογικής βάσης μιας σύνθετης νοητικής λειτουργίας.

Ο Γάλλος νευρολόγος Pierre Paul Broca επηρεάστηκε αρκετά από τον Gall και από την ιδέα ότι οι εγκεφαλικές λειτουργίες μπορούν να εντοπιστούν. Ο Broca επεξέτεινε τη σκέψη του Gall κατά έναν σημαντικό τρόπο. Υποστήριξε ότι η φρενολογία, η προσπάθεια να εντοπιστούν οι νοητικές λειτουργίες, πρέπει να βασιστεί στην εξέταση εγκεφαλικών βλαβών που προκαλούνται από κλινικές βλάβες και όχι στην εξέταση των εξογκωμάτων στην εξωτερική επιφάνεια της κεφαλής. Έτσι, το 1861 έγραψε: «Σκέφθηκα ότι αν ποτέ υπήρχε φρενολογική επιστήμη, αυτή θα ήταν η φρενολογία των ελίκων (που υπάρχουν στον φλοιό) και όχι η φρενολογία των εξογκωμάτων (που υπάρχουν στο εξωτερικό της κεφαλής).» Βασισμένος στην αντίληψη αυτή, ο Broca ίδρυσε τη *νευροψυχολογία*, μια επιστήμη που ασχολείται με τις νοητικές διεργασίες και την οποία διέκρινε από τη φρενολογία του Gall.

Το 1861, ο Broca περιέγραψε την περίπτωση του ασθενούς Leborgne, ο οποίος μπορούσε να κατανοήσει τον λόγο, αλλά δε μπορούσε να μιλήσει. Ο ασθενής δεν είχε κάποιο από τα συνηθισμένα κινητικά ελλείμματα (με τη γλώσσα, το στόμα ή τις φωνητικές χορδές) που θα μπορούσαν να επηρεάσουν την ομιλία. Μπορούσε να εκφέρει μεμονωμένες λέξεις, να σφυριχίζει και να τραγουδήσει μια μελωδία χωρίς δυσκολία. Δεν μπορούσε όμως να μιλήσει χρησιμοποιώντας τους κανόνες της γραμματικής ή να σχηματίσει πλήρεις προτάσεις, αλλά ούτε και να εκφράσει τις ιδέες του γραπτώς. Η εξέταση του εγκεφάλου του ασθενούς μετά τον θάνατό του αποκάλυψε μια βλάβη στην οπίσθια περιοχή του μετωπιαίου λοβού (που σήμερα ονομάζεται *περιοχή Broca*: Εικόνα 1-4B). Ο Broca μελέτησε οκτώ παρόμοιους ασθενείς, που όλοι τους είχαν βλάβη στην περιοχή αυτή, και μάλιστα όλοι στο αριστερό ημισφαίριο. Αυτή η ανακάλυψη οδήγησε τον Broca να ανακοινώσει, το 1864, μια από τις πιο γνωστές αρχές της εγκεφαλικής λειτουργίας: *"Nous parlons avec l' hémisphère gauche!"* («Μιλάμε με το αριστερό ημισφαίριο!»)

Το έργο του Broca έδωσε ώθηση στην έρευνα για την εντόπιση στον φλοιό άλλων συγκεκριμένων λειτουργιών συμπεριφοράς - μια έρευνα που σύντομα απέδωσε. Το 1870, ο Gustav Fritsch και ο Eduard Hitzig αιφνιδίασαν την επιστημονική κοινότητα δείχνοντας ότι μπορούν να παράγουν χαρακτηριστικές και σαφείς κινήσεις των άκρων σε σκύλους, όπως η έκταση του άκρου, με τον ηλεκτρικό ερεθισμό μιας συγκεκριμένης περιοχής της πρόσθιας κεντρικής έλικας. Αυτές οι περιοχές εντοπιζόταν πάντα στον αντίπλευρο κινητικό φλοιό. Έτσι, στον άνθρωπο, το δεξί χέρι, το οποίο συνήθως χρησιμοποιείται στο γράψιμο και σε κινήσεις δεξιάτητας, ελέγχεται από το αριστερό ημισφαίριο, το ίδιο ημισφαίριο που ελέγχει και την ομιλία. Συνεπώς, στους περισσότερους ανθρώπους το αριστερό ημισφαίριο θεωρείται ως *επικρατές* (κυρίαρχο).

Το επόμενο βήμα έγινε το 1876 από τον Karl Wernicke. Σε ηλικία 26 ετών, ο Wernicke δημοσίευσε την κλασική πλέον εργασία «The Symptom-Complex of Aphasia: A psychological study on an Anatomical Basis» («Το σύμπλεγμα συμπτωμάτων της αφασίας: Ψυχολογική μελέτη επί ανατομικής βάσεως»). Στην εργασία αυτή περιέγραψε έναν νέο τύπο αφασίας, που περιελάμβανε αδυναμία κατανόησης του λόγου, παρά αδυναμία ομιλίας (*υπο-*

δεκτική και όχι *εκφραστική* δυσλειτουργία). Ενώ οι ασθενείς του Broca μπορούσαν να κατανοήσουν αλλά δε μπορούσαν να μιλήσουν, ο ασθενής του Wernicke μπορούσε να μιλήσει, αλλά δεν μπορούσε να κατανοήσει τη γλώσσα - ούτε καν τα δικά του λόγια. Επιπλέον, η θέση της βλάβης σ' αυτόν τον νέο τύπο αφασίας διέφερε από εκείνη που περιέγραψε ο Broca: η φλοιική βλάβη εντοπιζόταν στο οπίσθιο τμήμα του κροταφικού λοβού, εκεί όπου ο κροταφικός λοβός συμβάλλει με τον βρεγματικό και τον ινιακό (Εικόνα 1-4B).

Με βάση την ανακάλυψη αυτή και τις εργασίες των Broca, Fritsch και Hitzig, ο Wernicke διατύπωσε μια θεωρία για τη γλώσσα που επιχειρούσε να συμβιβάσει και να επεκτείνει τις δύο υπάρχουσες θεωρίες για την εγκεφαλική λειτουργία. Οι φρενολόγοι υποστήριζαν ότι ο φλοιός είναι ένα μωσαϊκό λειτουργικών ειδικών περιοχών, ενώ οι υποστηρικτές της σχολής του ενιαίου πεδίου υποστήριζαν ότι οι νοητικές λειτουργίες ήταν ομοιογενώς καταμεμημένες σε ολόκληρο τον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων. Ο Wernicke υποστήριξε ότι μόνο οι πιο βασικές νοητικές λειτουργίες, αυτές που αφορούσαν απλές αντιληπτικές και κινητικές δραστηριότητες, εντοπίζονται σε διακριτές περιοχές του φλοιού. Υποστήριξε ακόμη ότι οι πιο σύνθετες γνωστικές λειτουργίες προκύπτουν ως αποτέλεσμα των διασυνδέσεων μεταξύ αρκετών λειτουργικών περιοχών. Θέτοντας την αρχή της εντοπισμένης λειτουργίας μέσα σε ένα συνδεσμολογικό πλαίσιο, ο Wernicke έκανε την εκτίμηση ότι τα διάφορα στοιχεία μιας απλής συμπεριφοράς υφίστανται επεξεργασία σε διαφορετικές περιοχές του εγκεφάλου. Έτσι, ήταν ο πρώτος που προώθησε την ιδέα της *καταμεμημένης επεξεργασίας*, που σήμερα αποτελεί κεντρικό σημείο της θεώρησής μας για τη λειτουργία του εγκεφάλου.

Ο Wernicke θεώρησε ως αξίωμα ότι ο λόγος εμπεριέχει ξεχωριστά κινητικά και αισθητικά προγράμματα, το κάθε ένα από τα οποία ελέγχεται από ξεχωριστές περιοχές του φλοιού. Υποστήριξε ότι το κινητικό πρόγραμμα, το οποίο ελέγχει τις κινήσεις του στόματος κατά την ομιλία, εντοπίζεται στην περιοχή Broca, η οποία βρίσκεται στην κατάλληλη θέση, μπροστά από την κινητική περιοχή που ελέγχει το στόμα, τη γλώσσα, την υπερώα και τις φωνητικές χορδές (Εικόνα 1-4B). Το αισθητικό πρόγραμμα, το οποίο ελέγχει την αντίληψη των λέξεων, αποδόθηκε στην περιοχή του κροταφικού λοβού που είχε ανακαλύψει ο ίδιος (που σήμερα ονομάζεται περιοχή Wernicke). Η περιοχή αυτή περιβάλλεται από τον ακουστικό φλοιό όπως επίσης και από περιοχές που συνοδικά είναι γνωστές ως *συνειρμικός φλοιός*, δηλαδή περιοχές που ολοκληρώνουν ακουστικές, οπτικές και σωματοαισθητικές πληροφορίες για να προκύψουν σύνθετες αντιλήψεις.

Ο Wernicke, λοιπόν, διατύπωσε το πρώτο συνεκτικό μοντέλο για την οργάνωση του λόγου, το οποίο (με τροποποιήσεις και περαιτέρω επεξεργασία, στις οποίες θα αναφερθούμε αργότερα) είναι ακόμη και σήμερα χρήσιμο. Σύμφωνα με το μοντέλο αυτό, τα πρώτα βήματα στην επεξεργασία των προφορικών ή γραπτών λέξεων από τον εγκέφαλο γίνονται σε χωριστές αισθητικές περιοχές του φλοιού, εξειδικευμένες για ακουστικές και οπτικές πληροφορίες. Η νευρική αντιπροσωπείωση κάθε μίας από τις παραστάσεις αυτές μεταβιβάζεται στη συνέχεια σε μια φλοιική συνειρμική περιοχή που είναι εξειδικευμένη για οπτικές και ακουστικές πληροφορίες, τη γωνιώδη έλικα. Εδώ, σύμφωνα με τον Wernicke, προφορικές ή γραπτές λέξεις μετασχηματίζονται σε μια κοινή νευρική αναπαράσταση, που αφορά και στην ομιλία και στη γραφή. Από τη γωνιώδη έλικα η αναπαράσταση αυτή μεταβιβάζεται στην περιοχή Wernicke, όπου αναγνωρίζεται ως λόγος και συνδέεται με το νόημα. Χωρίς τη σύνδεση αυτή, η ικανότητα κατανόησης του λόγου χάνεται. Η κοινή νευρική αναπαράσταση μεταβιβάζεται, στη συνέχεια, από την περιοχή Wernicke στην περιοχή Broca, όπου μετασχηματίζεται από αισθητική (ακουστική ή οπτική) αναπαράσταση σε κινητική αναπαράσταση που μπορεί να οδηγήσει σε προφορικό ή γραπτό λόγο. Όταν δεν μπορεί να πραγματοποιηθεί ο τελευταίος αυτός μετασχηματισμός, από αισθητική σε κινητική αναπαράσταση, χάνεται η ικανότητα γλωσσικής έκφρασης (με προφορικές λέξεις ή γραπτώς).

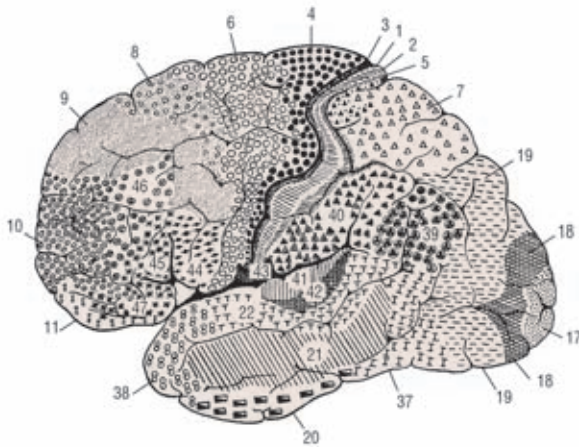
Με βάση τον συλλογισμό αυτό, ο Wernicke προέβλεψε σωστά την ύπαρξη ενός τρίτου τύπου αφασίας, που προκύπτει από την αποσύνδεση των δύο περιοχών. Στην περίπτωση αυτή δεν προσβάλλονται οι υποδεκτικές και κινητικές ζώνες του λόγου, αλλά οι νευρικές ίνες που συνδέουν τις δύο περιοχές μεταξύ τους. Αυτή η *αφασία αγωγής*, όπως ονομάζεται σή-

μερα, χαρακτηρίζεται από εσφαλμένη χρήση των λέξεων (*παραφασία*). Οι ασθενείς με αφασία αγωγής μπορούν να κατανοήσουν τις λέξεις που ακούν και βλέπουν και δεν έχουν κινητικές δυσκολίες όταν μιλούν. Παρ' όλη αυτά, δεν μπορούν να μιλήσουν σωστά· παραλείπουν τμήματα λέξεων ή αντικαθιστούν ήχους με άλλους, με λήθος τρόπο. Αν και επώδυνα ενήμεροι για τα λάθη τους, δεν μπορούν να τα διορθώσουν.

Εμπνευσμένη από τον Wernicke, μια νέα σχολή φλοιϊκής εντόπισης, με επικεφαλής τον ανατόμο Korbinian Brodmann, εμφανίστηκε στη Γερμανία, στις αρχές του 20ου αιώνα. Η σχολή αυτή προσπάθησε να διακρίνει τις διαφορετικές λειτουργικές περιοχές του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων, βασιζόμενη στη μορφολογία των κυττάρων και στη χαρακτηριστική διάταξη των κυττάρων αυτών σε στιβάδες. Χρησιμοποιώντας την *κυτταροαρχιτεκτονική* αυτή μέθοδο, ο Brodmann διέκρινε 52 ανατομικές και λειτουργικές διακριτές περιοχές στον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων του ανθρώπου (Εικόνα 1-5).

Έτσι, στις αρχές του 20ου αιώνα υπήρχαν πειστικές λειτουργικές και ανατομικές αποδείξεις για την ύπαρξη πολλών διακριτών περιοχών στον φλοιό, σε κάποιες από τις οποίες θα μπορούσαν να αποδοθούν συγκεκριμένοι ρόλοι στη συμπεριφορά. Εντούτοις, κατά τη διάρκεια του πρώτου ημίσεως του 20ου αιώνα, στην πειραματική σκέψη και στην κλινική πράξη επικρατούσε η άποψη του ενιαίου πεδίου και όχι ο κυτταρικός συνδετισμός. Η παράδοση αυτή κατάσταση οφειλόταν σε μεγάλο βαθμό στην επιχειρηματολογία έγκριτων νευροεπιστημόνων, ανάμεσα στους οποίους συγκαταλέγονταν εξέχουσες προσωπικότητες, όπως ο Βρετανός νευρολόγος Henry Head, ο Γερμανός νευροψυχολόγος Kurt Goldstein, ο Ρώσος φυσιολόγος της συμπεριφοράς Ivan Pavlov και ο Αμερικανός ψυχολόγος Karl Lashley, οι οποίοι υποστήριζαν την άποψη του ενιαίου πεδίου.

Η πιο ισχυρή προσωπικότητα της ομάδας αυτής ήταν ο Lashley, ο οποίος ήταν πολύ επιφυλακτικός ως προς την κυτταροαρχιτεκτονική προσέγγιση των λειτουργικών αντιπροσωπεύσεων του φλοιού. «Ο "ιδανικός" αρχιτεκτονικός χάρτης είναι σχεδόν άχρηστος», έγραφε ο Lashley. «Η υποδιαίρεση σε περιοχές είναι ανατομικός άνευ σημασίας και παραπληθυντική ως προς τις πιθανολογούμενες λειτουργικές περιοχές του φλοιού». Η επιφυλακτικότητα του



ΕΙΚΟΝΑ 1-5 Στις αρχές του 20ου αιώνα ο Korbinian Brodmann διαίρεσε τον φλοιό των εγκεφαλικών ημισφαιρίων σε 52 διακριτές περιοχές, με βάση τη μορφολογία των νευρικών κυττάρων και τη χαρακτηριστική διάταξη των κυτταρικών στιβάδων. Η χαρτογράφηση του φλοιού από τον Brodmann χρησιμοποιείται ακόμη και σήμερα και συνεχώς εκσυγχρονίζεται. Σ' αυτό το σχήμα, η κάθε περιοχή αντιπροσωπεύεται από ένα σύμβολο και αριθμείται με έναν μοναδικό αριθμό. Αρκετές περιοχές που καθορίστηκαν από τον Brodmann βρέθηκε ότι ελέγχουν ειδικές εγκεφαλικές λειτουργίες. Παραδείγματος χάριν, η περιοχή 4, ο κινητικός φλοιός, είναι υπεύθυνη για την εκούσια κινητικότητα. Οι περιοχές 1, 2 και 3 περιλαμβάνουν τον πρωτοταγή σωματοαισθητικό φλοιό, ο οποίος δέχεται πληροφορίες για τις σωματικές αισθήσεις. Η περιοχή 17 είναι ο πρωτοταγής οπτικός φλοιός, ο οποίος δέχεται πληροφορίες από τους οφθαλμούς και τις μεταδίδει σε άλλες περιοχές για περαιτέρω επεξεργασία. Οι περιοχές 41 και 42 περιλαμβάνουν τον πρωτοταγή ακουστικό φλοιό. Περιοχές που δεν είναι ορατές από την έξω επιφάνεια του ημισφαιρίου δεν φαίνονται στο σχήμα.

Lashley ενισχύθηκε από τις προσπάθειές του να εντοπίσει, στο πνεύμα της εργασίας του Flourens, μια συγκεκριμένη θέση για τη μάθηση, μελετώντας τις επιπτώσεις διαφόρων βλαβών στην ικανότητα των επιμύων να μάθουν να κινούνται σε έναν λαβύρινθο. Αλλά, ο Lashley διαπίστωσε ότι το μέγεθος της δυσκολίας μάθησης που προκαλούσαν οι εγκεφαλικές βλάβες φαινόταν να εξαρτάται από την έκταση της βλάβης και όχι από την ακριβή θέση της. Η απογοήτευση του Lashley - και άλλων ψυχολόγων, μετά από αυτόν - τον οδήγησε στο συμπέρασμα ότι η μάθηση και άλλες νοητικές λειτουργίες δεν έχουν μια ειδική θέση στον εγκέφαλο και, επομένως, δεν μπορούν να συσχετιστούν με συγκεκριμένες ομάδες νευρώνων.

Με βάση αυτές τις παρατηρήσεις, ο Lashley ανασχημάτισε την άποψη του ενιαίου πεδίου και διατύπωσε μια θεωρία λειτουργίας του εγκεφάλου, τη *μαζική δράση*, η οποία υποβάθμιζε ακόμη περισσότερο τη σημασία των επιμέρους νευρώνων, των ειδικών νευρωνικών συνδέσεων και των ανεξάρτητων, λειτουργικά, ειδικών περιοχών του εγκεφάλου. Εφαρμόζοντας την αντίληψη αυτή στην αφασία, οι Head και Goldstein υποστήριξαν ότι οι διαταραχές της γλώσσας μπορούν να προκύψουν από βλάβη σχεδόν οποιασδήποτε περιοχής του φλοιού. Μια βλάβη του φλοιού, ανεξάρτητα από την εντόπισή της, έχει ως αποτέλεσμα την υποβάθμιση της πλούσιας αφηρημένης γλώσσας του ασθενούς και την εμφάνιση της φτωχής γλώσσας που χαρακτηρίζει την αφασία.

Τα πειράματα του Lashley με επίμυς και οι κλινικές παρατηρήσεις του Head επανεκτιμήθηκαν σταδιακά. Ποικίλες μελέτες έδειξαν ότι η δοκιμασία εκμάθησης λαβύρινθου, που χρησιμοποιήθηκε από τον Lashley, είναι ακατάλληλη για τη μελέτη εντόπισης της φλοιϊκής λειτουργίας, διότι κινητοποιεί πολλή κινητική και αισθητικές ικανότητες. Ένα ζώο αποστερημένο από μια αισθητική λειτουργία (όπως είναι η όραση) είναι ακόμη ικανό να μάθει να τρέχει στον λαβύρινθο, χρησιμοποιώντας μια άλλη αίσθηση (παραδείγματος χάριν, ακουθωθέντας απτικά ή οσφρητικά σήματα). Επιπλέον, όπως θα δούμε, πολλές νοητικές λειτουργίες διεκπεραιώνονται από περισσότερες της μίας περιοχές ή νευρωνικές οδούς και μία και μόνη βλάβη μπορεί να μην τις καταστρέψει όλες.

Επιπροσθέτως, οι ενδείξεις για εντόπιση της λειτουργίας σύντομα ενισχύθηκαν σημαντικά. Αρχίζοντας από τα τέλη της δεκαετίας του 1930, ο Edgar Adrian στην Αγγλία και οι Wade Marshall και Philip Bard στις ΗΠΑ, ανακάλυψαν ότι εφαρμόζοντας απτικά ερεθίσματα σε διαφορετικά μέρη του σώματος μιας γάτας, προκαλούσαν ηλεκτρική δραστηριότητα σε διαφορετικές περιοχές του φλοιού των εγκεφαλικών ημισφαιρίων και αυτό τους επέτρεψε να κατασκευάσουν έναν ακριβή χάρτη της επιφάνειας του σώματος που αντιστοιχούσε σε συγκεκριμένες περιοχές του φλοιού που περιγράφηκαν από τον Brodmann. Αυτές οι μελέτες απέδειξαν ότι οι κυτταροαρχιτεκτονικές περιοχές του φλοιού *μπορούν* να καθοριστούν πέραν κάθε αμφιβολίας με βάση αρκετά ανεξάρτητα κριτήρια, όπως ο κυτταρικός τύπος και οι κυτταρικές στιβάδες, οι κυτταρικές συνδέσεις και, κυρίως, η φυσιολογική λειτουργία. Όπως θα δούμε σε επόμενα κεφάλαια, η τοπική λειτουργική οργάνωση είναι βασική αρχή της οργάνωσης του φλοιού, γεγονός που εκτείνεται ακόμη και στις επιμέρους στήλες κυττάρων που βρίσκονται μέσα στην ίδια λειτουργική περιοχή. Πράγματι, ο εγκέφαλος διαιρείται σε ακόμη περισσότερες λειτουργικές περιοχές από εκείνες που διέκρινε ο Brodmann.

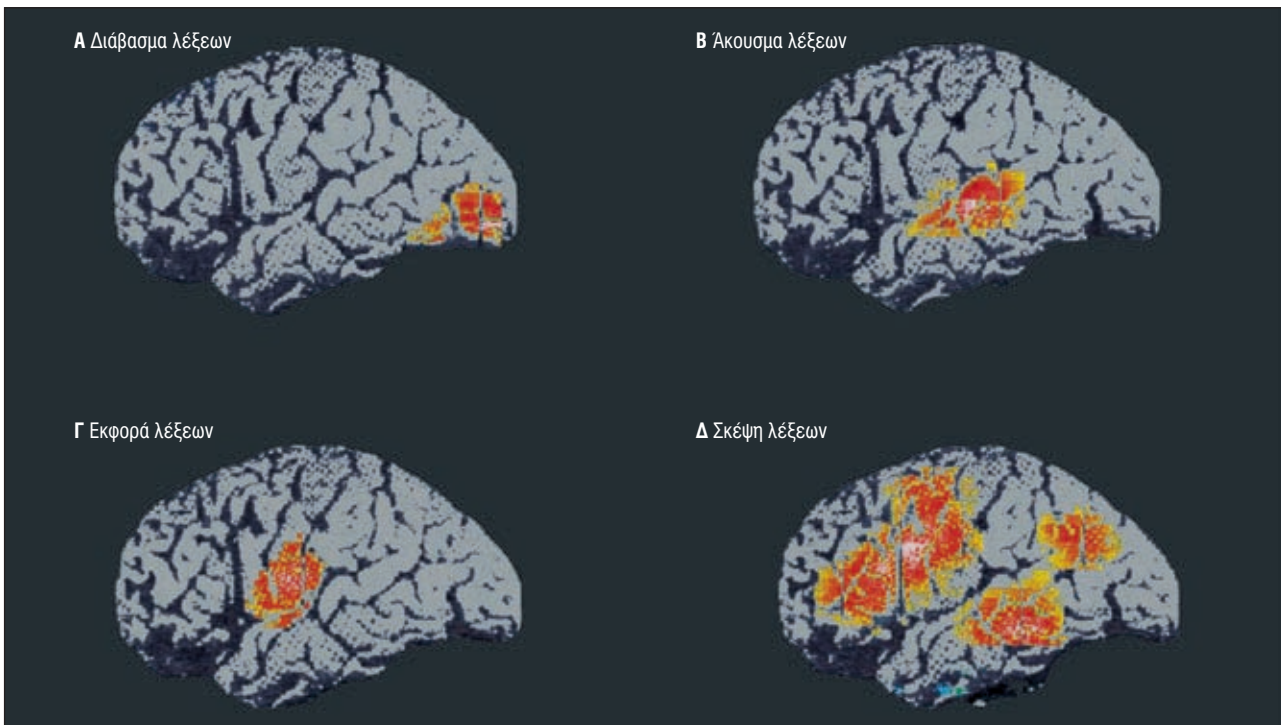
Με τη βοήθεια περισσότερο εκλεπτυσμένων μεθόδων κατέστη δυνατό να μάθουμε περισσότερα σχετικά με τη λειτουργία διαφορετικών εγκεφαλικών περιοχών που αφορούν στον λόγο. Στα τέλη της δεκαετίας του 1950, ο Wilder Penfield, και πιο πρόσφατα ο George Ojemann, χρησιμοποίησαν μικρά ηλεκτρόδια για να διεγείρουν τον φλοιό ασθενών σε εγρήγορση, κατά τη διάρκεια χειρουργικών επεμβάσεων για επιληψία (οι οποίες διενεργούνταν με τοπική αναισθησία), ερευνώντας για περιοχές που παράγουν τη γλώσσα. Ζητούσαν από τους ασθενείς να ονομάζουν αντικείμενα ή να χρησιμοποιούν με διαφορετικό τρόπο τον λόγο ενόσω διεγείρονταν διαφορετικές περιοχές του φλοιού. Αν η περιοχή του φλοιού έπαιζε ρόλο στον λόγο, η εφαρμογή ηλεκτρικού ερεθίσματος ανέστειλε την ικανότητα του ασθενούς να ονομάζει αντικείμενα. Κατ' αυτόν τον τρόπο, ο Penfield και ο Ojemann επιβεβαίωσαν - στον ζωντανό, με πλήρη συνείδηση εγκέφαλο - τις περιοχές για τη γλώσσα στον φλοιό, που είχαν περιγράψει ο Broca και ο Wernicke. Επιπλέον, ο Ojemann ανακάλυψε και άλλες περιοχές σημαντικές για τον λόγο, δείχνοντας ότι τα νευρικά δίκτυα για τον λόγο είναι μεγαλύτερα από εκείνα που σκιαγραφήθηκαν από τους Broca και Wernicke.

Η θεώρηση αυτή για τη νευρική βάση του λόγου έδωσε ώθηση σε εντοπιστικές μελέτες στον εγκέφαλο που συνδύαζαν γλωσσολογικές και γνωσιακές ψυχολογικές προσεγγίσεις. Από τις μελέτες αυτές μάθαμε ότι μια εγκεφαλική περιοχή που είναι υπεύθυνη ακόμη και για ένα εξειδικευμένο στοιχείο του λόγου, όπως η περιοχή του Wernicke για την κατανόηση της γλώσσας, λειτουργικώς διαιρείται και περαιτέρω. Αυτές οι ποιοτικές υποδιαιρέσεις αυτού που προηγουμένως φαινόταν ως στοιχειώδεις λειτουργίες ανακαλύφθηκαν στα μέσα της δεκαετίας του 1970 από τον Alfonso Caramazza και τον Edgar Zurif. Αυτοί βρήκαν ότι διαφορετικές βλάβες στην περιοχή του Wernicke έχουν ως αποτέλεσμα διαφορετικούς τύπους αδυναμίας κατανόησης. Οι βλάβες του μετωποκροταφικού τμήματος της περιοχής Wernicke έχουν ως αποτέλεσμα την αδυναμία της *επεξεργασίας λέξεων (lexical processing)*, δηλαδή της ικανότητας να κατανοούμε την έννοια λέξεων. Αντιθέτως, οι βλάβες στο βρεγματοκροταφικό τμήμα της περιοχής Wernicke έχουν ως αποτέλεσμα την αδυναμία *συντακτικής επεξεργασίας (syntactical processing)*, δηλαδή της ικανότητας να κατανοούμε τη σχέση μεταξύ των λέξεων μιας πρότασης. (Έτσι, η συντακτική γνώση μας επιτρέπει να εκτιμήσουμε ότι η πρόταση «Ο Δημήτρης αγαπά τη Χαρά» έχει διαφορετικό νόημα από την πρόταση «Η Χαρά αγαπά τον Δημήτρη»).

Μέχρι πρόσφατα, σχεδόν όλα όσα γνωρίζαμε για την ανατομική οργάνωση της γλώσσας προερχόταν από μελέτες ασθενών με εγκεφαλικές βλάβες. Η τομογραφία εκπομπής ποζιτρονίων (PET) και η λειτουργική μαγνητική τομογραφία (fMRI) επεξέτειναν την προσέγγισή μας και σε φυσιολογικά άτομα (Κεφάλαιο 20). Η PET είναι μια μη επεμβατική μέθοδος για την απεικόνιση των τοπικών αλλαγών στη ροή του αίματος και στον μεταβολισμό του

εγκεφάλου που συνοδεύουν τις νοητικές δραστηριότητες, όπως π.χ. την ανάγνωση, την ομιλία και τη σκέψη. Το 1988, χρησιμοποιώντας αυτήν τη νέα μορφή απεικόνισης, οι Michael Posner, Marcus Raichle και οι συνεργάτες τους, έκαναν μια ενδιαφέρουσα ανακάλυψη. Βρήκαν ότι οι προσαρμογές αισθητικές πληροφορίες που οδηγούν στην παραγωγή και κατανόηση του λόγου υφίστανται επεξεργασία σε περισσότερες από μία οδούς.

Υπενθυμίζεται ότι, σύμφωνα με τον Wernicke, τόσο οι γραπτές όσο και οι προφορικές λέξεις μετατρέπονται σε μια κοινή αναπαράσταση της γλώσσας, ανεξαρτήτως αν οι πληροφορίες προέρχονται από οπτικές, ή από ακουστικές εισόδους. Αυτή η πληροφορία μεταβιβάζεται στην περιοχή Wernicke, όπου συγκροτείται εννοιολογικά προτού μετασχηματιστεί, στην περιοχή Broca, σε εξερχόμενο γραπτό ή προφορικό λόγο. Ο Posner και οι συνεργάτες του αναρωτήθηκαν: Η νευρική αναπαράσταση μιας λέξης την οποία διαβάζουμε πρέπει οπωσδήποτε να μεταφράζεται σε ακουστική αναπαράσταση πριν συνδεθεί με ένα νόημα; Ή μήπως η οπτική πληροφορία μπορεί να μεταδοθεί απευθείας στην περιοχή Broca χωρίς καμία ανάμιξη του ακουστικού συστήματος; Χρησιμοποιώντας PET υπολόγισαν τον τρόπο με τον οποίο κωδικοούνται οι λέξεις στον εγκέφαλο όταν αυτές διαβάζονται ή ακούγονται. Διαπίστωσαν ότι όταν ακούμε λέξεις ενεργοποιείται η περιοχή Wernicke, ενώ όταν διαβάζουμε λέξεις, χωρίς να τις ακούμε ή να τις εκφέρουμε, δεν υπάρχει ενεργοποίηση της περιοχής Wernicke. Η οπτική πληροφορία από τον ινιακό φλοιό φαίνεται ότι μεταφέρεται απευθείας στην περιοχή Broca χωρίς να μετατρέπεται προηγουμένως, στον οπίσθιο κροταφικό φλοιό, σε ακουστική αναπαράσταση. Από αυτά τα ευρήματα, ο Posner και οι συνεργάτες του συμπέραναν ότι οι οδοί που



ΕΙΚΟΝΑ 1-6 Συγκεκριμένες περιοχές του φλοιού οι οποίες συμμετέχουν στην αναγνώριση μιας προφορικής ή γραπτής λέξης είναι δυνατό να αναγνωριστούν με PET. Κάθε μία από τις τέσσερις εικόνες του εγκεφάλου ανθρώπου που εμφανίζονται εδώ (έξω πλάγιες όψεις αριστερού ημισφαιρίου) στην ουσία απεικονίζει τη μέση εγκεφαλική δραστηριότητα αρκετών φυσιολογικών ατόμων. (Στις εικόνες PET, το λευκό χρώμα αντιστοιχεί στις περιοχές με την εντονότερη δραστηριότητα, το κόκκινο και το κίτρινο σε περιοχές με αρκετά έντονη δραστηριότητα και το μπλε και γκρι σε περιοχές με ελάχιστη δραστηριότητα.) Το στοιχείο «εισόδου» του λόγου (το διάβασμα ή το άκουσμα της λέξης) ενεργοποιεί τις περιοχές του εγκεφάλου που φαίνονται στο **A** και στο **B**. Το στοιχείο «εξόδου» του λόγου (η εκφορά ή η σκέψη της λέξης) ενεργοποιεί τις περιοχές που φαίνονται στο **Γ** και **Δ**. (Ευγενική προσφορά Cathy Price.) **A**. Το διάβασμα μιας λέξης προκαλεί αντίδραση τόσο στον πρωτοταγή οπτικό φλοιό, όσο και στον οπτικό συνειρμικό φλοιό (βλ. Εικόνα 1-5). **B**. Το άκουσμα μιας λέξης ενεργοποιεί ένα τελείως διαφορετικό σύνολο περιοχών στον κροταφικό φλοιό και στο όριο μεταξύ βρεγματικού και κροταφικού φλοιού. (Για να ελεγχθούν μη σχετιζόμενες διαφορές, χρησιμοποιήθηκε ο ίδιος κατάλληλος λέξεων και για τις δοκιμασίες ανάγνωσης και για τις ακουστικές δοκιμασίες.) **Γ**. Από τους εξεταζόμενους ζητήθηκε να επαναλάβουν μια λέξη που τους παρουσιάστηκε μέσω ακουστικών ή σε μια οθόνη. Η εκφορά μιας λέξης διεγείρει τη συμπληρωματική κινητική περιοχή του έσω μετωπιαίου φλοιού. Η περιοχή Broca διεγείρεται ανεξάρτητα από το αν η λέξη παρουσιάζεται προφορικά ή γραπτά. Επομένως, και οι οπτικές και οι ακουστικές οδοί συγκλίνουν προς την περιοχή Broca, την κοινή περιοχή κινητικού ελέγχου του λόγου. **Δ**. Ζητήθηκε από τους εξεταζόμενους να αντιδράσουν στη λέξη «εγκέφαλος» με ένα κατάλληλο ρήμα (π.χ. «σκέφτομαι»). Αυτός ο τύπος σκέψης ενεργοποιεί τον μετωπιαίο φλοιό όπως και τις περιοχές Broca και Wernicke. Αυτές οι περιοχές παίζουν ρόλο και στην αναγνώριση και στην αφηρημένη αναπαράσταση.

ενεργοποιούνται και οι αισθητικοί κώδικες που χρησιμοποιούμε για να δούμε λέξεις είναι διαφορετικοί από εκείνους που χρησιμοποιούμε για να ακούσουμε λέξεις. Επίσης, υποστήριξαν ότι οι οδοί αυτές έχουν ανεξάρτητη πρόσβαση στις ανώτερης τάξης περιοχές, που σχετίζονται με την εννοιολογική απόδοση και την έκφραση του λόγου (Εικόνα 1-6).

Η χωριστή επεξεργασία δεν αφορά μόνο στην ανάγνωση και στην ακρόαση αλήθαι και η ενέργεια του σκέπτεσθαι περί την έννοια μιας λέξης (απουσία αισθητικών ώσεων) ενεργοποιεί μια άλλη, διαφορετική περιοχή στον αριστερό μετωπιαίο φλοιό. Επομένως, η επεξεργασία του λόγου γίνεται τόσο *εν σειρά* όσο και *παράλληλα*. Όπως θα δούμε στο Κεφάλαιο 59, η όλη κατάσταση είναι αρκετά πιο πολύπλοκη από εκείνο που είχε σκεφτεί αρχικά ο Wernicke. Σε παρόμοια συμπεράσματα κατέληξαν και οι μελέτες άλλων συμπεριφορών και πέραν του λόγου. Οι μελέτες αυτές αποδεικνύουν ότι η επεξεργασία μιας πληροφορίας προϋποθέτει ότι οι επιμέρους φλοιικές περιοχές συνδέονται μεταξύ τους κατάλληλα - και κάθε μία ανταποκρίνεται, και ως εκ τούτου κωδικεύει, σε μερικές μόνο πλευρές των ειδικών αισθητικών ερεθισμάτων ή κινήσεων και όχι σε άλλη.

Οι μελέτες της αφασίας έδωσαν ασυνήθιστη ώθηση στις σκέψεις μας σχετικά με το πώς οργανώνεται ο εγκέφαλος όσον αφορά στον λόγο. Ένα από τα πιο εντυπωσιακά συμπεράσματα προήλθε από τη μελέτη κωφών οι οποίοι έχασαν την ικανότητά τους να συνεννοούνται στη νοηματική μετά από ένα εγκεφαλικό επεισόδιο. Σε αντίθεση με τον προφορικό λόγο, για να «μιλήσει» κανείς τη νοηματική χρειάζεται να κάνει χειρονομίες και όχι να παράγει ήχους. Έτσι, η νοηματική γίνεται αντιληπτή μέσω οπτικών και όχι ακουστικών οδών. Παρ' όλα αυτά, το να κάνει κανείς νοήματα με χειρονομίες είναι το ίδιο πολύπλοκο όπως και το να χρησιμοποιεί τον προφορικό λόγο, ενώ και αυτός ο λόγος εντοπίζεται στο αριστερό ημισφαίριο. Έτσι, οι κωφοί μπορούν να γίνουν αφασικοί όσον αφορά στη νοηματική μετά από βλάβη στο αριστερό ημισφαίριο. Οι βλάβες στο δεξιό ημισφαίριο δεν επιφέρουν τέτοια αποτελέσματα. Επιπλέον, η βλάβη στο αριστερό ημισφαίριο μπορεί να έχει συγκεκριμένες επιπτώσεις, επηρεάζοντας είτε την αντίληψη των νοημάτων που εκφράζονται με τα χέρια (μετά από βλάβη της περιοχής Wernicke), τη γραμματική (μετά από βλάβη της περιοχής Broca) είτε την ευχέρεια στα νοήματα.

Αυτές οι παρατηρήσεις αποδεικνύουν τρία σημεία. Πρώτον, η γνωστική επεξεργασία για τον λόγο λαμβάνει χώρα στο αριστερό ημισφαίριο και είναι ανεξάρτητη των οδών που διεκπεραιώνουν τα αισθητικά και κινητικά χαρακτηριστικά που συνδέονται με τον λόγο και χρησιμοποιούνται σ' αυτήν. Δεύτερον, ο προφορικός λόγος και η ακοή δεν αποτελούν αναγκαίες συνθήκες για να προκύψει η ικανότητα του λόγου στο αριστερό ημισφαίριο. Τρίτον, ο προφορικός λόγος αντιπροσωπεύει μόνο μία από μια ομάδα γνωστικών δεξιοτήτων στις οποίες μεσοθαβεί το αριστερό ημισφαίριο.

Τα συναισθηματικά χαρακτηριστικά και ορισμένες πλευρές της προσωπικότητας έχουν επίσης ανατομικές εντοπίσεις

Παρά τις πειστικές ενδείξεις για την εντόπιση στον φλοιό των σχετιζόμενων με τη γλώσσα λειτουργιών, η ιδέα ότι οι συναισθηματικές λειτουργίες δεν είναι εντοπισμένες, παρέμενε. Το συναίσθημα πιστευόταν ότι είναι η έκφραση της συνολικής δραστηριότητας του εγκέφαλου. Και μόνο πρόσφατα τροποποιήθηκε αυτή η άποψη. Αν και οι συναισθηματικές όψεις της συμπεριφοράς δεν χαρτογραφήθηκαν τόσο επακριβώς όπως οι αισθητικές, κινητικές και γνωστικές λειτουργίες, μπορούμε να παράγουμε διαφορετικά συναισθήματα διεγείροντας συγκεκριμένα μέρη του εγκέφαλου σε ανθρώπους ή πειραματόζωα. Η εντόπιση του συναίσθηματος δείχθηκε με δραματικό τρόπο σε ασθενείς με ορισμένες διαταραχές του λόγου και ορισμένους τύπους επιληψίας.

Οι αφασικοί ασθενείς δεν εκδηλώνουν μόνο γνωστικές διαταραχές στη γλώσσα, αλλά παρουσιάζουν και διαταραχή στον συναισθηματικό χρωματισμό των όσων λένε, όπως στον τονισμό των λέξεων (*προσώδια*). Αυτές οι συναισθηματικές πλευρές της γλώσσας αντιπροσωπεύονται στο δεξιό ημισφαίριο και, μάλλον εμφανώς, η νευρική οργάνωση των συναισθηματικών στοιχείων του λόγου καθρεφτίζει το λογικό περιεχόμενο της γλώσσας, που εκπροσωπείται στο αριστερό ημισφαίριο. Βλάβη στην περιοχή του δεξιού κροταφικού λοβού, που αντιστοιχεί στην περιοχή Wernicke του αριστερού κροταφικού λοβού, οδηγεί σε διαταραχές στην κατανόηση της συ-

ναισθηματικής ποιότητας του λόγου, παραδείγματος χάριν στην εκτίμηση από τον τόνο της φωνής αν αυτός που μιλά περιγράφει ένα ήσυχο ή ένα ευτυχές γεγονός. Αντιθέτως, βλάβη στη δεξιά μετωπιαία περιοχή που αντιστοιχεί στην περιοχή Broca του αριστερού μετωπιαίου λοβού οδηγεί σε δυσκολία στην έκφραση των συναισθηματικών όψεων του λόγου.

Έτσι, μερικές γλωσσικές λειτουργίες αντιπροσωπεύονται στο δεξιό ημισφαίριο. Πράγματι, σήμερα υπάρχουν αρκετές ενδείξεις ότι ένα άθικτο δεξιό ημισφαίριο πιθανόν είναι απαραίτητο για την εκτίμηση των λεπτών αποχρώσεων της γλώσσας, όπως της ειρωνείας, της μεταφοράς και του «πνεύματος», καθώς επίσης και του συναισθηματικού περιεχομένου του λόγου. Ορισμένες διαταραχές της συναισθηματικής γλώσσας που εντοπίζονται στο δεξιό ημισφαίριο, οι *απροσωδίες*, ταξινομούνται ως αισθητικές, κινητικές ή απροσωδίες αγωγής, κατά τον τρόπο δηλαδή που ταξινομούνται και οι αφασίες. Αυτό το μοντέλο εντόπισης φαίνεται να είναι εγγενές, αλήθαι κατά κανέναν τρόπο δεν είναι απολύτως καθορισμένο ως την ηλικία των επτά ή οκτώ χρόνων. Τα μικρά παιδιά στα οποία το αριστερό ημισφαίριο βλάπεται πολύ σοβαρά σε πρώιμη ηλικία, μπορούν να αναπτύξουν σχεδόν φυσιολογικά τη λειτουργία της γλώσσας.

Περαιτέρω σημεία για την εντόπιση του συναίσθηματος προέρχονται από ασθενείς με χρόνια επιληψία του κροταφικού λοβού. Αυτοί οι ασθενείς εκδηλώνουν χαρακτηριστικές συναισθηματικές αλλαγές, μερικές από τις οποίες συμβαίνουν μόνο για λίγο, κατά τη διάρκεια της ίδιας της επιληπτικής κρίσης και καλούνται *κριτικά φαινόμενα (ictal phenomena)* (Ιταλ. Ictus=χτύπημα). Τα συνήθη κριτικά φαινόμενα περιλαμβάνουν αισθήματα μη πραγματικού και déjà vu (αίσθησης ότι το άτομο έχει βρεθεί και στο παρελθόν σε ένα περιβάλλον ή ότι είχε και στο παρελθόν μια συγκεκριμένη εμπειρία)· παροδικές οπτικές ή ακουστικές ψευδοαίσθησεις· αισθήματα αποπροσωποποίησης, φόβου ή θυμού· παραισθήσεις· αισθήματα σεξουαλικής διέγερσης και παράνοια.

Οι πιο σημαντικές συναισθηματικές αλλαγές, όμως, είναι εμφανείς όταν οι ασθενείς δεν βρίσκονται σε κρίση. Αυτά τα *μεταξύ των κρίσεων φαινόμενα (interictal phenomena)* είναι ενδιαφέροντα διότι αντιπροσωπεύουν ένα αληθές ψυχιατρικό σύνδρομο. Μια ενδελεχής μελέτη τέτοιων ασθενών δείχνει ότι χάνουν κάθε ενδιαφέρον για σεξ και η απώλεια του σεξουαλικού ενδιαφέροντος είναι συνήθως παράλληλη με μια αύξηση στην κοινωνική επιθετικότητα. Οι περισσότεροι επιδεικνύουν ένα ή περισσότερα διακριτά χαρακτηριστικά της προσωπικότητας: μπορούν να είναι πάρα πολύ συναισθηματικοί, έντονα θρησκευόμενοι, εξαιρετικά ηθικοί και με απόλυτη έλλειψη χιούμορ. Αντιθέτως, διαπιστώνει κανείς με έκπληξη, ότι ασθενείς με επιληπτικές εστίες εκτός του κροταφικού λοβού δεν εμφανίζουν παθολογικό συναίσθημα ή συμπεριφορά.

Μια σημαντική δομή για την έκφραση και την αντίληψη του συναίσθηματος είναι η αμυγδαλή, η οποία βρίσκεται βαθιά, μέσα στα εγκεφαλικά ημισφαίρια. Ο ρόλος αυτής της δομής στο συναίσθημα ανακαλύφθηκε με μελέτες των επιπτώσεων ερεθιστικών επιληπτικών βλαβών στο βάθος του κροταφικού λοβού. Οι επιπτώσεις αυτών των ερεθιστικών βλαβών είναι ακριβώς αντίθετες εκείνων των καταστροφικών βλαβών που προκύπτουν από ένα αγγειακό εγκεφαλικό επεισόδιο ή από έναν τραυματισμό. Ενώ οι καταστροφικές βλάβες επιφέρουν απώλεια της λειτουργίας, συχνά μέσω της αποσύνδεσης εξειδικευμένων περιοχών, η ηλεκτρική καταιγίδα της επιληψίας μπορεί να αυξήσει τη δραστηριότητα στις περιοχές που προσβάλλονται, οδηγώντας σε υπερβολική έκφραση των συναισθημάτων ή σε υπερβολική επεξεργασία των ιδεών. Η νευροβιολογία του συναίσθηματος εξετάζεται στο Μέρος III αυτού του βιβλίου.

Οι νοητικές διεργασίες αντιπροσωπεύονται στον εγκέφαλο μέσω βασικών λειτουργιών επεξεργασίας

Γιατί τα στοιχεία που συνηγούνται υπέρ της εντόπισης, και τα οποία εκ των υστέρων φαίνονται τόσο προφανή και πειστικά, απορρίφθηκαν τόσες φορές κατά το παρελθόν; Υπάρχουν αρκετοί λόγοι γι' αυτό.

Πρώτον, οι φρενολόγοι παρουσίασαν την ιδέα της εντόπισης με μια ακραία μορφή και χωρίς επαρκείς αποδείξεις. Αντιλαμβάνονταν κάθε περιοχή του φλοιού των ημισφαιρίων ως ένα ανεξάρτητο νοητικό όργανο, αφιερωμένο σε μια χωριστή σύνθετη νοητική λειτουργία (περίπου όπως το πάγκρεας και το ήπαρ είναι ανεξάρτητα πεπτικά όργανα). Η απόρριψη της φρενολογίας, στη συνέχεια, από τον Flourens και η διαλεκτική που ανα-

πτύχθηκε μεταξύ των υπερασπιστών της άποψης του ενιαίου πεδίου (εναντίον της εντόπισης) και εκείνων της κυτταρικής σύνδεσης (υπέρ της εντόπισης) ήταν αντιδράσεις απέναντι σε μια θεωρία εντόπισης, η οποία, παρ' όλο που σε γενικές γραμμές ήταν σωστή, ήταν ακραία ως προς την αρχή και εσφαλμένη ως προς τις λεπτομέρειές της. Η έννοια της εντόπισης που τελικά προέκυψε και επικράτησε είναι πολύ πιο σύνθετη από εκείνη που είχε φανταστεί ο Gall (ή ακόμη και ο Wernicke).

Η ανακάλυψη του Wernicke ότι η οργάνωση που υπάρχει για τον λόγο στον εγκέφαλο αποτελείται από ένα σύμπλεγμα κέντρων παράλληλης και εν σειρά επεξεργασίας με λιγότερο ή περισσότερο ανεξάρτητες λειτουργίες, οδήγησε στη σημερινή εκτίμηση ότι όλες οι γνωστικές ικανότητες προκύπτουν από την αλληλεπίδραση πολλών μηχανισμών απλής επεξεργασίας που κατανέμονται σε πολλές διαφορετικές περιοχές στον εγκέφαλο. Οι ειδικές περιοχές στον εγκέφαλο δεν αφορούν σε τομείς της νόησης, αλλά σε στοιχειώδεις λειτουργίες επεξεργασίας. Η αντίληψη, η κίνηση, η γλώσσα, η σκέψη και η μνήμη είναι εφικτές μέσω σεριακής και παράλληλης διασύνδεσης αρκετών εγκεφαλικών περιοχών, κάθε μία από τις οποίες έχει ειδικές λειτουργίες. Αποτέλεσμα αυτού είναι ότι η βλάβη σε μία και μόνη περιοχή δεν είναι απαραίτητο να προκαλέσει απώλεια ενός ολόκληρου τομέα, όπως είχαν προβλέψει πολλοί νευρολόγοι παλιότερα. Ακόμη και αν μια συμπεριφορά φαίνεται αρχικά ότι εξαφανίστηκε, μπορεί να επιστρέψει μερικώς, καθώς τα άθικτα μέρη του εγκεφάλου επανοργανώνουν τις συνδέσεις τους.

Επομένως, δεν είναι χρήσιμο να θεωρούμε ότι οι νοντικές διεργασίες αντιπροσωπεύονται συνήθως από μια σειρά συνδέσεων σε μία και μόνη αλυσίδα, διότι σε μια τέτοια διάταξη η διακοπή σύνδεσης καταστρέφει την ενότητα όλης της διεργασίας. Είναι καλύτερα να σκεφτόμαστε, μεταφορικά, ότι οι νοντικές διεργασίες αποτελούνται από αρκετές σιδηροδρομικές γραμμές που τροφοδοτούν τον ίδιο τερματικό σταθμό. Η προβληματική λειτουργία σε ένα συγκεκριμένο σημείο μιας οδού επηρεάζει τη μεταφερόμενη πληροφορία, αλλά αυτό δεν σημαίνει απαραίτητα ότι επηρεάζει σε μόνιμη βάση τη λειτουργία του συστήματος. Τα υπόλοιπα τμήματα του συστήματος μπορούν να τροποποιήσουν την απόδοσή τους και να τακτοποιήσουν την πλεονάζουσα πληροφορία μετά τη βλάβη μιας γραμμής.

Τα μοντέλα εντοπισμένης λειτουργίας έγιναν αποδεκτά με καθυστέρηση διότι αποδείχθηκε πολύ δύσκολο να δείξουμε ποια στοιχεία μιας νοντικής λειτουργίας αντιπροσωπεύονται από μια συγκεκριμένη νευρική οδό ή μια εγκεφαλική περιοχή. Επίσης, είναι δύσκολο να αναλύσουμε τις νοντικές διεργασίες σε επιμέρους στοιχεία τα οποία μπορούν να ελεγχθούν. Μόνο κατά τη διάρκεια της τελευταίας δεκαετίας, με τη σύγκλιση της σύγχρονης γνωσιακής ψυχολογίας και των επιστημών του εγκεφάλου, αρχίσαμε να πιστεύουμε ότι όλες οι νοντικές λειτουργίες είναι δυνατό να διαιρεθούν σε επιμέρους λειτουργίες. Μια δυσκολία που αντιμετωπίζουμε όταν καθλούμαστε να αναλύσουμε τις νοντικές λειτουργίες σε επιμέρους στοιχεία είναι ότι στην εμπειρία μας, αισθανόμαστε τις νοντικές διεργασίες ως στιγμιαίες, ολοκληρωμένες λειτουργίες. Στην πραγματικότητα, οι διεργασίες αυτές αποτελούνται από αρκετά ανεξάρτητα στοιχεία επεξεργασίας πληροφοριών, και ακόμη και το απλούστερο γνωστικό έργο απαιτεί τον συντονισμό αρκετών επιμέρους εγκεφαλικών περιοχών.

Προκειμένου να διευκρινίσουμε αυτό το σημείο, ας αναλογιστούμε πώς απομνημονεύουμε και ανακαλούμε στη μνήμη την παράσταση αντικείμενων, ανθρώπων και γεγονότων που συμβαίνουν στο περιβάλλον μας. Η κοινή λογική λέει ότι αποθηκεύουμε κάθε κομμάτι γνώσης που αφορά τον κόσμο μας ως μονήρη αναπαράσταση η οποία μπορεί να ανακληθεί στη μνήμη με αισθητικά ερεθίσματα ή ακόμη και μόνο με τη φαντασία. Παραδείγματος χάριν, αισθανόμαστε ότι η γνώση μας για τη γιαγιά μας αποθηκεύεται ως μια ενιαία παράσταση της γιαγιάς, η οποία είναι το ίδιο προσπελάσιμη είτε βλέπουμε την ίδια τη γιαγιά μας, είτε απλώς τη σκεπτόμαστε. Η εμπειρία μας, όμως, δεν είναι αξιόπιστος οδηγός για τη γνώση που έχουμε αποθηκεύσει ως μνήμη. Η γνώση δεν είναι αποθηκευμένη ως πλήρεις αναπαραστάσεις αλλά μάλλον υποδιαιρείται σε διακριτές κατηγορίες που αποθηκεύονται χωριστά. Παραδείγματος χάριν, ο εγκέφαλος αποθηκεύει χωριστά πληροφορίες για έμψυχα όντα και άψυχα αντικείμενα. Έτσι, επιλεγμένες βλάβες στις συνειρμικές περιοχές του αριστερού κροταφικού λοβού μπορούν να καταστρέψουν ολοσχερώς τη γνώση για έμψυχα όντα, ιδιαίτερα για ανθρώπους, ενώ αφήνουν άθικτη τη γνώση για άψυχα αντικείμενα. Οι κατηγορίες αντιπροσωπείας, όπως η κατηγορία

«έμψυχα όντα», μπορεί να διαιρεθούν περαιτέρω. Μια μικρή βλάβη στον αριστερό κροταφικό λοβό μπορεί να καταργήσει την ικανότητα να αναγνωρίζει κανείς άτομα με το όνομά τους χωρίς όμως να διαταράξει την ικανότητα αναγνώρισής τους εξ όψεως.

Το πιο εντυπωσιακό παράδειγμα της συνδυαστικής υφής των γνωστικών διεργασιών είναι η διαπίστωση ότι αυτή καθ' αυτή η αντίληψη του εαυτού μας ως συνειδητού όντος που παρουσιάζει συνέχεια στη δομή του - το σύνολο αυτού που εννοούμε όταν λέμε «εγώ» - επιτυγχάνεται μέσω της σύνδεσης ανεξάρτητων κυκλωμάτων, κάθε ένα από τα οποία, με μια διακριτή αίσθηση συνειδητότητας, διεκπεραιώνει διαφορετικές λειτουργίες στα δύο εγκεφαλικά ημισφαίρια. Η ανακάλυψη ότι ακόμη και η συνειδηση του εαυτού δεν είναι ενιαία έγινε από τους Roger Sperry και Michael Gazzaniga ενώ μελετούσαν επιληπτικούς ασθενείς στους οποίους είχε γίνει διατομή του μεσολοβίου - της κύριας οδού σύνδεσης μεταξύ των δύο ημισφαιρίων - στα πλαίσια θεραπείας της επιληψίας. Ο Sperry και ο Gazzaniga βρήκαν ότι το κάθε ημισφαίριο διέθετε μια αντίληψη του εγώ που είχε την ικανότητα να λειτουργεί ανεξάρτητα από την άλλη. Το δεξιό ημισφαίριο, που δεν μπορεί να μιλήσει, δεν μπορεί επίσης να κατανοήσει τη γλώσσα η οποία είναι καλώς κατανοητή από το απομονωμένο αριστερό ημισφαίριο. Συνεπώς, τα δύο ημισφαίρια μπορούν να δίνουν αντικρουόμενες εντολές - το κάθε ημισφαίριο έχει τον δικό του νο! Ενώ ένας ασθενής κρατούσε ένα βιβλίο με το αριστερό του χέρι, το δεξιό ημισφαίριο, το οποίο ελέγχει το αριστερό χέρι αλλά δεν μπορεί να διαβάσει, βρήκε ότι το να κοιτάζει απλώς το βιβλίο είναι βαρετό. Το δεξιό ημισφαίριο έδωσε εντολή στο αριστερό χέρι να πετάξει κάτω το βιβλίο! Ένας άλλος ασθενής έβαζε τα ρούχα του με το αριστερό χέρι και τα έβαζε με το δεξί. Επομένως, σε μερικούς ασθενείς με διατομή του μεσολοβίου τα δύο ημισφαίρια μπορούν να επεμβαίνουν το ένα στη λειτουργία του άλλου. Επιπλέον, το επικρατές ημισφαίριο μερικές φορές σχολιάζει την απόδοση του μη επικρατούς ημισφαιρίου, δίνοντας συχνά μια ψευδή αίσθηση πεποίθησης όσον αφορά σε προβλήματα των οποίων δεν μπορεί να γνωρίζει τη λύση, αφού η εν λόγω πληροφορία προβάλλει αποκλειστικά στο μη επικρατές ημισφαίριο.

Επομένως, ο κύριος λόγος που χρειάστηκε τόσος χρόνος για να γίνει αποδεκτό ότι οι νοντικές διεργασίες εντοπίζονται σε περιοχές του εγκεφάλου είναι ίσως το γεγονός ότι εδώ αντιμετωπίζουμε ένα από τα πιο μυστηριώδη αινίγματα της βιολογίας: τη νευρική αναπαράσταση της συνειδησης και της αυτογνωσίας. Σε τελική ανάλυση, για να μελετήσουμε τη σχέση μιας νοντικής διεργασίας με συγκεκριμένες περιοχές του εγκεφάλου, πρέπει να είμαστε σε θέση να διακρίνουμε τα συστατικά στοιχεία και τις ιδιότητες της συμπεριφοράς που επικεντρώνουμε να εξηγήσουμε. Ωστόσο, μεταξύ όλων, οι ανώτερες νοντικές διεργασίες είναι οι πιο δύσκολες ως προς την περιγραφή, την αντικειμενική μέτρηση και την ανάλυσή τους σε επιμέρους συστατικά στοιχεία και σε σχέσεις μεταξύ αυτών των στοιχείων. Επιπροσθέτως, ο εγκέφαλος είναι ανατομικά πολύ σύνθετος και η δομή και οι διασυνδέσεις των πολυάριθμων τμημάτων του δεν είναι ακόμη πλήρως κατανοητές. Προκειμένου να αναλύσουμε τον τρόπο αντιπροσωπείας μιας νοντικής δραστηριότητας στον εγκέφαλο χρειάζεται να προσδιορίσουμε όχι μόνο ποιες πηλυρές αυτής της δραστηριότητας αντιπροσωπείονται σε ποιες περιοχές του εγκεφάλου, αλλά και το πώς αναπαριστούνται και το πώς αλληλεπιδρούν αυτές οι αναπαραστάσεις.

Αυτό έγινε δυνατό μόνο την τελευταία δεκαετία. Συνδυάζοντας τα εργαλεία της γνωσιακής ψυχολογίας με νέες φυσιολογικές τεχνικές και μεθόδους απεικόνισης του εγκεφάλου, αρχίζουν να γίνονται ορατές οι περιοχές του εγκεφάλου που σχετίζονται με συγκεκριμένες συμπεριφορές. Και μόλις αρχίζουμε να διακρίνουμε σαφώς πώς αυτές οι συμπεριφορές μπορούν να αναλυθούν σε απλούστερες νοντικές διεργασίες και να χαρτογραφηθούν σε ειδικές διασυνδεδεμένες μονάδες του εγκεφάλου. Πράγματι, η εμφανής αισιοδοξία που υπάρχει σήμερα στη νευροεπιστήμη βασίζεται στην πεποίθηση ότι επιτέλους διαθέτουμε τα κατάλληλα εργαλεία για να εξερευνήσουμε το εκπληκτικό όργανο του νού ώστε, τελικώς, να μπορέσουμε να διανοηθούμε τις βιολογικές αρχές που διέπουν τις ανθρώπινες γνωστικές λειτουργίες.

Επιλεγμένη βιβλιογραφία

- Bear DM. 1979. The temporal lobes: an approach to the study of organic behavioral changes. In: MS Gazzaniga (ed). *Handbook of Behavioral Neurobiology*, Vol. 2, *Neuropsychology*. pp. 75-95. New York: Plenum.
- Caramazza A. 1995. The representation of lexical knowledge in the brain. In: RD Broadwell (ed). *Neuroscience, Memory, and Language*, Vol. 1, *Decade of the Brain*, pp. 133-147. Washington, DC: Library of Congress.
- Churchland PS. 1986. *Neurophilosophy, Toward a Unified Science of the Mind-Brain*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Cooter R. 1984. *The Cultural Meaning of Popular Science: Phrenology and the Organization of Consent in Nineteenth-Century Britain*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Cowan WM. 1981. Keynote. In: FO Schmitt, FG Worden, G Adelman, SG Dennis (eds). *The Organization of the Cerebral Cortex: Proceedings of a Neurosciences Research Program Colloquium*, pp. xi-xxi. Cambridge, MA: MIT Press.
- Ferrier D. 1890. *The Croonian Lectures on Cerebral Localisation*. London: Smith, Elder.
- Geschwind N. 1974. *Selected Papers on Language and the Brain*. Dordrecht, Holland: Reidel.
- Harrington A. 1987. *Medicine, Mind, and the Double Brain: A Study in Nineteenth-Century Thought*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press.
- Harrison RG. 1935. On the origin and development of the nervous system studied by the methods of experimental embryology. *Proc R Soc Lond A Biol Sci* 118:155-196.
- Jackson JH. 1884. The Croonian lectures on evolution and dissolution of the nervous system. *Br Med J* 1:591-593; 660-663; 703-707.
- Kandel ER. 1976. The study of behavior: the interface between psychology and biology. In: *Cellular Basis of Behavior: An Introduction to Behavioral Neurobiology*, pp. 3-27. San Francisco: Freeman.
- Kosslyn SM. 1988. Aspects of a cognitive neuroscience of mental imagery. *Science* 240:1621-1626.
- Marshall JC. 1988. Cognitive neurophysiology: the lifeblood of language. *Nature* 331:560-561.
- Marshall JC. 1988. Cognitive neuropsychology: sensation and semantics. *Nature* 334:378.
- Ojemann GA. 1995. Investigating language during awake neurosurgery. In: RD Broadwell (ed). *Neuroscience, Memory, and Language*, Vol. 1, *Decade of the Brain*, pp. 117-131. Washington, DC: Library of Congress.
- Petersen SE. 1995. Functional neuroimaging in brain areas involved in language. In: RD Broadwell (ed). *Neuroscience, Memory, and Language*, Vol. 1, *Decade of the Brain*, pp. 109-116. Washington DC: Library of Congress.
- Posner MI, Petersen SE, Fox FT, Raichle ME. 1988. Localization of cognitive operations in the human brain. *Science* 240:1627-1631.
- Ross ED. 1984. Right hemisphere's role in language, affective behavior and emotion. *Trends Neurosci* 7:342-346.
- Shepherd GM. 1991. *Foundations of the Neuron Doctrine*. New York: Oxford Univ. Press.
- Sperry RW. 1968. Mental unity following surgical disconnection of the cerebral hemispheres. *Harvey Lect* 62: 293-323.
- Young RM. 1970. *Mind, Brain and Adaptation in the Nineteenth Century*. Oxford: Clarendon.
- Descartes R. [1649] 1984. *The Philosophical Writings of Descartes*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- DuBois-Reymond E. 1848-1849. *Untersuchungen uber thierische Elektrizitat*. Vols. 1, 2. Berlin: Reimer.
- Ehrlich P. 1913. Chemotherapeutics: scientific principles, methods, and results. *Lancet* 2:445-451.
- Flourens P. 1824. *Recherches Experimentales sur les Proprietes et les Fonctions du Systeme Nerveux, dans les Animaux Vertebres*. Paris: Chez Crevot.
- Fritsch G, Hitzig E. 1870. Uber die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns. *Arch Anat Physiol Wiss Med*, pp. 300-332; 1960. Reprinted in: G. von Bonin (transl). *Some Papers on the Cerebral Cortex*, pp. 73-96. Springfield, IL: Thomas.
- Gall FJ, Spurzheim G. 1810. *Anatomic et Physiologie du Systeme Nerveux en General, et du Cerveau en Particulier, avec des Observations sur la Possibilite de Reconnoitre Plusieurs Dispositions Intellectuelles et Morales de l'Homme et des Animaux, par la Configuration de leurs Tetes*. Paris: Schoell.
- Galvani L. [1791] 1953. *Commentary on the Effect of Electricity on Muscular Motion*. RM Green (transl). Cambridge, MA: Licht.
- Gazzaniga MS, LeDoux JE. 1978. *The Integrated Mind*. New York: Plenum.
- Geschwind N. 1979. Specializations of the human brain. *Sci Am* 241(3):180-199.
- Goldstein K. 1948. *Language and Language Disturbances: Aphasic Symptom Complexes and Their Significance for Medicine and Theory of Language*. New York: Grune & Stratton.
- Golgi C. [1906] 1967. The neuron doctrine: theory and facts. In: *Nobel Lectures: Physiology or Medicine, 1901-1921*, pp. 189-217. Amsterdam: Elsevier.
- Head H. 1921. Release of function in the nervous system. *Proc R Soc Lond A Biol Sci* 92:184-209.
- Head H. 1926. *Aphasia and Kindred Disorders of Speech*. Vols. 1, 2. Cambridge: Cambridge Univ. Press; 1963. Reprint. New York: Hafner.
- Heilman KM, Scholes R, Watson RT. 1975. Auditory affective agnosia. Disturbed comprehension of affective speech. *J Neurol Neurosurg Psychiatry* 38:69-72.
- Langley JN. 1906. On nerve endings and on special excitable substances in cells. *Proc R Soc Lond A Biol Sci* 78: 170-194.
- Lashley KS. 1929. *Brain Mechanisms and Intelligence: A Quantitative Study of Injuries to the Brain*. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Lashley KS, Clark G. 1946. The cytoarchitecture of the cerebral cortex of *Ateles*: a critical examination of architectonic studies. *J Comp Neurol* 85:223-305.
- Locke J. 1690. An essay concerning humane understanding. In: *Four Books*. London.
- Loeb J. 1918. *Forced Movements, Tropisms and Animal Conduct*. Philadelphia: Lippincott.
- Marshall WH, Woolsey CN, Bard P. 1941. Observations on cortical somatic sensory mechanisms of cat and monkey. *J Neurophysiol* 4:1-24.
- McCarthy RA, Warrington EK. 1988. Evidence for modality-specific meaning systems in the brain. *Nature* 334: 428-430.
- Müller J. 1834-1840. *Handbuch der Physiologie des Menschen für Vorlesungen*. Vols 1, 2. Coblenz: Hölscher.
- Nieuwenhuys R, Voogd J, van Huijzen, Chr. 1988. *The Human Central Nervous System: A Synopsis and Atlas*, 3rd rev. ed. Berlin: Springer.
- Pavlov IP. 1927. *Conditioned Reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex*. GV Anrep (transl). London: Oxford Univ. Press.
- Penfield W. 1954. Mechanisms of voluntary movement. *Brain* 77:1-17.
- Penfield W, Rasmussen T. 1950. *The Cerebral Cortex of Man: A Clinical Study of Localization of Function*. New York: Macmillan.
- Penfield W, Roberts L. 1959. *Speech and Brain-Mechanisms*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press.
- Petersen SE, Fox PT, Posner MI, Mintun M, Raichle ME. 1989. Positron emission tomographic studies of the processing of single words. *J Cogn Neurosci* 1(2): 153-170.
- Posner MI, Carr TH. 1992. Lexical access and the brain: anatomical constraints on cognitive models of word recognition. *Am J Psychol* 105:1-26.

Βιβλιογραφικές παραπομπές

- Adrian ED. 1941. Afferent discharges to the cerebral cortex from peripheral sense organs. *J Physiol (Lond)* 100:159-191.
- Bernard C. 1878-1879. *Lecons sur les Phenomenes de la vie Communs aux Animaux et aux Vegetaux*. Vols. 1, 2. Paris: Bailliere.
- Boakes R. 1984. *From Darwin to Behaviourism: Psychology and the Minds of Animals*. Cambridge, England: Cambridge Univ. Press.
- Broca P. 1865. Sur le siege de la faculte du langage articule. *Bull Soc Anthropol* 6:377-393.
- Brodmann K. 1909. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zeelenbaues*. Leipzig: Barth.
- Darwin C. 1872. *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. London: Murray.

- Ramón y Cajal S. [1892] 1977. A new concept of the histology of the central nervous system. DA Rottenberg (transl). (See also historical essay by SL Palay, preceding Ramón y Cajal's paper.) In: DA Rottenberg, FH Hochberg (eds). *Neurological Classics in Modern Translation*, pp. 7-29. New York: Hafner.
- Ramón y Cajal S. [1906] 1967. The structure and connexions of neurons. In: *Nobel Lectures: Physiology or Medicine, 1901-1921*, pp. 220-253. Amsterdam: Elsevier.
- Ramón y Cajal S. [1908] 1954. *Neuron Theory or Reticular Theory? Objective Evidence of the Anatomical Unity of Nerve Cells*. MU Purkiss, CA Fox (transl). Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Cientificas Institute Ramon y Cajal.
- Ramón y Cajal S. 1937.1852-1934. *Recollections of My Life*. EH Craigie (transl). Philadelphia: American Philosophical Society; 1989. Reprint. Cambridge, MA: MIT Press.
- Rose JE, Woolsey CN. 1948. Structure and relations of limbic cortex and anterior thalamic nuclei in rabbit and cat. *J Comp Neurol* 89:279-347.
- Ross ED. 1981. The aprosodias: functional-anatomic organization of the affective components of language in the right hemisphere. *Arch Neurol* 38:561-569.
- Sherrington C. 1947. *The Integrative Action of the Nervous System*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Spurzheim JG. 1825. *Phrenology, or the Doctrine of the Mind*, 3rd ed. London: Knight.
- Swazey JP. 1970. Action proper and action commune: the localization of cerebral function. *J Hist Biol* 3:213-234.
- von Helmholtz H. 1850. On the rate of transmission of the nerve impulse. *Monatsber Preuss Akad Wiss Berlin*, pp. 14-15. Translated in: W Dennis (ed). 1948. *Readings in the History of Psychology*, pp. 197-198. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Wernicke C. 1908. The symptom-complex of aphasia. In: A Church (ed), *Diseases of the Nervous System*, pp. 265-324. New York: Appleton.
- Zurif E. 1974. Auditory lateralization, prosodic and syntactic factors. *Brain Lang* 1:391- 401.