Noemí San Miguel Segura

MATERIAL D'ESTUDI PER A *FONAMENTS DE PSICOBIOLOGIA*

GRAU EN PSICOLOGIA

CAPÍTOL 1. CONCEPTE DE PSICOBIOLOGIA

1.1. Fonaments conceptuals i epistemològics de la psicobiologia

L'enfocament psicobiològic no sorgeix de manera aïllada, sinó que és el resultat d'una evolució conceptual dins de la psicologia científica, que va anar adoptant els descobriments de la biologia, la fisiologia i la neurociència. La primera menció documentada del terme apareix en 1901, en un article de Willard S. Small en què defensava la necessitat d'adaptar els dissenys experimentals al *caràcter psicobiològic* de cada espècie (Small, 1901). A partir d'aquell moment, diversos autors començaren a emprar-lo per a referir-se a enfocaments que aspiraven a entendre la conducta com una propietat emergent de l'organisme complet, en interacció dinàmica amb l'entorn (Dewsbury, 1991). Un dels teòrics més influents fou Edward Stuart Russell, que va proposar una biologia hòrmica, centrada en la finalitat última dels organismes i en la seua capacitat per a perseguir objectius funcionals mitjançant comportaments adaptatius. En la seua concepció, la psicobiologia havia d'estudiar els éssers vius com a unitats integrades, capaces de respondre a l'entorn amb la finalitat d'autoregular l'espècie i conservar-la (Russell, 1923, 1930).

La formalització del terme **psicobiologia** es remunta a l'obra de **Knight Dunlap** (*An Outline of Psychobiology*, 1914), en què, partint d'una base fisiològica que permetera entendre els processos mentals (Del Abril Alonso et al., 2016), proposava aquest enfocament amb la intenció d'establir punts d'unió entre la psicologia experimental i les ciències biològiques. Aquesta orientació es va anar consolidant al llarg del segle XX, especialment després de la publicació de *The Organization of Behavior* (1949), en què **Donald O. Hebb** va desenvolupar la primera teoria comprensiva sobre com l'activitat cerebral pot generar fenòmens psicològics complexos, i legitimava així l'estudi empíric del vincle entre cervell i ment (Pinel i Barnes, 2021). Hebb va basar la seua proposta en la convergència de tres fonts: els

estudis amb animals de laboratori, l'observació clínica i la lògica inductiva aplicada a l'experiència quotidiana. El seu enfocament eclèctic es va convertir en un model metodològic característic de la disciplina (Dewsbury, 1991).

La **psicobiologia** és una disciplina psicològica que estudia la conducta i els processos mentals des d'una perspectiva biològica, amb l'objectiu de descriure, explicar i predir el comportament humà mitjançant l'anàlisi de l'activitat dels sistemes biològics implicats, i en particular del **sistema nerviós central (SNC)**. Aquesta disciplina s'ha desenvolupat en el context de les **neurociències**, enteses com un marc integrador per a l'estudi del cervell i de les seues funcions. Per això, encara que forma part del camp de la psicologia, la psicobiologia es distingeix d'altres subdisciplines per l'èmfasi en el **substrat biològic** que fa possible la conducta, amb especial atenció al paper del **sistema nerviós (SN)**, modelat al llarg de l'evolució per mecanismes de **selecció natural** (Del Abril Alonso et al., 2016). La conducta s'entén com una **propietat funcional dels organismes vius**, amb la finalitat principal de facilitar una relació adaptativa amb l'entorn (Redolar, 2018), que funciona com un conjunt de pressions selectives que afavoreixen determinades estratègies comportamentals segons el valor adaptatiu que tinguen. Així, la psicobiologia permet vincular **processos mentals complexos** a **mecanismes genètics, epigenètics, fisiològics i neuroquímics** que els sostenen (Pinel i Barnes, 2021).

Lluny de reduir el cervell a una estructura passiva, aquesta disciplina el concep com un **òrgan actiu** que processa informació de l'entorn (entès com a ambient intern i extern) i genera respostes conductuals a partir d'una **xarxa complexa d'interaccions internes**, pròpies de cada espècie i modulades per la història **filogenètica** i **ontogenètica** de l'organisme (Del Abril Alonso et al., 2016; Redolar, 2018). Pel que fa al **model explicatiu**, la psicobiologia s'articula al voltant de l'esquema **estímul-organisme-resposta (E-O-R)**, a diferència dels models reduccionistes de tall conductista. Des d'aquesta perspectiva, la conducta es presenta com una **característica biològica** l'explicació de la qual exigeix considerar diversos nivells de causalitat. Les **causes llunyanes** remeten al **llegat evolutiu** de l'espècie: el cabal genètic resultat de les adaptacions que han demostrat ser beneficioses per a la supervivència i que es reflecteixen en les capacitats **perceptives, integradores i motores** de l'organisme. Les **causes pròximes**, per la seua banda, es relacionen amb la **història de vida individual**, és a dir, amb la interacció entre la dotació genètica de cada subjecte i els factors

ambientals que influeixen en el seu desenvolupament des de la concepció. L'expressió d'aquesta interacció depèn, entre altres aspectes, de factors **epigenètics** i del grau de **plasticitat neuronal**, especialment durant els **períodes crítics del desenvolupament**. Finalment, les **causes immediates** fan referència als **mecanismes neurobiològics** que actuen en el moment present: des de la captació i el processament dels estímuls fins a les transformacions internes que generen respostes conductuals a través de processos com la **motivació**, l'**emoció** i l'**aprenentatge** (Del Abril Alonso et al., 2016). Aquesta **organització jeràrquica de nivells explicatius** permet entendre com els patrons generals de l'espècie s'expressen de manera única en cada individu.

En conjunt, la **psicobiologia** pot considerar-se una de les aproximacions més **integradores** per a l'estudi científic del comportament i dels processos mentals. El seu valor resideix en la **capacitat d'integrar diversos nivells d'anàlisi** sense perdre de vista la dimensió **evolutiva i adaptativa** de la conducta. Aquesta perspectiva facilita la comprensió de fenòmens complexos mitjançant un enfocament que **articula estructura, funció i context**. Així mateix, les possibilitats de la recerca psicobiològica s'han ampliat i la **connexió amb altres disciplines afins** s'ha reforçat gràcies al progrés de les **noves tecnologies.**

1.2. Disciplines psicobiològiques aplicades a l'estudi del comportament

La **psicobiologia** es nodreix d'aportacions procedents de diverses branques de les **ciències biològiques** i del **comportament** per a oferir un tractament multidimensional de la conducta humana. Aquest marc compartit ha facilitat la confluència de conceptes, objectius i tècniques prèviament desenvolupats en camps com la medicina, la neurociència i l'etologia. A partir d'aquesta integració progressiva han aparegut **subdisciplines especialitzades** que enriqueixen l'anàlisi psicobiològica a través de l'estudi de la conducta des de diversos nivells explicatius. En les seccions següents es descriuen les principals d'aquestes disciplines segons l'origen, l'objecte, els mètodes i les aportacions actuals.

Una de les àrees més rellevants en l'anàlisi de les **causes llunyanes del comportament** és la **psicologia evolucionista**, la qual sosté que entendre la conducta humana i els processos mentals associats requereix tenir en compte la **història evolutiva** de l'ésser humà. Des d'aquest enfocament, es recorre a l'anàlisi comparada

entre espècies per a identificar patrons de comportament. Les disciplines que s'inscriuen en aquest àmbit comparteixen l'objectiu d'estudiar la conducta en animals, ja siga en el seu entorn natural o en condicions experimentals que simulen el seu medi específic. Així, la **psicologia comparada** se centra en l'estudi de l'evolució, la genètica i la capacitat d'adaptació de la conducta utilitzant el mètode comparatiu; l'**etologia** s'ocupa d'observar, descriure i classificar les conductes; la **neuroetologia** aprofundeix en els mecanismes neuronals que les sostenen i, finalment, l'**ecologia del comportament** interpreta aquestes estratègies conductuals en termes de valor funcional dins del procés evolutiu (Del Abril Alonso et al., 2016). En les darreres dècades, l'avanç de la tecnologia ha donat lloc a l'**etologia computacional**, que permet analitzar amb precisió aquestes relacions mitjançant l'ús d'eines digitals (Jinlong i Yanjie, 2024).

Dins d'aquest conjunt de disciplines orientades a les causes filogenètiques també hi ha la **sociobiologia**, que investiga les bases biològiques del **comportament social** combinant aportacions de la genètica de poblacions, de l'ecologia i de l'etologia. L'objectiu primordial és formular principis generals que permeten entendre com i per què han sorgit determinats patrons d'interacció social en funció del valor adaptatiu i del paper que tenen en la supervivència i reproducció dels individus. Aquesta disciplina es va establir formalment en 1975 amb la publicació de *Sociobiology: The New Synthesis*, obra en què Edward O. Wilson la va definir com "l'estudi sistemàtic de la base biològica de totes les formes de comportament social en tota classe d'organismes".

En l'anàlisi de les causes pròximes del comportament hi ha la **genètica de la conducta**, disciplina que investiga la influència dels factors genètics sobre les **diferències individuals**. El treball pioner de Francis Galton (1869) sobre l'heretabilitat de la capacitat mental va assentar les bases d'aquest camp. Avui dia, la genètica de la conducta aborda la influència dels gens sobre la conducta a través de diversos enfocaments: des de la identificació de gens específics amb efectes simples, fins a l'anàlisi dels intermediaris fisiològics entre gens i comportament, i l'estudi quantitatiu de la contribució relativa dels factors genètics i ambientals (Plomin et al., 2002, 2013). Així mateix, aquest camp aprofita els avanços de **l'epigenètica**, que estudia els **canvis estables i heretables** en l'activitat o **expressió dels gens** que no impliquen modificacions en la seqüència de l'ADN (Morgan i Whitelaw, 2008). Cal destacar que els canvis epigenètics poden tenir efectes funcionals i transmetre's a la descendència. Aquests canvis regulen quins gens s'activen o s'inactiven en diversos moments i teixits

de l'organisme, i poden estar influïts per factors ambientals, com ara l'alimentació, l'estrès, les primeres experiències o l'exposició a substàncies tòxiques. En el context de la psicobiologia i la genètica de la conducta, l'epigenètica ofereix una via explicativa clau per a entendre de quina manera les **interaccions entre gens i ambient modulen el comportament i la susceptibilitat als trastorns mentals**. Aquestes interaccions han sigut especialment rellevants en l'evolució de la **psicobiologia del desenvolupament**, disciplina que examina com els factors genètics, ambientals i epigenètics, i les múltiples interaccions entre si, configuren la conducta al llarg del cicle vital (Michel i Moore, 1995). Des d'aquesta perspectiva, el desenvolupament s'entén com el resultat de la **interacció dinàmica i recíproca** de l'herència i l'ambient, cosa que permet explicar la **variabilitat individual** des de les primeres etapes de la vida fins a l'edat adulta (Blumberg, 2005).

Les causes immediates que influeixen en el comportament són objecte d'estudi de diverses disciplines centrades en els mecanismes biològics que subjauen a la resposta conductual. Entre aquestes disciplines hi ha la psicologia fisiològica, la psicofisiologia, la psicofarmacologia, la psiconeuroendocrinologia, la psiconeuroimmunologia, la neuropsicologia i la neurociència cognitiva.

La **psicologia fisiològica** estudia els processos cerebrals que subjauen a la conducta mitjançant intervencions directes sobre l'SN, amb la finalitat d'explicar els fenòmens psicològics a partir de bases fisiològiques (Redolar, 2018). En aquesta línia, **Wilhelm Wundt**, en la seua obra *Grundzüge der physiologischen Psychologie* (1874), va subratllar la importància d'aplicar els mètodes de la fisiologia experimental perquè la psicologia poguera abordar científicament el seu objecte d'estudi (Alcantarilla et al., 2023). Aquesta disciplina se situa en la confluència entre la psicologia experimental i la fisiologia, i parteix del pressupòsit que hi ha **interdependència entre els nivells psicològic i fisiològic d'anàlisi**. Així, per a entendre adequadament els mecanismes fisiològics implicats en una certa conducta, cal considerar abans les raons psicològiques que la motiven; de la mateixa manera, els processos fisiològics permeten aclarir els fenòmens psicològics que es deriven de l'activació d'aquesta conducta. Com que la psicologia fisiològica intervé principalment sobre l'SN, moltes de les seues investigacions es duen a terme amb **models animals**, i això permet una aproximació més controlada a l'estudi de la relació entre cervell i comportament (Pinel i Barnes, 2021; Redolar, 2018). A diferència de la disciplina anterior, la **psicofisiologia** estudia els

correlats fisiològics de la conducta humana sense intervenir directament sobre l'SN, sinó usant **registres no invasius** per a analitzar la reactivitat de l'organisme a diversos estímuls. Per aquest motiu, la investigació psicofisiològica es realitza principalment en éssers humans (Del Abril Alonso et al., 2016; Pinel i Barnes, 2021). D'altra banda, la **psicofarmacologia** estudia els **efectes dels fàrmacs i de les substàncies psicoactives** sobre el funcionament de l'SN i la conducta (Braslow i Marder, 2019), i considera també el **paper modulador dels factors ambientals i conductuals** en aquests efectes. Dins d'aquesta disciplina es distingeixen dues grans branques: la **psicofarmacologia clínica**, que se centra a analitzar els efectes dels psicofàrmacs amb l'objectiu d'identificar nous tractaments per als trastorns mentals (amb un marcat caràcter aplicat), i la **neuropsicofarmacologia**, orientada a identificar els sistemes neuronals que subjauen a l'acció dels fàrmacs sobre la conducta (Redolar, 2018).

A més, àrees com la **psiconeuroendocrinologia** i la **psiconeuroimmunologia** examinen la **interacció bidireccional** entre l'SN i altres sistemes biològics, com l'SE i l'SI, i contribueixen a una comprensió més **holística** del funcionament de l'organisme humà. La **psiconeuroendocrinologia** és un camp d'investigació interdisciplinari que té per objectiu d'estudi la relació entre els **processos mentals** i l'**activitat hormonal** (Dantzer, 2010). Analitza tant la manera com els **factors psicològics** influeixen en el funcionament del sistema neuroendocrí, com la repercussió de les **hormones** sobre les **funcions cerebrals superiors**. No obstant això, un dels àmbits més intensament investigats dins d'aquesta especialitat és la **resposta a l'estrès**, tant en el vessant **agut** com **crònic** (Charmandari et al., 2005; Kirschbaum et al., 1993). En aquest context, l'estudi de l'**estrès psicosocial** s'ha consolidat com un dels **eixos centrals** de la recerca en psiconeuroendocrinologia (Selye, 1956; Szabo et al., 2012). La **psiconeuroimmunologia** investiga de quina manera els **processos psicològics** poden influir en la funció immunològica, i viceversa, com les alteracions immunes poden modular l'activitat cerebral i el comportament (Solomon, 2001). Aquesta aproximació integradora es fonamenta en l'existència de vies de comunicació bidireccionals, com l'eix hipotalàmic-pituïtari-adrenal (HPA), les citocines i els neurotransmissors, que permeten el diàleg entre l'SNC i el sistema immunitari. Des que es va formular, en les dècades finals del segle XX, aquesta disciplina ha contribuït a transformar la comprensió de diverses malalties, ja que ha posat de manifest el paper que exerceixen les variables psicosocials en la modulació de la resposta immune. En particular, s'ha

demostrat que l'estrès crònic i els trastorns de l'estat d'ànim poden tenir un efecte immunosupressor o proinflamatori (Raison i Miller, 2001; Rohleder, 2019) i afectar la vulnerabilitat respecte de malalties autoimmunes i processos neurodegeneratius (Chaudhary et al., 2023; Stojanovhic i Marisavljevich, 2008).

Pel que fa a la **neuropsicologia**, es tracta d'una disciplina aplicada, nascuda de la confluència entre la psicologia i la neurologia, que se centra en l'estudi de les **relacions entre el funcionament de l'SNC i els processos psicològics**, particularment en **contextos clínics** (Knop-Máximo et al., 2025). L'objecte d'anàlisi inclou la repercussió de lesions i alteracions cerebrals sobre les funcions cognitives, emocionals i conductuals (Tengteng et al., 2024). Des d'aquesta perspectiva, la neuropsicologia inclou aportacions teòriques i metodològiques tant de la psicologia general i experimental com de la psicologia clínica, i és especialment rellevant en l'**avaluació, el diagnòstic i la rehabilitació** de pacients neurològics que presenten alteracions derivades de dany cerebral adquirit, trastorns neurodegeneratius o alteracions del desenvolupament (Kolb i Whishaw, 2021).

Finalment, els últims anys ha assolit una rellevància especial la **neurociència cognitiva**, un àmbit d'investigació centrat en l'estudi dels processos mentals complexos i les seues bases cerebrals mitjançant eines i enfocaments procedents de les neurociències (Ochsner i Kosslyn, 2013; Posner i DiGirolamo, 2000). Impulsada per figures clau com Michael Gazzaniga i George Miller, es va consolidar amb fites com la publicació del *Handbook of Cognitive Neuroscience* (1984), la creació del *Journal of Cognitive Neuroscience* (1989) i la fundació de la Society for Cognitive Neuroscience (1994). Des d'una perspectiva àmplia, aquest camp abasta no sols les funcions cognitives clàssiques, sinó també dimensions com la cognició social (Del Abril Alonso, 2016). En un sentit més específic, se centra en els mecanismes neurals del processament de la informació i, així, es diferencia de disciplines com la **neurociència afectiva** i la **neurociència social**. L'abordatge metodològic es du a terme en múltiples nivells d'anàlisi (molecular, cel·lular, funcional i sistèmic) i mitjançant un enfocament marcadament interdisciplinari (Wagels et al., 2024). Entre les principals línies de recerca hi ha l'**anàlisi neurobiològica de la conducta**, la **validació empírica de teories psicològiques** i la **construcció de models psicològics** basats en dades neurofisiològiques (Shen, 2019). Aquest camp s'ha vist, a més, potenciat per l'auge del ***big data***, la **simulació computacional** i l'estudi de la **cognició col·lectiva**, factors que

han afavorit l'aparició de noves orientacions, com la **neuropsicologia cognitiva computacional**.

En general, les disciplines analitzades constitueixen els principals pilars sobre els quals recolza l'estudi psicobiològic del comportament i permet una comprensió **multicausal i integradora** dels processos que vinculen biologia i conducta. Aquesta estructura disciplinària diversa i complementària reflecteix la vocació transversal de la psicobiologia, com també la capacitat per a articular coneixements procedents de diversos nivells d'anàlisi i tradicions científiques.

1.3. Nivells d'anàlisi de l'estudi de la psicobiologia

L'estudi psicobiològic del comportament requereix una aproximació metodològica que permeta abordar fenòmens complexos des de diversos plans explicatius. Aquesta necessitat ha donat lloc a l'adopció d'un **model d'anàlisi per nivells**, característic de les ciències biològiques i experimentals, mitjançant el qual el funcionament de l'SN es descompon en **dimensions interrelacionades**. Aquests nivells no funcionen de manera aïllada ni són compartiments estancs, sinó que formen una **estructura jeràrquica** que facilita el trànsit entre diversos graus d'organització i permet vincular mecanismes fisiològics amb manifestacions conductuals i cognitives.

En ordre creixent de complexitat, els **nivells d'anàlisi fonamentals** comprenen el nivell **molecular**, **cel·lular**, de **sistemes**, **conductual** i **cognitiu** (Del Abril Alonso et al., 2016; Redolar, 2018). El **nivell molecular** permet entendre com variacions moleculars subtils poden tenir conseqüències funcionals significatives sobre l'activitat de l'SN. Aquest nivell se centra en l'estudi de les molècules implicades en la comunicació neuronal, com ara neurotransmissors, canals iònics i proteïnes estructurals, i les funcions que tenen en processos com la plasticitat sinàptica i la codificació de la memòria. El **nivell cel·lular** analitza l'estructura, la fisiologia i la connectivitat de les diverses classes de cèl·lules nervioses: neurones i cèl·lules glials. L'estudi de les seues propietats electrofisiològiques, de la dinàmica sinàptica i de l'organització intracel·lular és clau per a entendre com es creen i es modulen els senyals nerviosos. A partir d'ací, el **nivell de sistemes** aborda la interacció funcional entre conjunts de neurones que funcionen de manera coordinada dins de circuits específics, com els implicats en la integració sensorial, l'execució motora i la regulació de l'estat intern. Aquest nivell

permet identificar patrons d'activació distribuïts entre diverses regions cerebrals i entendre com col·laboren per a donar lloc a funcions complexes. Sobre aquesta base, el **nivell conductual** se centra en l'anàlisi de les respostes observables que resulten de l'activitat integrada de múltiples sistemes neurals. Ací s'examinen processos com la motivació, l'aprenentatge, l'expressió emocional i la conducta social i es recorre tant a models animals com a investigacions en humans. Finalment, el **nivell cognitiu** aborda els processos mentals superiors, com ara l'atenció, el raonament, el llenguatge i la manera com apareixen a partir de la interacció dinàmica entre estructures cerebrals, mecanismes fisiològics i context ambiental.

Aquests nivells d'anàlisi proporcionen un **marc metodològic fonamental** per a la psicobiologia, ja que permeten articular coherentment dades procedents de diverses fonts i escales. Aquesta perspectiva facilita la formulació d'hipòtesis explicatives robustes, el disseny d'estratègies d'intervenció i la interpretació de fenòmens complexos, la qual cosa reforça el caràcter integrador i la versatilitat de l'enfocament psicobiològic en l'estudi científic del comportament.

Aquest marc d'anàlisi pot posar-se en relació amb el proposat pels Research Domain Criteria del National Institute of Mental Health, que organitza la investigació de la conducta i la psicopatologia a través de set unitats d'anàlisi: gens, molècules, cèl·lules, circuits de l'SNC, fisiologia, comportaments i autoinformes. Cadascuna d'aquestes unitats pot estudiar-se de manera transversal en diversos dominis funcionals, com els sistemes de valència negativa, sistemes de valència positiva, processos cognitius, processos socials i sistemes d'activació/regulació, cosa que facilita integrar l'evidència procedent de models animals i humans en la mateixa matriu metodològica. D'aquesta manera, l'estructura jeràrquica clàssica dels nivells d'anàlisi s'amplia amb un enfocament dimensional i translacional, capaç de vincular els mecanismes biològics amb les manifestacions conductuals i cognitives, i de guiar la selecció de tècniques i paradigmes d'investigació.

REFERÈNCIES

Alcantarilla, L., García Valls, J. M. i García Alcarria, E. (2023). Memorias de un laboratorio: Wilhelm Wundt y la psicología experimental. *Revista de Neuro-Psiquiatría, 86*(2), 109-120. https://doi.org/10.20453/rnp.v86i3.4566

Blumberg, M. S. (2005). *Basic instinct: The genesis of behavior*. Thunder's Mouth Press.

Braslow, J. T. i Marder, S. R. (2019). History of psychopharmacology. *Annual Review of Clinical Psychology*, *15*, 25-50. https://doi.org/10.1146/annurev-clinpsy-050718-095514

Charmandari, E., Tsigos, C. i Chrousos, G. (2005). Endocrinology of the stress response. *Annual Review of Physiology, 67*, 259-284. https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.67.040403.120816

Chaudhary, R., Prasad, A., Agarwal, V., Rehman, M., Kumar, A., Kaushik, A. S., Srivastava, S., Srivastava, S. i Mishra, V. (2023). Chronic stress predisposes to the aggravation of inflammation in autoimmune diseases with focus on rheumatoid arthritis and psoriasis. *International Immunopharmacology, 125* (part A), 111046. https://doi.org/10.1016/j.intimp.2023.111046

Dantzer, R. (2010). Psychoneuroendocrinology of stress. En G. F. Koob, M. Le Moal i R. F. Thompson (ed.), *Encyclopedia of behavioral neuroscience* (vol. 3, p. 126-131). Academic Press.

Del Abril Alonso, Á., Ambrosio Flores, E., de Blas Calleja, M. R., Caminero Gómez, Á. A., García Lecumberri, C. i De Pablo González, J. M. (2016). *Fundamentos de psicobiología*. Sanz y Torres.

Dewsbury, D. A. (1991). Psychobiology. *American Psychologist*, *46*(3), 198-205. https://doi.org/10.1037/0003-066X.46.3.198

Dunlap, K. (1914). *An outline of psychobiology*. Baltimore, MD: Johns Hopkins Press.

Galton, F. (1869). *Hereditary genius*. Macmillan & Co.

Gazzaniga, M. S. (ed.) (1984). *Handbook of Cognitive Neuroscience*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-2177-2

Hebb, D. O. (1949). *The organization of behavior: A neuropsychological theory*. Nova York, NY: Wiley.

Jinlong, S. i Yanjie, S. (2024). Ethology. En Z. Kan (Ed.), *The ECPH Encyclopedia of Psychology*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-97-7874-4_440

Kirschbaum, C., Pirke, K. M. i Hellhammer, D. H. (1993). The 'Trier Social Stress Test'. A Tool for Investigating Psychobiological Stress Responses in a Laboratory Setting. *Neuropsychobiology, 28*(1-2), 76-81. https://doi.org/10.1159/000119004

Knop-Máximo, C. S. G., De Almeida Signori, V., Da Silva Rodrigues, L. F., Penha, M. E. F., De Azambuja, D. A. i De Mello, C. B. (2025). A Historical and Global Overview of Neuropsychology. En Reichert, R. A., Andrade, A. L. M. i De Micheli, D. (ed.) *Neuropsychology and Substance Use Disorders. Springer, Cham*. https://doi.org/10.1007/978-3-031-82614-6_2

Kolb, B. i Whishaw, I. Q. (2021). *Fundamentals of human neuropsychology* (7th ed.). Worth Publishers.

Michel, G. F. i Moore, C. L. (1995). *Developmental psychobiology: An interdisciplinary science*. MIT Press.

Morgan, D. K. i Whitelaw, E. (2008). The case for transgenerational epigenetic inheritance in humans. *Mammalian genome: official journal of the International Mammalian Genome Society*, *19*(6), 394-397. https://doi.org/10.1007/s00335-008-9124-y

Ochsner, Kevin N. i Stephen Kosslyn, Introduction to *The Oxford Handbook of Cognitive Neuroscience*: Cognitive Neuroscience—Where Are We Now?. En Kevin N. Ochsner i Stephen Kosslyn (ed.), *The Oxford Handbook of Cognitive Neuroscience, Volume 1: Core Topics*, Oxford Library of Psychology (2013; online edn, Oxford Academic, 16-12-2013), https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780199988693.013.0001, data d'accés: 28-7-2025.

Pinel, J. P. J. i Barnes, S. J. (2021). *Biopsychology* (11a ed., Global ed.). Pearson Education.

Plomin, R., DeFries, J. C., McClearn, G. E. i McGuffin, P. (2002). *Genética de la conducta.* Ariel.

Plomin, R., DeFries, J. C., Knopik, V. S. i Neiderhiser, J. M. (2013). *Behavioral genetics* (6a ed.). Worth Publishers.

Posner, M. I. i DiGirolamo, G. J. (2000). Cognitive neuroscience: Origins and promise. *Psychological Bulletin*, *126*(6), 873-889. https://doi.org/10.1037/0033-2909.126.6.873

Raison, C. L. i Miller, A. H. (2001). The neuroimmunology of stress and depression. *Seminars in clinical neuropsychiatry*, *6*(4), 277-294. https://doi.org/10.1053/scnp.2001.0060277

Redolar, D. (2018). *Psicobiología*. Editorial Médica Panamericana.

Rohleder, N. (2019). Stress and inflammation – The need to address the gap in the transition between acute and chronic stress effects. *Psychoneuroendocrinology, 105*, 164-171. https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2019.02.021

Russell, E. S. (1923). Psychobiology. *Proceedings of the Aristotelian Society, 22*, 141-156.

Russell, E. S. (1930). *The interpretation of development and heredity: A study in biological method*. Oxford, England: Clarendon Press.

Selye, H. (1956). Endocrine reactions during stress. *Current Researches in Anesthesia & Analgesia, 35*(3), 182-193.

Shen, W. (2019). Cognitive neuroscience. En L. Liu i W. Wang (ed.), *Encyclopedia of Gerontology and Population Aging* (p. 240-242). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-69892-2_296-1

Small, W. S. (1901). Experimental study of the mental process of the rat. II. *The American Journal of Psychology, 12*(2), 206-39. https://doi.org/10.2307/1412534

Solomon, G. F. (2001). Psiconeuroinmunología: sinopsis de su historia, evidencia y consecuencias. *Anales de Psiquiatría*, *17*(5), [exemplar especial: Mesas Redondas, II Congreso Virtual de Psiquiatría Interpsiquis 2001].

Stojanovich, L. i Marisavljevich, D. (2008). Stress as a trigger of autoimmune disease. *Autoimmunity reviews*, *7*(3), 209-213. https://doi.org/10.1016/j.autrev.2007.11.007

Szabo, S., Tache, Y. i Somogyi, A. (2012). The legacy of Hans Selye and the origins of stress research: a retrospective 75 years after his landmark brief "Letter" to the Editor of *Nature*. *Stress, 15*(5), 472-478. https://doi.org/10.3109/10253890.2012.710919

Tengteng, T., Chang, L. i Jin, L. (2024). Neuropsychology. En Z. Kan (ed.), *The ECPH encyclopedia of psychology* (p. 993-997). Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-97-7874-4_984

Wagels, L., Habel, U. i Nickl-Jockschat, T. (2024). Cognitive neuroscience. En A. Tasman et al. (ed.), *Tasman's psychiatry* (p. 593-625). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-51366-5_31

Wilson, E. O. (2000). *Sociobiology: The new synthesis* (25th anniversary ed.). Harvard University Press.

CAPÍTOL 2. EVOLUCIÓ HISTÒRICA I DESENVOLUPAMENT CONTEMPORANI DE LA PSICOBIOLOGIA

2.1. Antecedents històrics de la psicobiologia

En aquest apartat presentem una síntesi dels fets més rellevants que han contribuït al progrés de la psicobiologia. Els antecedents més llunyans se situen en l'aparició de la **filosofia natural** i la **medicina antiga**, en què ja es formulaven explicacions sobre la relació entre el sistema nerviós i la conducta. Amb el temps, aquests enfocaments van anar evolucionant gràcies a l'acumulació de descobriments empírics, la millora de les eines d'anàlisi i la formulació de noves teories, factors que permeteren estructurar un marc científic sòlid per a l'estudi integrat del cervell i la conducta i que, alhora, consolidaren progressivament els **fonaments de la psicobiologia contemporània**.

Aquest recorregut històric, encara que necessàriament selectiu i no exhaustiu, reconeix també les **limitacions epistemològiques** i els **biaixos androcèntrics** que han marcat l'evolució del coneixement en aquest camp. Malgrat la baixa visibilitat que han tingut moltes investigadores, la seua contribució ha sigut fonamental per a la comprensió actual de l'SN. En aquest sentit, es visibilitzen les aportacions de dones científiques que han exercit un paper clau en les neurociències.

La taula 1 mostra una selecció de fets, teories i figures destacades que han influït especialment en els continguts que es tracten en l'assignatura Fonaments de Psicobiologia i que permeten contextualitzar-los des d'una perspectiva històrica i crítica.

Taula 1. Evolució històrica de la psicobiologia: autors, teories i descobriments clau.

Grècia antiga i Imperi Romà: el cervell en l'antiguitat	
Hipòcrates (460-379 aC) Teoria dels quatre humors	Consideració del cervell com a seu de la intel·ligència. L'escola hipocràtica considerava que l'excés o la deficiència de qualsevol dels quatre humors (sang, bilis negra, bilis groga i flegma) podia ser signe de malaltia.
Aristòtil (384-322 aC) Teoria cardiocèntrica	Les capacitats intel·lectuals es vinculaven a la psique, concebuda com una entitat no material i autònoma respecte del cos, encarregada de governar les percepcions i funcions mentals com la memòria i la raó. En aquest model, el cor es considerava el nucli de l'activitat mental, mentre que al cervell li atribuïen un paper com a òrgan refrigerant.
Galè de Pèrgam (129-200 dC) Teoria ventricular de la funció cerebral	Distinció entre el cervell, com a receptor de sensacions, i el cerebel, amb capacitat per a controlar els músculs. Les sensacions i els moviments comencen pel moviment dels humors cap als ventricles cerebrals o des d'ací a través dels nervis. Per a formar records, les sensacions deixen una empremta en el cervell (caràcter mal·leable). Teoria ventricular de la funció cerebral: els fluids vitals es mantenen en equilibri per al bon funcionament corporal; el desequilibri d'aquests fluids explica uns certs patrons de comportament i malaltia.
Nemesi d'Èmesa (390) Localització ventricular de funcions	Postula que hi ha parts del cervell que s'encarreguen de funcions específiques. Defensa la doctrina de la **localització ventricular** de l'activitat mental. *De natura hominis.*

Renaixement i segle XVII: de l'anatomia a la fisiologia mecànica

Teofrast Paracels (1493-1541) Medicina alquímica	Des d'una aproximació iatroquímica, considerada precursora de la farmacologia, es va promoure un canvi cap a l'explicació química de la malaltia i del tractament. Aquesta perspectiva va conduir a l'elaboració de remeis minerals destinats a ajudar el cos a combatre la malaltia.
Andreas Vesal (1515-1564) Fundador de l'anatomia cerebral moderna	Va donar suport a la teoria ventricular: el cervell actua com una màquina i el moviment es produeix per l'expulsió del líquid ventricular. El seu model anatòmic contrasta amb els del passat, ja que destaca la importància de la dissecció i de la nova visió *anatòmica* del cos humà. La seua obra *De humani corporis fabrica* proposa una visió del cos com una *fàbrica* amb ressonàncies arquitectòniques, i també ofereix il·lustracions anatòmiques de gran precisió entre les quals hi ha l'encèfal i els nervis.
René Descartes (1596-1650) Dualisme substancial entre ànima i cos	Rebutja que la teoria ventricular puga donar compte de la totalitat de la conducta humana i sosté que les persones posseeixen un intel·lecte i una ànima concedits per Déu. Defensa que els mecanismes cerebrals governen únicament els comportaments comparables als dels animals, mentre que les capacitats pròpiament humanes resideixen fora del cervell, en una ment entesa com una entitat espiritual que rep sensacions i ordena moviments mitjançant la glàndula pineal. En *De homine* descriu els reflexos com a respostes automàtiques a estímuls externs i distingeix entre el cervell i l'SN, que posseeixen extensió física, i els pensaments, les emocions i la consciència, que manquen d'extensió i naturalesa material. Aquesta concepció, en què l'ànima (equivalent a la ment) se separa del cos, el consagra com a fundador del dualisme.
Thomas Willis (1621-1675) Anatomia comparada i funcionalisme cortical	En *Cerebri anatome* va destacar l'estudi comparatiu de l'estructura cerebral, en què assenyalava semblances entre humans i altres mamífers, i també entre ocells i peixos, explicades, segons la seua visió teològica, perquè foren creats el mateix dia. Va descriure amb gran precisió les estructures cerebrals i va descobrir el polígon d'artèries que porta el seu nom. Va diferenciar per primera vegada la substància grisa i la substància blanca, i considerà que aquesta última transmetia informació cap a i des de la

	substància grisa. La seua proposta anatòmica va adoptar una perspectiva funcionalista: va assignar funcions cognitives específiques a regions cerebrals, va identificar el còrtex com la base de la cognició i va vincular la girencefàlia a l'augment de la complexitat mental. Va substituir la doctrina ventricular de Nemesi, ja que proposava que els ventricles contenien líquid cefalorraquidi encarregat d'eliminar residus. Va localitzar l'origen dels moviments voluntaris en el còrtex cerebral i va atribuir els moviments involuntaris al cerebel.
Anton van Leeuwenhoek (1632-1723) Biologia cel·lular	Va revolucionar el coneixement de la vida microscòpica perfeccionant el disseny del microscopi, que assolí augments sense precedents per a la seua època. Va ser el primer a observar i descriure microorganismes com bacteris i protozous, que va anomenar animàlculs, i obrí així el camí per al naixement de la microbiologia. També va examinar espermatozoides, glòbuls rojos, fibres musculars i vasos capil·lars, i va fer observacions pioneres sobre l'estructura cel·lular dels éssers vius.
Nicolau Steno (1638-1686) Pioner de l'anatomia	En *Discours sur l'anatomie du cerveau* va declarar no saber res del cervell, ja que considerava que allò que s'havia escrit fins aleshores era inexacte i que calia partir de zero. En una dissecció pública va demostrar que la glàndula pineal era immòbil i estava adherida a teixits perifèrics. A més, va estudiar el desenvolupament del sistema nerviós i va suggerir que el cervell s'estructurava en diverses parts que permetien la realització de diverses funcions de manera organitzada i coordinada. Va descobrir l'existència dels òvuls femenins.
Segle XVIII i començament del XIX: electricitat, localització i evolució	
Charles Bell (1734-1842) i **François Magendie** (1783-1855) Neurofisiologia	Van demostrar de manera independent el principi de la diferenciació funcional de les arrels nervioses espinals. Van mostrar que les arrels dorsals transmeten informació sensitiva cap a l'SNC, mentre que les arrels ventrals condueixen impulsos motors des de l'SNC cap als músculs. Aquest descobriment, conegut com la *llei de Bell-Magendie*, va confirmar l'existència de vies separades per a la funció sensitiva i la motora, i establí un principi fonamental de la neurofisiologia moderna.

Luigi Galvani (1737-1798) i **Emil du Bois-Reymond** (1818-1896) Neurofisiologia	Galvani va demostrar experimentalment que el teixit animal generava electricitat i va observar que els músculs es contreien quan els nervis s'estimulaven elèctricament. Va proposar que el cervell secretava electricitat i la distribuïa a través dels nervis cap als músculs, i que els nervis funcionaven com si foren cables, formats per uns quants filaments prims que conduïen electricitat en ambdós sentits. Tots dos van suggerir la comunicació bidireccional, ja que quan els nervis se seccionaven es perdia la sensació i el moviment.
Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) Biologia evolutiva	Va sostenir que les espècies es transformen amb el temps mitjançant l'herència de caràcters adquirits: els organismes s'adapten a l'entorn desenvolupant nous trets funcionals que després transmeten a la descendència. Va destacar la relació entre la complexitat biològica i l'SN, i proposà que en els animals més evolucionats, el sistema nerviós està més desenvolupat i permet l'aparició de funcions mentals superiors. Encara que aquesta teoria va ser desplaçada pel model de la selecció natural, les seues idees estabiren un precedent fonamental per a concebre l'evolució com un procés gradual de transformació adaptativa.
Franz Joseph Gall (1758-1828) Frenologia	Va plantejar que les protuberàncies del crani reflectien el desenvolupament d'àrees cerebrals específiques. Sostenia que les funcions mentals es distribuïen en regions concretes de l'escorça cerebral i es vinculaven amb determinats trets de personalitat i habilitats cognitives. Encara que el seu enfocament mancava d'una base empírica sòlida i va ser desacreditat, la seua proposta contribuí a reforçar la idea que diverses funcions del comportament humà podrien estar localitzades en zones concretes del cervell.
Marie-Jean-Pierre Flourens (1794-1867) Fundador de la neurobiologia experimental	Va aportar la tècnica d'ablació experimental com a mètode per a investigar la funció cerebral. Practicava extirpacions controlades a l'encèfal d'animals i analitzava els efectes que tenien sobre la conducta, la motricitat i la sensibilitat. Va demostrar que les regions cerebrals compleixen funcions diferenciades: els hemisferis estan implicats en processos cognitius, el cerebel en la coordinació motora i el bulb raquidi en funcions vitals. No va aconseguir identificar centres específics per a la memòria o la intel·ligència i va proposar que aquestes capacitats es distribueixen de manera més difusa a l'encèfal.
Johannes Müller	Va formular la *llei de les energies específiques dels nervis*, segons la qual cada tipus de nervi sensorial transmet una modalitat

(1801-1858) Fisiologia experimental	específica de sensació, amb independència del tipus d'estímul físic que l'active. Allò que determina si una experiència és visual, tàctil o auditiva no és la naturalesa de l'estímul, sinó el tipus de nervi estimulat. Aquesta idea va ser fonamental per a entendre l'especificitat funcional de l'SN. A més, va contribuir al coneixement dels reflexos i la conducció nerviosa. En l'àmbit de l'embriologia va descriure el conducte de Müller, decisiu en el desenvolupament de l'aparell reproductor femení.
Charles Darwin (1809-1882) Teoria evolucionista	Va formular la teoria de l'evolució per selecció natural com a base per a explicar la diversitat de les formes de vida. Defensava que tots els éssers vius competeixen per recursos i s'adapten a l'entorn mitjançant variacions hereditàries. Va estendre aquests principis a la comprensió de l'SN i defensà que les estructures cerebrals també evolucionen i s'especialitzen per a afavorir la supervivència. Va ressaltar la continuïtat evolutiva entre espècies i demostrà que els éssers humans comparteixen trets mentals, emocionals i neurològics amb altres animals, fet que va assentar les bases de la psicologia comparada. Així mateix, va proposar que comportaments com la comunicació emocional, l'expressió de sentiments i l'organització social tenen arrels comunes observables en diverses espècies. Va defensar que el cervell és un òrgan dinàmic i plàstic, capaç d'adaptar-se a noves circumstàncies al llarg de la vida, i reforçà la idea que la conducta és el resultat d'un procés evolutiu continu.
Theodor Schwann (1810-1882) Teoria cel·lular	Va ampliar la teoria cel·lular al regne animal. Establí que tant les plantes com els animals estan constituïts per unitats bàsiques: les cèl·lules. Identificà i descrigué les cèl·lules de Schwann i va proposar el terme *metabolisme* per a referir-se als processos químics interns que sostenen la vida cel·lular. Mitjançant estudis histològics va ampliar el coneixement sobre els teixits nerviosos i embrionaris i va contribuir a establir la relació entre estructura cel·lular i funció fisiològica.
Claude Bernard (1813-1878) Fisiologia experimental	Va impulsar l'ús de tècniques electrofisiològiques per a investigar la funció de l'SN, especialment la medul·la espinal. Va fer estudis pioners sobre la transmissió nerviosa i l'excitabilitat dels nervis, en què demostrà que l'estimulació elèctrica podia activar o inhibir reflexos medul·lars. Els seus experiments van ajudar a entendre l'organització dels arcs reflexos i la regulació de funcions automàtiques a càrrec de la medul·la espinal. A més, ferm partidari del control experimental i del mesurament precís de variables fisiològiques, va establir les bases del mètode científic en fisiologia.
Herbert Spencer	Va ampliar la teoria evolutiva a l'àmbit social, psicològic i biològic. Sostenia que tots els processos, també el desenvolupament

(1820-1903) Figura clau del darwinisme social	de l'SN i la ment, seguien un patró de diferenciació i complexitat creixents. Va proposar que el cervell evoluciona progressivament, des de funcions automàtiques cap a capacitats superiors com la cognició i la moral. Va defensar la continuïtat entre els processos biològics i mentals i establí les bases per a una psicologia amb enfocament evolutiu. A més, va aportar el concepte de *supervivència del més apte*, formulat en termes diferents dels de Darwin, que va influir en la comprensió dels mecanismes d'adaptació del cervell i del comportament a l'entorn.
Hermann von Helmholtz (1821-1894) Fisiologia experimental	La seua obra va assentar les bases per a una aproximació experimental a l'estudi dels processos perceptius. Va ser el primer a mesurar la velocitat de conducció nerviosa en els nervis perifèrics. Demostrà que els impulsos no es transmeten de manera instantània, com se suposava fins aleshores, sinó a una velocitat finita i quantificable.
Gregor Mendel (1822-1884) Genètica	Va demostrar, mitjançant experiments amb pesoleres, que els trets hereditaris es transmeten seguint patrons previsibles. Formulà les lleis fonamentals de l'herència: la llei de la segregació, la llei de la distribució independent i la llei de la dominància. Va establir els conceptes de gens, al·lels dominants i al·lels recessius, i va explicar de quina manera els caràcters es conserven o es combinen al llarg de les generacions. Els seus descobriments, que mostraven com apareixen i s'hereten les variacions, van proporcionar la base genètica que complementà i enfortí la teoria de l'evolució.

Segona meitat del segle XIX: localització cortical i noves teories de l'aprenentatge

Paul Broca (1824-1880) Localització de la funció	Va identificar la zona cerebral implicada en la producció del llenguatge i va demostrar que se situa a la part frontal de l'hemisferi esquerre. Va aportar evidències clau sobre la lateralització hemisfèrica. Els seus estudis van esdevenir una fita en la comprensió de l'especialització funcional del cervell i de la capacitat que té per a reorganitzar-se després d'una lesió. A més, mitjançant la comparació entre cervells humans i de primats i l'aplicació de tècniques craniomètriques va reforçar la comprensió de l'evolució

	cerebral.
Ivan Sechenov (1829-1905) Fisiologia i reflexologia russa	Va demostrar experimentalment que l'estimulació de certes regions cerebrals podia retardar o suprimir respostes reflexes en granotes. Aquest descobriment va introduir la idea fonamental que el cervell no sols produeix excitació, sinó que també modula l'activitat motora mitjançant mecanismes inhibidors. A més, va defensar una aproximació objectiva i experimental als processos mentals i proposà que podien explicar-se a partir de mecanismes fisiològics observables.
Wilhelm Wundt (1832-1920) Psicologia experimental	Defensava que els processos mentals podien mesurar-se i descompondre's en elements bàsics. El seu objectiu era analitzar l'experiència conscient immediata mitjançant mètodes experimentals controlats, amb especial èmfasi en la introspecció estructurada. Va desenvolupar la *psicologia dels pobles*, una aproximació cultural a l'estudi de la ment que s'ocupava de fenòmens col·lectius com la religió i els mites, que considerava que no podien explicar-se únicament des de la consciència individual.
Gustav Fritsch (1838-1927) i **Eduard Hitzig** (1838-1907) Fisiologia moderna de l'escorça cerebral	L'estimulació elèctrica directa de l'escorça cerebral en gossos provocava moviments musculars específics, fenomen que permeté identificar àrees motores diferenciades. Aquests descobriments van evidenciar l'excitabilitat elèctrica de l'escorça i van revelar una organització topogràfica de les funcions motores. Així es va consolidar la idea d'una localització funcional en diverses regions corticals i s'establiren les bases del concepte modern d'especialització funcional del cervell.
Camillo Golgi (1843-1926) Teoria reticular	Va idear una tècnica de tinció revolucionària, coneguda com a *reacció negra*, que permeté observar per primera vegada neurones individuals juntament amb les seues prolongacions. Va aconseguir detallar estructures com les dendrites i descrigué la morfologia de les neurones amb una precisió sense precedents. A partir d'aquestes observacions va defensar la teoria reticular, segons la qual el sistema nerviós estaria format per una xarxa contínua de cèl·lules interconnectades físicament. A més, va descobrir l'aparell de Golgi i va descriure receptors perifèrics com l'òrgan tendinós de Golgi, implicat en la regulació de la tensió muscular.
Karl Wernicke	Va identificar una zona específica del lòbul temporal esquerre vinculada a la comprensió del llenguatge, coneguda des

(1848-1905) Neuropsicologia	d'aleshores com a àrea de Wernicke. Va descriure un tipus d'afàsia caracteritzada per una alteració significativa en la comprensió i per una producció verbal fluida però semànticament incoherent, diferenciada clínicament de l'afàsia de Broca. Va ampliar la concepció de la localització funcional del cervell quan demostrà que diverses regions corticals cooperen en processos complexos com el llenguatge. Va proposar un model connexionista pioner, desenvolupat posteriorment per Lichtheim, segons el qual la producció i comprensió del llenguatge depenen d'una xarxa interconnectada d'àrees cerebrals.
Ivan Pavlov (1849-1936) Condicionament clàssic	Cèlebre pels experiments sobre els reflexos condicionats, en què va demostrar que les respostes automàtiques poden modificar-se mitjançant l'aprenentatge. Va descriure el condicionament clàssic i va mostrar que un estímul inicialment neutre pot adquirir la capacitat de provocar una resposta reflexa després d'associar-se repetidament a un estímul incondicionat. El còrtex cerebral modifica els reflexos innats en funció de l'experiència.
Santiago Ramón y Cajal (1852-1934) Teoria neuronal	Va usar i perfeccionar la tinció de Golgi per a estudiar el teixit nerviós. Va demostrar que l'SN està constituït per neurones individuals i separades que es comuniquen entre si, i va ser el primer a descriure les espines dendrítiques. Aquests descobriments van donar lloc a la doctrina neuronal, que estableix que la neurona és la unitat anatòmica, funcional i genètica de l'SN.
John Langley (1852-1925) Teoria dels receptors	Va encunyar el concepte de *sistema nerviós autònom* (SNA) per a descriure la regulació involuntària de les funcions viscerals. Va definir el sistema nerviós parasimpàtic (SNPS) com una subdivisió específica amb trajectes i efectes propis i, així mateix, va proposar l'existència de substàncies receptives en les cèl·lules efectores.
Otto Loewi (1873-1961) Transmissió química	Va demostrar experimentalment que la transmissió nerviosa en l'SNPS és de naturalesa química, i no exclusivament elèctrica, mitjançant un experiment amb cors de granota. Va estimular el nervi vague d'una granota i transferí el líquid extracel·lular obtingut a un segon cor, en el qual observà una disminució de la freqüència cardíaca, fet que evidenciava l'alliberament d'una substància transmissora (*vagusstoff*), posteriorment identificada com a acetilcolina.
Henry Dale (1875-1968)	Va investigar la transmissió química dels impulsos nerviosos. Identificà l'acetilcolina com a neurotransmissor clau en l'SNPS i va encunyar els termes *colinèrgic* i *adrenèrgic* per a descriure neurones segons el tipus de missatger que alliberen. Va proposar

Transmissió química	el *principi de Dale*, segons el qual una neurona allibera sempre el mateix tipus de transmissor en totes les seues sinapsis, hipòtesi que, encara que posteriorment va ser matisada, continua sent rellevant conceptualment.
Edward Lee Thorndike (1874-1949) Connexionisme	La seua teoria del connexionisme va aportar la idea que l'aprenentatge consisteix en la formació de connexions entre estímuls i respostes a través d'un procés de prova i error. A partir dels seus estudis amb caixes-problema va enunciar la *llei de l'efecte*, segons la qual les respostes que tenen conseqüències satisfactòries tendeixen a repetir-se, mentre que les que tenen conseqüències desagradables tendeixen a desaparèixer; la *llei de la pràctica* (la repetició enforteix les connexions) i la *llei de la preparació* (l'estat de l'organisme influeix en l'aprenentatge). Aquest principi va anticipar el concepte de reforç, posteriorment central en el conductisme.
John B. Watson (1878-1958) Conductisme	Va defensar que la psicologia havia de centrar-se únicament en la conducta observable, i que calia excloure'n la introspecció i els processos mentals no mesurables. És considerat el fundador del conductisme. Sostenia que totes les conductes són apreses a través de la interacció amb l'entorn i negava l'existència de predisposicions innates. Va demostrar com es podia induir una resposta emocional condicionada mitjançant l'associació entre un estímul neutre i un estímul aversiu. L'enfocament reduccionista va marginar inicialment l'estudi del cervell, però el seu llegat va assentar les bases dels mecanismes neurobiològics de l'aprenentatge.
Segle XX: neurociència experimental, genètica i plasticitat cerebral	
Wilder Penfield (1891-1976) Cartografia cerebral	Va fer intervencions quirúrgiques en pacients amb epilèpsia utilitzant estimulació elèctrica directa de l'escorça cerebral. Va ser pioner en l'estudi del cervell humà viu i va traçar mapes funcionals de les àrees motores i sensorials, coneguts com els homuncles de Penfield, que mostraven la representació somatotòpica del cos al cervell. El seu treball va aportar una de les primeres evidències clares de la localització funcional i de l'organització cortical.
Viktor Hamburger	Va demostrar que els teixits perifèrics dirigeixen el desenvolupament de l'SNC i influeixen en la supervivència de les neurones.

(1900-2001) Neuroembriologia experimental	Va descobrir que la mort neuronal programada forma part de l'ajust normal del nombre de neurones. En col·laboració amb Rita Levi-Montalcini establí les bases per al descobriment del factor de creixement neuronal (NGF: *nerve growth factor*). A més, va determinar els estadis de Hamburger-Hamilton per a estandarditzar el desenvolupament embrionari dels pollets, va descriure el comportament embrionari i demostrà que la motilitat i els patrons de moviment naixen espontàniament.
Barbara McClintock (1902-1992) Transposició genètica	Descobridora dels elements transposables, un descobriment que va revolucionar la comprensió de la regulació genètica i la plasticitat del genoma. El seu treball va revelar que els gens poden activar-se o desactivar-se segons la posició que ocupen. El 1983 va rebre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina i, així, es convertí en la primera dona a rebre'l en solitari en aquesta categoria.
Donald O. Hebb (1904-1985) Teoria hebbiana de l'aprenentatge	Va proposar una teoria integradora entre la neurofisiologia i el comportament en què defensava que l'eficàcia de certes connexions neuronals s'enforteix mitjançant la repetició. Va subratllar el paper de les xarxes neuronals en l'aprenentatge i la memòria i va anticipar la idea de plasticitat sinàptica.
Frederic Skinner (1904-1990) Condicionament operant	Va desenvolupar la *teoria del condicionament operant*, centrada en la manera com les conseqüències d'una conducta influeixen en la probabilitat de repetició. Va plantejar la relació entre estímul, resposta i reforç, i formulà principis com el reforç positiu, el reforç negatiu i l'extinció. Per a estudiar com es configuren els patrons de conducta a partir de les contingències ambientals va dissenyar la *caixa de Skinner*. Encara que el seu enfocament va ser estrictament conductista i evitava referències a processos mentals interns, els seus descobriments foren essencials per a entendre la modulació conductual de l'SN.
Ulf von Euler (1905-1983) Transmissió química	Va demostrar que la transmissió nerviosa en el sistema nerviós simpàtic (SNS) depenia d'un transmissor químic específic. Identificà la noradrenalina com el principal neurotransmissor i demostrà que s'emmagatzema en vesícules sinàptiques als terminals nerviosos. També va descobrir la substància P, implicada en la modulació del dolor i en diverses funcions viscerals. Aquestes contribucions li van valdre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina (1970), compartit amb Bernard Katz i Julius Axelrod, per la recerca sobre els mecanismes d'emmagatzematge, alliberament i inactivació dels neurotransmissors.

Katharine Montagu (-1966) Transmissió química	Va identificar la dopamina en cervells humans mitjançant tècniques de cromatografia en paper, aplicades a diverses espècies, i contribuí decisivament a la caracterització dels neurotransmissors catecolaminèrgics.
Rita Levi-Montalcini (1909 -2012) Factor de creixement neuronal	Va descobrir, juntament amb Stanley Cohen i Viktor Hamburger, el factor de creixement neuronal (NGF), una proteïna essencial per al desenvolupament, la supervivència i el funcionament de les neurones de l'SNC i de l'SNP. Les seues investigacions van revelar que el creixement neuronal depèn tant de factors genètics com de senyals extracel·lulars específics. Aquest descobriment va obrir un nou camp en la neurobiologia del desenvolupament i va ser fonamental per a entendre la plasticitat neuronal, la neurodegeneració i la regeneració nerviosa. El 1986 va rebre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina i, així, va convertir-se en una de les primeres dones neurocientífiques guardonades.ççç
Sir Bernard Katz (1911-2003) Neurofisiologia	Va exposar que l'alliberament de neurotransmissors en la sinapsi és quàntic, és a dir, es produeix en unitats discretes (quanta) corresponents a vesícules sinàptiques individuals. Va establir el mecanisme bàsic de la transmissió sinàptica química i el paper essencial del calci en aquest procés. El seu treball en la unió neuromuscular va assentar les bases de la neurociència moderna.
Sir Alan Lloyd Hodgkin (1914-1998) i **Andrew Huxley** (1917-2012) Neurofisiologia	Van establir les bases iòniques de la senyalització elèctrica en les neurones i de la conducció nerviosa.
Brenda Milner (1918-2023) Memòria i lòbuls temporals	El seu treball amb el pacient H. M. va demostrar l'existència de diversos sistemes de memòria i el paper crític de l'hipocamp en la memòria declarativa. Va identificar que algunes formes d'aprenentatge motor restaven intactes malgrat l'amnèsia, fet que va revolucionar l'estudi de les funcions cerebrals i permeté diferenciar entre memòria implícita i memòria explícita.

Eugene Roberts (1920-2016) Transmissió química	Va descobrir, juntament amb Sam Frankel i aplicant tècniques de cromatografia, la presència de l'àcid γ-aminobutíric (GABA) com una amina abundant al cervell. Amb la demostració que el GABA se sintetitza a partir del glutamat i s'acumula selectivament al teixit cerebral, van establir les bases del reconeixement d'aquest àcid com a principal neurotransmissor inhibidor de l'SNC.
Rosalyn Yalow (1921-2011) Radioimmunoanàlisi	Pionera en el desenvolupament de la radioimmunoanàlisi, una tècnica revolucionària que possibilità quantificar amb gran precisió concentracions mínimes d'hormones, fàrmacs i altres substàncies biològiques en fluids corporals. Aquesta innovació va transformar el diagnòstic clínic i obrí noves vies per al tractament de malalties endocrines, autoimmunes i oncològiques, com també per a l'estudi dels neurotransmissors en condicions fisiològiques i patològiques. L'any 1977 va rebre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina. La seua trajectòria va demostrar que l'excel·lència científica també podia aconseguir-se en condicions adverses, i esdevingué una figura clau en la lluita pel reconeixement de les dones en la recerca biomèdica.
Arvid Carlsson (1923-2018) Transmissió química	Va demostrar que la dopamina actua com a neurotransmissor en el cervell i no sols com a precursor de la noradrenalina. Va quantificar la concentració de dopamina en diverses regions cerebrals, especialment als nuclis basals, i descobrí que la depleció induïda per reserpina provocava alteracions similars a les observades en la malaltia de Parkinson. Va mostrar que l'administració d'L-DOPA revertia aquests símptomes en models animals. L'any 2000 va rebre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina, compartit amb Paul Greengard i Eric R. Kandel.
Marian Diamond (1926-2017) Plasticitat cerebral	Va demostrar que el cervell és modificable per l'experiència al llarg de la vida. Va comprovar que un entorn enriquit induïa canvis estructurals al còrtex cerebral, com ara l'augment del gruix cortical i de la densitat de les dendrites. Aquests descobriments van refutar la idea del cervell adult com a estàtic i van consolidar el concepte de neuroplasticitat.
Oleh Hornykiewicz (1926-2020) Transmissió química	Va descobrir que els cervells de pacients amb Parkinson presentaven un dèficit de dopamina al cos estriat. Aquest descobriment va conduir directament a l'ús terapèutic d'L-DOPA, precursor de la dopamina, que va marcar l'inici del tractament més efectiu per a aquesta malaltia i obrí pas a la recerca bioquímica de trastorns neurològics i mentals basats en neurotransmissors. El seu treball amb teixit cerebral humà *post mortem* va impulsar una nova generació de teràpies racionals.

James Watson (n. 1928), **Francis Crick** (1916-2004) i **Rosalind Franklin** (1920-1958) Biologia molecular	Watson i Crick són coneguts perquè van proposar, el 1953, el model de doble hèlix de l'ADN, descobriment clau per a entendre com s'emmagatzema i es transmet la informació genètica. Aquest avanç va establir les bases de la biologia molecular, amb implicacions directes en l'estudi del neurodesenvolupament, la plasticitat cerebral i l'herència de trastorns neurològics. Tanmateix, aquesta narrativa va invisibilitzar durant dècades Rosalind Franklin, especialista en difracció de raigs X, que va aplicar aquesta tècnica amb gran precisió a l'anàlisi de fibres d'ADN. La fotografia número 51 que va fer va ser decisiva per a revelar l'estructura helicoïdal de la molècula. Des d'una perspectiva de gènere, l'exclusió de Franklin en el reconeixement oficial ha sigut molt criticada com un cas paradigmàtic d'invisibilització femenina en la ciència. Avui es reconeix que el seu treball va ser crucial per a entendre com els gens regulen el funcionament de l'SN.
Betty Twarog (1927-2013) Transmissió química	Va identificar la presència de serotonina al cervell i establí el paper que té com a neurotransmissor i neuromodulador de l'activitat cerebral. Aquest descobriment va ser clau per a entendre la funció serotoninèrgica en l'SNC i va assentar les bases per al desenvolupament dels antidepressius ISRS (inhibidors selectius de la recaptació de serotonina), com la fluoxetina i la sertralina.
Eric Kandel (n. 1929) Neurociència de la memòria	Va estudiar la plasticitat sinàptica en l'SN de l'aplísia i demostrà que l'aprenentatge implica canvis en la força de les connexions neuronals. Els seus descobriments, en què combinava la biologia molecular amb l'estudi del comportament, permeteren identificar com es consoliden les petjades mnèsiques i la manera com la repetició modifica l'estructura sinàptica. Va rebre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina l'any 2000 pels seus estudis sobre els mecanismes cel·lulars i moleculars de l'aprenentatge.
Jeffrey Watkins (1929-2023) Transmissió química	Va caracteritzar farmacològicament el glutamat com el principal neurotransmissor excitador de l'SNC i, juntament amb J. Evans, va proposar l'existència de tres subtipus de receptors glutamatèrgics (AMPA, kainat i NMDA). Va establir diferències funcionals entre els receptors AMPA i NMDA i va demostrar el paper del receptor NMDA en la potenciació a llarg termini.

De mitjan segle XX a l'actualitat: biologia molecular, neuroquímica i cognició

Edward A. Kravitz (n. 1932) Neurobiologia / Neuroetologia	Va demostrar que el GABA actua com a neurotransmissor en invertebrats i va ser pioner en l'ús del colorant Procion Yellow per a visualitzar la morfologia neuronal. Va estudiar la serotonina i l'octopamina com a moduladors sinàptics i els vinculà a patrons de comportament complexos com l'agressió.
Margarita Salas (1938-2019) Biologia molecular	Va investigar el funcionament de l'ADN utilitzant com a model el virus bacteriòfag ϕ29. Va descobrir l'ADN polimerasa del ϕ29, un avanç fonamental en les tècniques de biotecnologia, diagnòstic genètic i forense. Va ser la primera dona que ingressà a la Reial Acadèmia de Ciències Exactes, Físiques i Naturals d'Espanya i una figura clau en la promoció de la ciència feta per dones.
Antonio Damasio (n. 1944) Neuropsicologia de les emocions	A través de l'estudi de pacients amb lesions prefrontals va demostrar que les emocions no són oposades a la raó, sinó fonamentals per a la presa de decisions adaptativa. Va proposar la hipòtesi del marcador somàtic, que articula un model integrat per a entendre com sentim, decidim i actuem. El seu enfocament ha sigut clau per a entendre la integració dels processos afectius i racionals en l'experiència conscient.
Françoise Barré-Sinoussi (n. 1947) Virologia	Va identificar l'agent causant de la síndrome d'immunodeficiència adquirida (VIH/SIDA). Aquest descobriment va possibilitar el desenvolupament de proves diagnòstiques, tractaments antiretrovirals i estratègies de prevenció. El 2008 va rebre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina, juntament amb Luc Montagnier, per aquest descobriment. Ha destacat pel compromís amb la cooperació internacional, l'ètica en la recerca biomèdica i la defensa d'una ciència oberta i solidària.
May Britt Moser (n. 1963) Representació espacial	Va descobrir, juntament amb Edvard Moser, les cèl·lules de xarxa (*grid cells*) responsables de generar un sistema intern de coordenades per a la navegació espacial. Aquest descobriment va complementar el de les cèl·lules de lloc i va ser clau per a entendre com el cervell codifica l'espai i l'orientació. El 2014 va rebre el Premi Nobel de Fisiologia o Medicina i es consolidà

	com una de les figures més destacades de la neurociència contemporània.

Nota: taula d'elaboració pròpia a partir de les referències bibliogràfiques següents: Bear et al., 2016; Brown i Milner, 2003; Cowan, 2001; Finger, 2001; García Porrero et al., 2015; Hafting et al., 2005; Hamburger, 1998; Harmon-Jones i Winkielman, 2007; Hodgkin, 1998; Hornykiewicz, 2004; Katz, 1998; Mas García i Hernández González, 2005; Mayer et al, 2023; Milner, 1993, 1999; Osorio Abarzúa, 2020; Pinel i Barnes, 2021; Spiering, 2018; Toates, 2011; Torres-Fernández, 2006 i Watkins, 2000.

Aquest recorregut per les principals fites històriques que han influït en la psicobiologia permet copsar com ha evolucionat l'estudi del sistema nerviós, del comportament i dels processos mentals, des d'interpretacions filosòfiques i especulatives cap a un enfocament experimental i tecnològicament sofisticat. Aquesta evolució ha estat marcada pel debat epistemològic, per avanços metodològics i transformacions teòriques que han reconfigurat la nostra comprensió del cervell i la conducta.

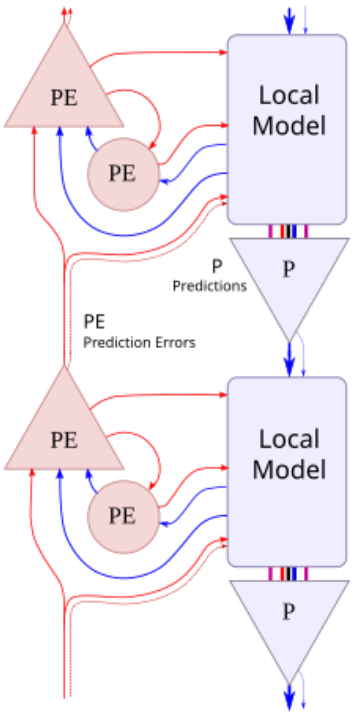
2.2. Avanços recents i enfocaments actuals en psicobiologia i neurociències

La neurociència del segle XXI es caracteritza per una notable diversificació d'enfocaments teòrics que intenten donar compte de la complexitat del cervell humà. A continuació es descriuen algunes de les teories més influents en la neurociència contemporània.

Teoria predictiva del cervell

La **teoria predictiva del cervell**, que proposa que el cervell funciona com un **sistema jeràrquic d'inferència bayesiana**, ha assolit una posició central en la neurociència cognitiva contemporània. La funció principal seria anticipar les causes probables de l'estimulació sensorial i minimitzar l'error entre aquestes prediccions i les dades sensorials reals (Clark, 2008, 2013; Friston, 2010). Aquest principi bàsic de reducció de l'error predictiu, conegut com a **minimització de l'error de predicció**, ofereix un marc unificat que permet entendre fenòmens cognitius com la percepció, l'acció, l'atenció, l'emoció, l'aprenentatge i el llenguatge (figura 1). A diferència dels models tradicionals, el model predictiu sosté que la percepció es construeix activament amb inferències descendents (*top-down*) generades a partir d'un model generatiu intern, i que aquestes inferències s'ajusten en funció de l'error i modulen la seua influència mitjançant el pes assignat a cada senyal (Clark, 2016; Friston, 2009).

Figura 1. Esquema conceptual de la teoria predictiva.



Nota: la teoria predictiva sosté que el cervell compara la informació que procedeix del medi amb els models generats a partir de l'experiència prèvia. Quan no hi ha correspondència entre tots dos, es produeixen errors predictius (*prediction errors*, PE). Les prediccions (P) deriven de models interns construïts a partir de la interacció amb el món. Les expectatives de precisió (*precision expectations*) flueixen juntament amb les prediccions (línia discontínua blava). Les neurones d'error de predicció inclouen tant neurones excitadores (triangle) com inhibidores (cercle; Hardenbergh, s. d.).

Aquest enfocament ha evolucionat cap a una visió més encarnada i situada de la ment. Nave et al. (2020) argumenten que el processament predictiu està profundament entrellaçat amb el cos i l'entorn, en consonància amb els postulats enactivistes (Colombetti, 2014; Varela et al., 2016). Des d'aquesta perspectiva, es proposa que la cognició emergeix de la interacció dinàmica entre l'organisme i l'entorn, orientada per imperatius homeostàtics i al·lostàtics, i que la interocepció es converteix en un component fonamental de la cognició (Craig, 2003). Les emocions es consideren com fluctuacions en la dinàmica de l'error, és a dir, en l'eficàcia amb què l'organisme aconsegueix **reduir la incertesa**. Així, la **valència afectiva** reflecteix el grau d'acoblament de l'organisme amb l'entorn i orienta l'acció cap a estats més predictibles (Seth i Friston, 2016; Van de Cruys, 2017). Aquesta proposta permet reconceptualitzar les emocions com a processos inferencials que regulen prospectivament l'estat corporal.

Les prediccions sobre variables fisiològiques, com ara la glucosa o la temperatura, s'ajusten o desencadenen respostes reguladores en cas de **discrepàncies interoceptives**. L'emoció no és simplement la percepció d'un canvi corporal, sinó el resultat d'un model predictiu que regula l'equilibri intern i prioritza la viabilitat de l'organisme (Barrett i Simmons, 2015). Aquests senyals viscerals, amb una alta precisió evolutiva, orienten la conducta i preserven la integritat del sistema (Allen i Tsakiri, 2019; Miller et al., 2020).

Neurociència de xarxes

La **neurociència de xarxes** és un camp interdisciplinari en ràpida expansió que modelitza el cervell com un sistema compost per elements interconnectats. En aquest marc, les regions cerebrals, les poblacions neuronals o les unitats funcionals es representen com a nodes, i les interaccions entre si es conceptualitzen com a arestes o connexions (Bullmore i Sporns, 2009, 2012), fet que permet aplicar eines teòriques i computacionals pròpies de la ciència de xarxes a les dades neurobiològiques (Medaglia et al., 2015; Menon, 2011). Aquest enfocament possibilita una anàlisi de l'organització global i de la interacció dinàmica entre regions discretes. L'objectiu principal de la neurociència de xarxes és entendre com l'organització cerebral dona lloc a la cognició, al comportament i a les diferències individuals, i com varien aquestes propietats entre poblacions clíniques (Bassett et al., 2018; Medaglia et al., 2015). En lloc de centrar-se exclusivament en regions aïllades, com ocorria en enfocaments anteriors, aquest paradigma examina els patrons complexos de connectivitat i de coordinació funcional, i identifica propietats emergents que estructuren l'activitat cerebral a gran escala (Menon, 2011). Amb aquesta finalitat es construeixen representacions de xarxes basades en dades de neuroimatge estructural o funcional, en les quals s'analitzen indicadors topològics com l'eficiència, l'agrupament i la centralitat dels nodes (Krendl i Betzel, 2022).

Un dels principals èxits de la neurociència de xarxes ha sigut la identificació de **grans xarxes neurocognitives o xarxes de connectivitat intrínseca**. Aquestes xarxes reflecteixen sistemes cerebrals organitzats de manera coherent que s'activen en paral·lel a processos cognitius específics, fins i tot en estat de repòs (Menon, 2011; Smith et al., 2009). Entre les més estudiades destaquen les següents:

— **Xarxa executiva central (XEC)**: és una xarxa frontoparietal composta principalment pel còrtex prefrontal dorsolateral i pel còrtex parietal posterior

lateral (Habas et al., 2009; Seeley et al., 2007). Està implicada en el control cognitiu d'alt nivell, com el manteniment i la manipulació d'informació en la memòria de treball, la presa de decisions orientada a metes i la resolució de problemes complexos (Koechlin i Summerfield, 2007; Miller i Cohen, 2001; Müller i Knight, 2006; Petrides, 2005).

— **Xarxa de mode per defecte (XMD)**: s'activa en tasques introspectives i autoreferencials, com el record autobiogràfic, la prospecció mental, la teoria de la ment i el pensament espontani (Binder et al., 2009; Sestieri et al., 2011; Spreng et al., 2009). Els principals nodes inclouen el còrtex cingulat posterior i el còrtex prefrontal medial. Es caracteritza per desactivar-se en tasques que requereixen atenció dirigida a l'entorn extern (Greicius et al., 2003; Menon, 2011).

— **Xarxa de saliència (XS)**: integra informació interoceptiva, emocional i cognitiva, i exerceix un paper fonamental en la detecció i la tria d'estímuls rellevants (Seeley et al., 2007), incloent-hi els relacionats amb el dolor i l'empatia (Singer et al., 2009), com també amb la resolució de conflictes i el control cognitiu (Botvinick et al., 2004). Els nuclis se situen al còrtex cingulat anterior dorsal i al còrtex frontoinsular, incloent-hi també l'amígdala i la substància negra/àrea tegmental ventral. L'ínsula anterior dreta actua com a node clau per al canvi dinàmic entre la XEC i la XMD, i permet alternar entre estats d'atenció interna i externa segons el context (Menon, 2011; Seeley et al., 2007).

Aquestes xarxes neurocognitives són sistemes dinàmics que interactuen entre si i configuren l'arquitectura funcional del cervell en diversos estats mentals i condicions clíniques. La neurociència de xarxes revela com aquests sistemes s'acoblen o es dissocien en diversos contextos i, així, ofereix una nova perspectiva sobre l'organització de la ment i les alteracions que experimenta en trastorns neuropsiquiàtrics (Medaglia et al., 2015; Menon, 2011).

Teoria polivagal

La **teoria polivagal**, desenvolupada per Stephen W. Porges, és un model neurobiològic integrador que explica com l'evolució del SNA, i en particular del nervi

vague, ha configurat la conducta social, emocional i fisiològica dels mamífers. Té l'objectiu d'oferir una comprensió filogenètica i funcional dels mecanismes que subjauen a l'autoregulació, a la resposta a l'estrès i a la conducta interpersonal, i d'aclarir per què certes reaccions, com la immobilització, el retraïment o la hiperactivació, apareixen en contextos que es perceben segurs o amenaçadors. La teoria identifica **tres subsistemes** de l'SNA organitzats jeràrquicament segons l'aparició evolutiva, cadascun associat a estratègies conductuals adaptatives específiques. Aquests sistemes s'activen o s'inhibeixen de manera seqüencial, d'acord amb el principi de dissolució filogenètica, i reflecteixen la lògica evolutiva de l'encèfal.

— **Complex vagal dorsal**: representa la forma més primitiva de l'SNA i està constituït per fibres no mielinitzades del nervi vague que ixen del nucli motor dorsal. Aquest sistema està associat a conductes d'immobilització, com la inhibició tònica en cas d'amenaces extremes, i també a la conservació de recursos metabòlics. L'activació d'aquest complex pot explicar respostes com la dissociació o el bloqueig (*shutdown*) fisiològic, observades en contextos de trauma o d'estrès extrem (Porges, 2003).

— **Sistema nerviós parasimpàtic**: apareix en el procés emergent en l'evolució dels vertebrats. Aquest subsistema afavoreix la mobilització activa mitjançant l'augment del consum metabòlic i la inhibició del vague visceral. S'expressa en respostes de lluita o fugida i facilita l'acció en cas d'amenaces percebudes. L'activació sostinguda pot conduir a estats crònics d'hipervigilància o ansietat (Porges, 2001, 2022).

— **Complex vagal ventral**: exclusiu dels mamífers, aquest sistema està format per fibres mielinitzades del nervi vague originades en el nucli ambigu. Regula l'estat fisiològic de calma i permet un ajust flexible del ritme cardíac per a afavorir conductes de compromís social, com l'expressió facial, la prosòdia vocal, el contacte visual i l'orientació gestual. El funcionament d'aquest complex es combina amb altres nervis cranials (V, VII, IX, XI) i forma la base del **sistema de compromís social**, que modula tant l'activitat visceral com l'expressió somàtica per a facilitar la interacció social segura i la regulació afectiva (Porges, 2001, 2003).

Un concepte central de la teoria és la **neurocepció**, definida com un procés inconscient mitjançant el qual l'SN detecta senyals de seguretat, perill o amenaça vital en l'entorn sense necessitat d'una avaluació cognitiva conscient (Porges, 2004). Aquest mecanisme permet als organismes ajustar ràpidament el seu estat autònom segons el context, i afavoreix conductes socials en entorns segurs i estratègies defensives quan la seguretat és qüestionada (Porges, 2003). Un altre element clau és el **fre vagal** (Porges et al., 1996), mitjançant el qual el vague ventral mielinitzat exerceix una inhibició tònica sobre el ritme cardíac que permet una transició ràpida entre estats de calma i mobilització segons les necessitats contextuals (Porges, 2001). Aquest mecanisme confereix a l'organisme una alta capacitat d'autoregulació i de flexibilitat adaptativa (Porges, 2022).

Finalment, la teoria proposa el **principi de dissolució jeràrquica** de les respostes autònomes: en condicions normals, els mamífers funcionen predominantment amb el sistema vagal ventral. No obstant això, quan la seguretat es percep compromesa, s'activa seqüencialment el sistema simpàtic i, en cas d'amenaces extremes, el sistema dorsal més primitiu. Aquesta regressió filogenètica de les respostes permet entendre la variabilitat conductual i fisiològica observada en diverses condicions clíniques i contextos d'estrès (Porges, 2001, 2007a). La teoria polivagal ha tingut una gran acollida en la psicologia clínica i en les teràpies del trauma, ja que ofereix un model neurofisiològic per a entendre estats d'hiperactivació (lluita/fugida) i d'hipoactivació (dissociació, col·lapse), com també intervencions basades en l'estimulació vagal i la connexió social com a mecanismes de regulació emocional.

Teoria de la integració neurovisceral

La **teoria de la integració neurovisceral**, formulada per Thayer i Lane (2000, 2007), configura un marc teòric que articula una relació jeràrquica i funcional entre l'SNC i l'SNA, orientada a l'autoregulació emocional, l'adaptació fisiològica a l'entorn i el control conductual flexible. La principal aportació és conceptualitzar la **variabilitat de la freqüència cardíaca (VFC)** com un índex fisiològic perifèric de la capacitat del cervell per a exercir control inhibitori descendent sobre les respostes autònomes. Una VFC alta indicaria, per tant, un sistema flexible i adaptatiu, mentre que una VFC baixa

reduïda indicaria rigidesa fisiològica i vulnerabilitat psicopatològica (Porges, 2007b; Thayer i Lane, 2007).

El model postula l'existència d'una **xarxa de control central** composta per estructures com el còrtex prefrontal medial, el cingulat anterior, l'ínsula, l'amígdala, l'hipotàlem i el nucli del tracte solitari, que es comuniquen amb l'SNA, especialment amb el nervi vague, per a modular funcions viscerals, afectives i conductuals (Thayer i Lane, 2000, 2007). Aquesta xarxa s'organitza jeràrquicament, de manera que les regions corticals superiors supervisen i inhibeixen l'activitat d'estructures més antigues, com el sistema límbic i el tronc de l'encèfal. Aquesta capacitat d'inhibició activa és central en l'autoregulació i permet interrompre impulsos automàtics o respostes desadaptatives segons el context.

Des d'una perspectiva dinàmica i no lineal, el model pressuposa que les emocions emergeixen com a estats d'organització dins d'un sistema distribuït que guia la percepció, la cognició i l'acció (Smith et al., 2017). Aquesta organització flexible permet a l'individu transitar entre estats fisiològics segons les necessitats de l'entorn. En aquest marc, la VFC es converteix en un marcador d'aquesta flexibilitat autònoma: nivells alts indiquen una regulació eficient dels sistemes viscerals, mentre que nivells baixos s'associen a diverses psicopatologies (depressió, ansietat, trastorn per estrès posttraumàtic), com també amb més risc de malaltia cardiovascular i de mortalitat (Cygankiewicz i Zareba, 2013; Thayer i Lane, 2007).

La capacitat d'exercir un control inhibitori descendent no sols és fonamental per a la regulació emocional, sinó també per a funcions cognitives complexes com l'atenció sostinguda, la flexibilitat cognitiva, el control executiu i la presa de decisions. Des d'aquest enfocament, una VFC alta prediu un millor rendiment en tasques que requereixen avaluar opcions, anticipar conseqüències, inhibir impulsos i ajustar el comportament segons l'entorn (Thayer i Lane, 2009). El còrtex prefrontal, com que modula la reactivitat emocional i visceral, permet evitar respostes automàtiques o desproporcionades a estímuls ambigus i, així, facilita decisions flexibles, adaptatives i emocionalment regulades.

En suma, el **model de la integració neurovisceral** estableix un pont entre la regulació autònoma, els processos afectius i les funcions executives. La VFC emergeix com un **marcador psicobiològic transdiagnòstic** que permet integrar dominis fisiològics, emocionals i cognitius dins d'un marc comú. Les implicacions clíniques i

experimentals són àmplies: avaluar la VFC permet estimar de manera no invasiva la capacitat d'autoregulació de l'individu, com també dissenyar intervencions orientades a reforçar la flexibilitat autònoma, per exemple, mitjançant tècniques de bioretroalimentació o d'estimulació vagal, amb l'objectiu d'optimitzar tant la salut mental com la presa de decisions en contextos complexos.

Els darrers avanços en psicobiologia i neurociència han transformat els marcs conceptuals i metodològics amb què s'emprèn l'estudi d'aquestes disciplines. L'èmfasi actual en xarxes cerebrals dinàmiques, processos predictius, sincronia intersubjectiva i codificació distribuïda ha desplaçat el focus des d'una visió localista cap a models integratius i funcionals que permeten explicar amb més precisió fenòmens com la presa de decisions en contextos d'incertesa, la modulació emocional i la interacció social complexa.

2.3. Grans iniciatives internacionals en investigació psicobiològica i neurocientífica

En les últimes dècades, l'estudi del cervell i del comportament humà ha entrat en una nova fase marcada per la **cooperació internacional**, l'ús de **tecnologies avançades** i la **integració de grans volums de dades**. En aquest context han sorgit nombrosos projectes científics de gran escala que han transformat radicalment la recerca psicobiològica.

El **Projecte Genoma Humà** (1990-2003; https://www.genome.gov/human-genome-project), coordinat pel Departament d'Energia i pels instituts nacionals de salut dels Estats Units, va ser una de les iniciatives científiques més ambicioses del segle XX, amb l'objectiu de seqüenciar tot l'ADN humà i cartografiar els gens que componen el genoma per a establir una base científica que impulsara la biomedicina moderna (Collins et al., 2003; National Human Genome Research Institute, s. d.). Aplicant i perfeccionant el mètode Sanger (Sanger et al., 1977), el projecte va assolir l'any 2003 una cobertura del 92% del genoma humà amb més del 99,99% de precisió, dos anys abans de la data prevista. A banda dels èxits tècnics, va ser pioner a establir els **Principis de les Bermudes** (Contreras, 2011), que garantien la disponibilitat pública immediata de les dades generades, i a proporcionar un component ètic amb la creació del **Programa ètic, legal i social (ELSI)**, que va destinar almenys el 5% del pressupost a l'anàlisi de les implicacions ètiques, legals i socials. En l'àmbit de la psicobiologia,

aquest projecte va ser fonamental per a identificar gens implicats en malalties neuropsiquiàtriques, coneixement que permeté avançar en la comprensió de la base genètica del comportament i obrir camí al desenvolupament de la **neurogenètica** i la **psicobiologia molecular**.

L'**Allen Brain Atlas** (des del 2003, https://atlas.brain-map.org), desenvolupat per l'**Allen Institute for Brain Science** (s. d.), és un dels recursos més complets i ambiciosos per a la integració entre **genòmica** i **neuroanatomia**. L'objectiu principal és elaborar mapes tridimensionals i multiescalars de l'expressió gènica en el cervell d'humans i d'animals model, usant tècniques com la **hibridació *in situ***, la **imatge digital en 3D**, la **ressonància magnètica** i la **microscòpia d'alta resolució** (Lein et al., 2007). El projecte va començar amb l'atles del cervell del ratolí, publicat el 2006, i ha crescut fins a incloure-hi set grans atles més: atles del cervell humà adult, del cervell en desenvolupament (humà i múrid), de la medul·la espinal del ratolí, de la connectivitat en ratolí i un per a primats no humans, a més de bases de dades específiques sobre glioblastoma, diversitat genètica i son (Holzman, 2011; Shen et al., 2012). Aquests recursos estan disponibles en accés obert i permeten explorar com es relaciona l'expressió gènica amb l'organització cel·lular, la connectivitat i les funcions cerebrals, tant en condicions normals com patològiques.

El **Projecte Connectoma Humà (HCP)**, començat el 2009 (https://www.humanconnectome.org) com una part dels Grand Challenges promoguts pel **NIH Blueprint for Neuroscience Research**, és un dels programes més rellevants per a l'estudi de la **connectivitat cerebral humana** (Elam et al., 2021; Van Essen et al., 2013). L'objectiu principal és elaborar un mapa detallat de les connexions estructurals i funcionals del cervell en una mostra de 1.200 adults sans, incloent-hi parelles de bessons, per a explorar la influència relativa dels factors genètics i ambientals. S'hi han emprat tècniques de neuroimatge com la ressonància magnètica funcional en repòs i en tasques, la imatge per difusió, la magnetoencefalografia i l'electroencefalografia. A més, el projecte ha donat lloc a un ampli banc de dades obert que inclou informació genètica, fisiològica, demogràfica i conductual. Els recursos de l'HCP han permès avançar en l'anàlisi de xarxes cerebrals implicades en funcions cognitives i emocionals, com també en la identificació de correlats neurobiològics de diferències individuals en personalitat, ansietat, depressió i altres trets clínicament rellevants (De Witte i Müller, 2017; Van Essen et al., 2013). Els resultats han generat línies de recerca posteriors centrades en el

desenvolupament, l'envelliment i els trastorns neuropsiquiàtrics (Human Connectome Project, 2017), i han servit de base per a altres iniciatives internacionals com la **BRAIN Initiative**.

La **BRAIN Initiative**, acrònim de Brain Research through Advancing Innovative Neurotechnologies (https://braininitiative.nih.gov; NIH, s. d.), es va desenvolupar el 2013 per a revolucionar la comprensió del cervell humà mitjançant el desenvolupament de **tecnologies d'avantguarda**. Coordinada principalment pel NIH, té com a objectiu crear i perfeccionar **eines innovadores** que permeten registrar, controlar i cartografiar l'activitat cerebral en temps real. Entre els seus fruits destaquen el disseny de **dispositius neurotecnològics**, l'avanç en **optogenètica** i en **imatgeria del calci**, el desenvolupament de **registres neuronals massius** i l'aplicació de mètodes **computacionals avançats** per a analitzar grans volums de dades neuronals. La BRAIN Initiative ha promogut una recerca interdisciplinària, amb integració d'enginyeria biomèdica, física, informàtica i intel·ligència artificial (IA), amb l'objectiu de desxifrar l'**arquitectura funcional dels circuits neurals** (Bargmann i Newsome, 2014).

El **Human Brain Project (HBP)** (2013-2023; https://www.humanbrainproject.eu/en/) ha sigut una de les iniciatives més emblemàtiques impulsades per la **Comissió Europea** dins del programa Future and Emerging Technologies Flagships (European Commission, Directorate-General for Communications Networks, Content and Technology, 2024). El propòsit central era **integrar el coneixement neurobiològic** amb la **informàtica**, la **simulació computacional** i les **ciències de dades**, amb la finalitat de construir una **infraestructura digital** capaç de modelar, analitzar i simular el cervell humà en diverses escales (Amunts et al., 2016). Un dels principals fruits del projecte va ser la creació de la Infraestructura Europea de Recerca Cerebral, una plataforma digital (https://www.ebrains.eu) que permet emmagatzemar, processar i compartir dades de manera interoperable i que combina models realistes del cervell amb eines d'IA i robòtica cognitiva. Així mateix, l'HBP va promoure un enfocament **ètic i responsable** en l'ús de les neurotecnologies, amb especial atenció a la **privacitat de les dades cerebrals**, a l'ús de la intel·ligència artificial i a la recerca clínica en malalties neurodegeneratives (European Commission, Directorate-General for Research and Innovation, JIIP, Tecnalia i Arrilucea, 2018).

Aquests programes científics representen un **canvi paradigmàtic** en la investigació del cervell i de la conducta, ja que passen d'enfocaments aïllats i reduccionistes a **estratègies col·laboratives**. L'impuls d'aquests programes ha afavorit la consolidació i l'expansió d'àrees emergents com la neuroinformàtica, la neurogenètica i la neurociència computacional. A més, el foment de l'accés lliure a les dades, la inclusió de marcs ètics des del principi dels projectes i la convergència entre ciència bàsica i tecnologia han donat lloc a un **model de recerca obert, interdisciplinari i socialment responsable**. En conjunt, aquests grans projectes enriqueixen el repertori metodològic i conceptual de la **psicobiologia contemporània** i orienten l'evolució futura d'aquest coneixement com a disciplina clau en l'avanç de les ciències que estudien el sistema nerviós.

REFERÈNCIES

Allen Institute for Brain Science (n. d.). *Allen Brain Atlas*. https://atlas.brain-map.org/

Allen, M. i Tsakiri, M. (2019). The body as first prior: Interoceptive predictive processing and the primacy of self-models. En M. Tsakiris i H. De Preester (ed.), *The interoceptive mind: From homeostasis to awareness* (p. 27-45). Oxford University Press.

Bargmann, C. I. i Newsome, W. T. (2014). The Brain Research through Advancing Innovative Neurotechnologies (BRAIN) Initiative and neurology. *JAMA Neurology, 71*(6), 675-676. https://doi.org/10.1001/jamaneurol.2014.411

Barrett, L. F. i Simmons, W. K. (2015). Interoceptive predictions in the brain. *Nature Reviews Neuroscience, 16*(7), 419-429. https://doi.org/10.1038/nrn3950

Bassett, D. S., Zurn, P. i Gold, J. I. (2018). On the nature and use of models in network neuroscience. *Nature Reviews Neuroscience, 19*(9), 566-578. https://doi.org/10.1038/s41583-018-0038-8

Bear, M. F., Connors, B. W. i Paradiso, M. A. (2016). *Neurociencia: La exploración del cerebro* (4a ed.). Wolters Kluwer.

Binder, J. R., Desai, R. H., Graves, W. W. i Conant, L. L. (2009). Where is the semantic system? A critical review and meta-analysis of 120 functional neuroimaging studies. *Cerebral Cortex, 19*(12), 2767-2796. https://doi.org/10.1093/cercor/bhp055

Botvinick, M. M., Cohen, J. D. i Carter, C. S. (2004). Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: An update. *Trends in Cognitive Sciences, 8*(12), 539-546. https://doi.org/10.1016/j.tics.2004.10.003

Brown, R. E. i Milner, P. M. (2003). The legacy of Donald Hebb: More than the Hebb synapse. *Nature Reviews Neuroscience, 4*, 1013-1019. https://doi.org/10.1038/nrn1247

Bullmore, E. i Sporns, O. (2009). Complex brain networks: Graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature Reviews Neuroscience, 10*(3), 186-198. https://doi.org/10.1038/nrn2575

Bullmore, E. i Sporns, O. (2012). The economy of brain network organization. *Nature Reviews Neuroscience, 13*(5), 336-349. https://doi.org/10.1038/nrn3214

Clark, A. (2008). *Supersizing the mind: Embodiment, action, and cognitive extension*. Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195333213.001.0001

Clark, A. (2013). Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science. *Behavioral and Brain Sciences, 36*(3), 181-204. https://doi.org/10.1017/S0140525X12000477

Clark, A. (2016). *Surfing uncertainty: Prediction, action, and the embodied mind*. Oxford University Press. https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780190217013.001.0001

Collins, F. S., Morgan, M. i Patrinos, A. (2003). The Human Genome Project: Lessons from large-scale biology. *Science, 300*(5617), 286-290. https://doi.org/10.1126/science.1084564

Colombetti, G. (2014). *The feeling body: Affective science meets the enactive mind*. MIT Press.

Contreras, J. L. (2011). *Bermuda's legacy: Policy, patents and the design of the genome commons*. *Minnesota Journal of Law, Science & Technology, 12*, 61-125. Washington University in St. Louis Legal Studies Research Paper No. 10-09-02. https://ssrn.com/abstract=1667659

Cowan, W. M. (2001). Viktor Hamburger and Rita Levi-Montalcini: The path to the discovery of nerve growth factor. *Annual Review of Neuroscience, 24*, 551-600. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.24.1.551

Craig, A. D. (2003). Interoception: The sense of the physiological condition of the body. *Current Opinion in Neurobiology, 13*(4), 500-505. https://doi.org/10.1016/S0959-4388(03)00090-4

Cygankiewicz, I. i Zareba, W. (2013). Heart rate variability. *Handbook of clinical neurology*, *117*, 379-393. https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53491-0.00031-6

De Witte, N. i Müller, S. (2017). White matter integrity in brain networks relevant to anxiety and depression: Evidence from the Human Connectome Project dataset. *Brain Imaging and Behavior, 11*(6), 1604-1615. https://doi.org/10.1007/s11682-016-9642-2

Elam, J. S., Glasser, M. F., Harms, M. P., Sotiropoulos, S. N., Andersson, J. L. R., Burgess, G. C., Curtiss, S. W., Oostenveld, R., Larson-Prior, L. J., Schoffelen, J.-M., Hodge, M. R., Cler, E. A., Marcus, D. M., Barch, D. M., Yacoub, E., Smith, S. M., Ugurbil, K. i Van Essen, D. C. (2021). The Human Connectome Project: A

retrospective. *NeuroImage, 244*, article 118543. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2021.118543

European Commission, Directorate-General for Research and Innovation, JIIP Joint Institute for Innovation Policy, Tecnalia i Arrilucea, E. (2018). *Mission-oriented R&I policies, in-depth case studies - Human Brain Project (EU): Case study report*. Publications Office of the European Union. https://data.europa.eu/doi/10.2777/345028

European Commission, Directorate-General for Communications Networks, Content and Technology. (2024). *Human Brain Project - 10 years assessment*. Publications Office of the European Union. https://data.europa.eu/doi/10.2759/6494125

Finger, S. (2001). *Origins of neuroscience: A history of explorations into brain function*. Oxford University Press.

Friston, K. (2009). The free-energy principle: A rough guide to the brain? *Trends in Cognitive Sciences, 13*(7), 293-301. https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.04.005

Friston, K. (2010). The free-energy principle: A unified brain theory? *Nature Reviews Neuroscience, 11*(2), 127-138. https://doi.org/10.1038/nrn2787

García-Porrero, J. A., Hurle, J. M. i Ezquerra Polo, L. (2015). *Neuroanatomía humana*. Editorial Médica Panamericana.

Greicius, M. D., Krasnow, B., Reiss, A. L. i Menon, V. (2003). Functional connectivity in the resting brain: A network analysis of the default mode hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 100*(1), 253-258. https://doi.org/10.1073/pnas.0135058100

Habas, C., Kamdar, N., Nguyen, D., Prater, K., Beckmann, C. F., Menon, V. i Greicius, M. D. (2009). Distinct cerebellar contributions to intrinsic connectivity networks. *Journal of Neuroscience, 29*(26), 8586-8594. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1868-09.2009

Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M.-B. i Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature, 436*(7052), 801-806. https://doi.org/10.1038/nature03721

Hamburger, V. (1998). *Viktor Hamburger*. En L. R. Squire (ed.), *The history of neuroscience in autobiography* (vol. 1, p. 222-250). Academic Press. https://doi.org/10.1016/S1874-6055(98)80009-1

Hardenbergh, J. C. (n. d.). *PredictiveCodingX2.svg* [Illustration]. Wikimedia Commons. Retrieved August 29, 2025, from https://en.wikipedia.org/wiki/Predictive_coding#/media/File:PredictiveCodingX2.svg

Harmon-Jones, E. i Winkielman, P. (2007). *Social neuroscience: Integrating biological and psychological explanations of social behavior*. Guilford Press.

Hodgkin, A. L. (1998). *Sir Alan L. Hodgkin*. En L. R. Squire (ed.), *The history of neuroscience in autobiography* (vol. 1, p. 252-292). Academic Press. https://doi.org/10.1016/S1874-6055(98)80010-8

Holzman, D. C. (2011). MRI-based atlas of the developing mouse brain debuts. *Environmental Health Perspectives, 119*(4), A165. https://doi.org/10.1289/ehp.119-a165

Hornykiewicz, O. (2004). *Oleh Hornykiewicz*. En L. R. Squire (ed.), *The history of neuroscience in autobiography* (vol. 4, p. 240-281). Academic Press. https://doi.org/10.1016/S1874-6055(04)80019-7

Human Connectome Project (7 de maig del 2017). *Publications using HCP data* [Archived webpage]. Internet Archive. https://web.archive.org/web/20170507181029/http://www.humanconnectome.org/about/publications-using-hcp-data.php

Katz, B. (1998). *Sir Bernard Katz*. En L. R. Squire (ed.), *The history of neuroscience in autobiography* (vol. 1, p. 348-381). Academic Press. https://doi.org/10.1016/S1874-6055(98)80013-3

Koechlin, E. i Summerfield, C. (2007). An information theoretical approach to prefrontal executive function. *Trends in Cognitive Sciences, 11*(6), 229-235. https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.04.005

Krendl, A. C. i Betzel, R. F. (2022). Social cognitive network neuroscience. *Social Cognitive and Affective Neuroscience, 17*(5), 510-529. https://doi.org/10.1093/scan/nsac020

Lein, E. S., Hawrylycz, M. J., Ao, N. et al. (2007). Genome-wide atlas of gene expression in the adult mouse brain. *Nature, 445*(7124), 168-176. https://doi.org/10.1038/nature05453

Mas García, M. i Hernández González, J. P. (2005). *Los monos de Tenerife: El primer laboratorio primatológico*. Idea.

Mayer, M. L., Ghosh, A. i Dingledine, R. (2023). Jeffrey Watkins (1929-2023). *Neuron, 111*(15), 2280-2281. https://doi.org/10.1016/j.neuron.2023.06.021

Medaglia, J. D., Lynall, M. E. i Bassett, D. S. (2015). Cognitive network neuroscience. *Journal of cognitive neuroscience*, *27*(8), 1471-1491. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00810

Menon V. (2011). Large-scale brain networks and psychopathology: a unifying triple network model. *Trends in cognitive sciences*, *15*(10), 483-506. https://doi.org/10.1016/j.tics.2011.08.003

Miller, E. K. i Cohen, J. D. (2001). An integrative theory of prefrontal cortex function. *Annual Review of Neuroscience, 24*, 167-202. https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.24.1.167

Miller, M., Kiverstein, J. i Rietveld, E. (2020). Embodying addiction: A predictive processing account. *Brain and Cognition, 138*, 105495. https://doi.org/10.1016/j.bandc.2019.105495

Milner, B. (1999). In *The History of Neuroscience in Autobiography* (vol. 2, p. 276-305). Elsevier. https://doi.org/10.1016/S1874-6055(99)80012-7

Müller, N. G. i Knight, R. T. (2006). The functional neuroanatomy of working memory: Contributions of human brain lesion studies. *Neuroscience, 139*(1), 51-58. https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.09.018

National Human Genome Research Institute (n. d.). *The Human Genome Project*. National Institutes of Health. https://www.genome.gov/human-genome-project

National Institutes of Health (n. d.). *The Brain Research Through Advancing Innovative Neurotechnologies (BRAIN) Initiative*. Retrieved from https://braininitiative.nih.gov/

Nave, K., Deane, G., Miller, M. i Clark, A. (2020). Wilding the predictive brain. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science, 11*(6), e1542. https://doi.org/10.1002/wcs.1542

Osorio Abarzúa, Carlos G. (2020). Leeuwenhoek y sus animálculos. *Revista Chilena de Infectología*, *37*(6), 762-766. https://dx.doi.org/10.4067/S0716-10182020000600762

Petrides, M. (2005). Lateral prefrontal cortex: Architectonic and functional organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 360*(1456), 781-795. https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1631

Pinel, J. P. J. i Barnes, S. J. (2021). *Biopsychology* (11th ed., Global ed.). Pearson Education.

Porges, S. W. (2001). The polyvagal theory: Phylogenetic substrates of a social nervous system. *International Journal of Psychophysiology, 42*(2), 123-146.

Porges, S. W. (2003). Social engagement and attachment: A phylogenetic perspective. *Annals of the New York Academy of Sciences, 1008*(1), 31-47. https://doi.org/10.1196/annals.1301.004

Porges, S. W. (2004). Neuroception: A subconscious system for detecting threats and safety. *Zero to Three*, *24*(5), 19-24.

Porges, S. W. (2007a). A phylogenetic journey through the vague and ambiguous Xth cranial nerve: A commentary on contemporary heart rate variability research. *Biological Psychology, 74*(2), 301-307. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2006.08.007

Porges, S. W. (2007b). The polyvagal perspective. *Biological Psychology, 74*(2), 116-143. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2006.06.009

Porges, S. W. (2022). Polyvagal theory: A science of safety. *Frontiers in Integrative Neuroscience, 16*, 871227. https://doi.org/10.3389/fnint.2022.871227

Porges, S. W., Doussard-Roosevelt, J. A., Portales, A. L. i Greenspan, S. I. (1996). Infant regulation of the vagal "brake" predicts child behavior problems: A psychobiological model of social behavior. *Developmental Psychobiology, 29*(8), 697-712. https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2302(199612)29:8<697::AID-DEV5>3.0.CO;2-O

Sanger, F., Nicklen, S. i Coulson, A. R. (1977). DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 74*(12), 5463-5467. https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463

Seeley, W. W., Menon, V., Schatzberg, A. F., Keller, J., Glover, G. H., Kenna, H., Reiss, A. L. i Greicius, M. D. (2007). Dissociable intrinsic connectivity networks for salience processing and executive control. *Journal of Neuroscience, 27*(9), 2349-2356. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5587-06.2007

Sestieri, C., Corbetta, M., Romani, G. L. i Shulman, G. L. (2011). Episodic memory retrieval, parietal cortex, and the default mode network: Functional and topographic analyses. *Journal of Neuroscience, 31*(12), 4407-4420. https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.3335-10.2011

Seth, A. K. i Friston, K. J. (2016). Active interoceptive inference and the emotional brain. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 371*(1708), 20160007. https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0007

Shen, E. H., Overly, C. C. i Jones, A. R. (2012). The Allen Human Brain Atlas: Comprehensive gene expression mapping of the human brain. *Trends in Neurosciences, 35*(12), 711-714. https://doi.org/10.1016/j.tins.2012.09.005

Singer, T., Critchley, H. D. i Preuschoff, K. (2009). A common role of insula in feelings, empathy and uncertainty. *Trends in Cognitive Sciences, 13*(8), 334-340. https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.05.001

Smith, S. M., Fox, P. T., Miller, K. L., Glahn, D. C., Fox, P. M., Mackay, C. E., Filippini, N., Watkins, K. E., Toro, R., Laird, A. R. i Beckmann, C. F. (2009). Correspondence of the brain's functional architecture during activation and rest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 106*(31), 13040-13045. https://doi.org/10.1073/pnas.0905267106

Smith, R., Thayer, J. F., Khalsa, S. S. i Lane, R. D. (2017). The hierarchical basis of neurovisceral integration. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 75*, 274-296. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2017.02.003

Spiering, M. J. (2018). The discovery of GABA in the brain. *Journal of Biological Chemistry*, *293*(49), 19159-19160. https://doi.org/10.1074/jbc.cl118.006591

Spreng, R. N., Mar, R. A. i Kim, A. S. N. (2009). The common neural basis of autobiographical memory, prospection, navigation, theory of mind, and the default mode: A quantitative meta-analysis. *Journal of Cognitive Neuroscience, 21*(3), 489-510. https://doi.org/10.1162/jocn.2008.21029

Thayer, J. F. i Lane, R. D. (2000). A model of neurovisceral integration in emotion regulation and dysregulation. *Journal of Affective Disorders, 61*(3), 201-216. https://doi.org/10.1016/s0165-0327(00)00338-4

Thayer, J. F. i Lane, R. D. (2007). The role of vagal function in the risk for cardiovascular disease and mortality. *Biological Psychology, 74*(2), 224-242. https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2005.11.013

Thayer, J. F. i Lane, R. D. (2009). Claude Bernard and the heart-brain connection: Further elaboration of a model of neurovisceral integration. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 33*(2), 81-88. https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.08.004

Toates, F. M. (2011). *Biological psychology* (3a ed.). Prentice Hall.

Torres-Fernández, O. (2006). La técnica de impregnación argéntica de Golgi: conmemoración del centenario del premio Nobel de Medicina (1906) compartido por Camillo Golgi y Santiago Ramón y Cajal. *Biomédica, 26*(4), 498-508. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-41572006000400004

Van de Cruys, S. (2017). Affective value in the predictive mind. En T. Metzinger i W. Wiese (ed.), *Philosophy and predictive processing* (p. 1-27). MIND Group.

Van Essen, D. C., Smith, S. M., Barch, D. M., Behrens, T. E., Yacoub, E. i Ugurbil, K. (2013). The WU-Minn Human Connectome Project: An overview. *NeuroImage, 80*, 62-79. https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2013.05.041

Varela, F. J., Thompson, E. i Rosch, E. (2016). *The embodied mind: Cognitive science and human experience* (Rev. ed.). MIT Press.

Watkins, J. C. (2000). L-glutamate as a central neurotransmitter: Looking back. *Biochemical Society Transactions*, 28(4), 297-310. https://doi.org/10.1042/bst0280297