
LA EVOLUCIÓN DE LA CONCIENCIA:
FILOGENIA, ONTOGENIA
Y SU SURGIMIENTO A PARTIR
DE LA ANESTESIA GENERAL

GEORGE A. MASHOUR^a
MICHAEL T. ALKIRE^b

ABSTRACT. Are animals conscious? If so, when did consciousness evolve? We address these long-standing and essential questions using a modern neuroscientific approach that draws on diverse fields such as consciousness studies, evolutionary neurobiology, animal psychology, and anesthesiology. We propose that the stepwise emergence from general anesthesia can serve as a reproducible model to study the evolution of consciousness across various species and use current data from anesthesiology to shed light on the phylogeny of consciousness. Ultimately, we conclude that the neurobiological structure of the vertebrate central nervous system is evolutionarily ancient and highly conserved across species and that the basic neurophysiologic mechanisms supporting consciousness in humans are found at the earliest points of vertebrate brain evolution. Thus, in agreement with Darwin's insight and the recent "Cambridge Declaration on Consciousness in Non-Human Animals," a review of modern scientific data suggests that the differences between species in terms of the ability to experience the world is one of degree and not kind.

La biología evolutiva es una piedra angular de las ciencias de la vida y por ende de las neurociencias y, sin embargo, el surgimiento de la conciencia durante la evolución sigue siendo poco claro. En la medida en que la teoría de la evolución comenzó a eclipsar tanto las explicaciones religiosas como las doctrinas de la Ilustración respecto a la singularidad de la conciencia humana, empezó a hacerse patente que la conciencia debía tener un punto de aparición en la evolución, y que éste probablemente ocurrió antes del *Homo sapiens*. Darwin se preguntó sobre el origen de la conciencia y después del *Beagle*, sus investigaciones sobre esta cuestión claramente le causaron fuertes dolores de cabeza. Uno de ellos puede enunciarse como la distinción filosófica del siglo XX entre la conciencia fenoménica y la conciencia de acceso (Block 2007). La conciencia fenoménica se refiere únicamente a la experiencia subjetiva, mientras que la conciencia de acceso

^aDepartamento de Anestesiología y Neurocirugía, Programa de Posgrado en Neurociencias, Escuela de Medicina de la Universidad de Michigan, Ann Arbor, MI 48109. ^bAdministración de Veteranos del Sistema de Salud de Long Beach, Departamento de Anestesiología y Atención Perioperatoria, Centro para la Neurobiología del Aprendizaje y la Memoria, Universidad de California, Irvine, CA 92697. / malkire@uci.edu / GAM y MTA escribieron el artículo.

incorpora (entre otros procesos) la habilidad para reportar verbalmente tales experiencias (otras distinciones relacionadas con la conciencia se pueden encontrar en la Tabla 1). De este modo, el científico, al buscar indicios objetivos de los eventos subjetivos, está limitado básicamente a las manifestaciones de acceso de conciencia de los humanos, que son un obstáculo para el estudio de los antecedentes de la evolución de la conciencia en nuestra especie. Sin embargo, podríamos consolarnos con la máxima de que “la ontogenia recapitula la filogenia” y buscar pistas en el desarrollo humano. Desafortunadamente, la teoría de la recapitulación de Haeckel no es científicamente sólida, e incluso si fuera aplicable a este caso, estaríamos todavía constreñidos por la muy alta probabilidad de que los bebés desarrollen conciencia fenoménica antes que conciencia de acceso. Para superar las limitaciones de identificar el nacimiento de la conciencia, necesitamos un modelo experimental reproducible donde: (i) en un punto concreto y medible la conciencia surge de la inconciencia, (ii) la conciencia fenoménica y de acceso o están estrechamente yuxtapuestas o se colapsan, (iii) es posible la evaluación de la estructura neuronal y la función. En este artículo consideramos los enfoques descendente (*top-down*) y ascendente (*bottom-up*) de la conciencia no humana, y el surgimiento de la conciencia a partir de la anestesia general como un modelo para la evolución de la subjetividad.

EL ENFOQUE DESCENDENTE (*TOP-DOWN*)
Y ASCENDENTE (*BOTTOM-UP*) A LA CONCIENCIA

Para ubicar el nacimiento de la conciencia en la escala evolutiva será útil considerar los mecanismos neuronales básicos que parecen estar involucrados en la conciencia humana (Baars 2005; Blumenfeld 2011; Crick 1994; Damasio 1999; Denton 2005; Edelman, Tononi 2000; Tononi 2004). Fue notoria la distinción entre conciencia fenoménica y conciencia de acceso, pero la conciencia fenoménica en sí misma refleja la disociación entre dos procesos neurobiológicos, el de percatarse y el de estar alerta (Jones 2003; Laureys 2005; Lydic, Baghdoyan 2005; Paus 2000; Schiff, Plum 2000) (Tabla 1). El percatarse se refiere al contenido de la conciencia (una manzana roja en contraste con un cielo azul), mientras que el estar alerta refiere a una activación cerebral y al nivel de conciencia (estar alerta en contraste con estar somnoliento, dormido o anestesiado). Varias teorías actuales sobre la conciencia proponen que la corteza es el lugar primario que contiene los correlatos neuronales del percatarse (Seth, Baars, Edelman 2005; Brown, Purdon, Van Dort 2011; Crick, Koch 2003; Franks 2008; Tononi, Edelman 1998; Van der Werf, Witter, Groenewegen 2002), mientras que las estructuras subcorticales de la línea media cerebral proveen influjos ascendentes a la corteza cuando estamos alertas (Brown, Purdon, Van Dort 2011; Franks 2008; Van der Werf, Witter, Groenewegen 2002). Explo-

remos ahora los enfoques descendente (*top-down*) y ascendente (*bottom-up*) de la conciencia

El enfoque descendente (top-down)

Seth, et al. (2005) proponen tres razones fisiológicas principales que sustentan la importancia de la neocorteza en el proceso de la conciencia. Primera, en prácticamente todos los mamíferos y aves durante el estado de alerta el electroencefalograma se caracteriza por una actividad desincronizada, de alta frecuencia y de baja amplitud. Durante la depresión de los niveles de conciencia, el patrón cambia a uno de baja frecuencia y actividad de alta amplitud, como en los movimientos oculares no rápidos de sueño (NREM), los estados mínimamente conscientes y la anestesia. De modo que el cambio de un estado depende de las propiedades de la detonación eléctrica de las neuronas de la neocorteza varía de acuerdo a cuán alertas estemos, y apoya fuertemente la idea de que la actividad neuronal cerebral (y particularmente de la neocorteza) es un requisito necesario para la conciencia (Revonsuo 2006).

En segundo lugar, la conciencia parece estar más específicamente relacionada con la actividad neuronal del sistema tálamo-cortical. Bajo esta perspectiva, se cree que las estructuras de la línea media cerebral del tronco encefálico y del mesencéfalo son importantes para que la corteza se mantenga en el estado de despierto o de alerta. También se piensa que las regiones corticales que sirven como módulos cognitivos específicos coadyuvan a los contenidos de la experiencia consciente. La idea de que ciertas regiones cerebrales son más importantes que otras para generar los contenidos de la conciencia es también apoyada por diversos hechos neurológicos básicos. Por ejemplo, una persona podría sufrir la pérdida del cerebelo o de amplias porciones bilaterales de los lóbulos temporales medios, incluyendo la amígdala y el complejo hipocampal, y podría no quedar inconsciente. Sin embargo, un daño focalizado en áreas específicas del tejido cortical puede cambiar el contenido de la conciencia de una persona en forma tal que simule la pérdida de la función asociada al área específicamente dañada. Las lesiones corticales pueden así redundar en deficiencias específicas de la conciencia, tales que uno podría ser ya incapaz de hablar, percibir el color, o identificar las partes de uno mismo como propias (Aguirre, Zarahn, D'Esposito 1998). Por su parte, un daño en las estructuras inferiores de la línea media cerebral probablemente podría alterar el nivel de conciencia (i.e., el estado de alerta) sin necesariamente alterar sus contenidos.

TABLA 1. Definiciones relevantes para la conciencia.

TÉRMINOS	EXPLICACIÓN
El problema sencillo de la conciencia versus el complicado	Esta distinción fue creada por el filósofo David Chalmers. Los problemas "sencillos" de la conciencia (que son fáciles sólo en principio) incluyen el entendimiento de la base neural de la detección de rasgos, la integración, el reporte verbal, etc. El problema complicado es el de la experiencia; incluso si entendemos todo lo relacionado con la función neuronal, no está claro como ello podría explicar la subjetividad.
El estado de alerta	Los filósofos y neurocientíficos cognitivos utilizan el término 'percatarse' para referirse únicamente a la experiencia subjetiva. En la anestesiología clínica, el uso del término 'percatarse' (erróneamente) abarca tanto a la conciencia como a la memoria episódica explícita.
La vigilia versus el percatarse	La vigilia se refiere al estado de alerta del cerebro, que puede manifestarse por ciclos de dormido-despierto y puede ocurrir incluso en condiciones patológicas de inconciencia como en los estados vegetativos. Por tanto, el estar alerta puede disociarse del estar consciente.
La conciencia fenoménica versus la conciencia de acceso	La conciencia fenoménica es la experiencia subjetiva en sí misma, mientras que la conciencia de acceso es aquella que se encuentra disponible para otros procesos cognitivos (como la memoria de trabajo o el reporte verbal).
La conciencia externa versus la interna	La conciencia externa es la experiencia de los estímulos medioambientales (como el sonido de una orquesta), mientras que la conciencia interna es una experiencia endógena (tal como un estado de somnolencia).
La conciencia versus la capacidad de respuesta	Un individuo puede experimentar plenamente un estímulo (como la instrucción "abre los ojos") pero no ser capaz de responder (como cuando durante una cirugía el paciente está paralizado pero consciente).
Los niveles de conciencia versus el contenido de la conciencia	Los niveles de conciencia incluyen distinciones como estar alerta versus adormecido versus anestesiado, mientras que los contenidos de la conciencia refieren a aspectos fenoménicos particulares tales como una rosa roja versus una pelota azul.

Se ha postulado que las oscilaciones tálamo-corticales son de crucial importancia para la conciencia porque ayudan a integrar módulos cognitivos funcionalmente diversos y espacialmente distintos de la corteza (Schmid, Singer, Fries 2012; Saalman, Pinsk, Wang, Li, Kastner 2012). La interacción entre segregación e integración es un objetivo fundamental de la teoría de información integrada de la conciencia (Tononi 2004; Tononi 2012). La capacidad del sistema tálamo-cortical para lograr tanto la integración como la diferenciación se refleja en los niveles superiores de Phi, una propuesta de medición para la conciencia (Tononi 2004). La Phi refleja la cantidad de información generada por un sistema integrado más allá de la información contenida dentro de los componentes del sistema. En principio, esta medición captura la propiedad que emerge del sistema (la conciencia), que no puede reducirse causalmente a los subsistemas individuales (regiones particulares del cerebro). Se pronostica que la Phi disminuye durante el sueño y las convulsiones; la evidencia preliminar indica que también disminuye durante la anestesia (Lee, Mashour, Kim,

Noh, Choi 2009), posiblemente debido a un deterioro en el acoplamiento de los picos de actividad neuronal de amplio alcance (Lewis, et al. 2012). Aunque la teoría de la información integrada de la conciencia está aún por demostrarse de manera definitiva, es un paradigma eje que puede dar información sobre la evolución de la conciencia desde la perspectiva de las redes. Las criaturas con sistemas de redes cerebrales que son capaces de generar altos valores de Phi tienden a estar más conscientes (Edlund, et al. 2011).

En tercer lugar, la actividad cerebral distribuida parece correlacionarse con la actividad consciente. Los insumos sensoriales se extienden rápidamente desde la corteza sensorial hacia las áreas parietal, temporal y prefrontal (Dehaene, Sergent, Changeux 2003). Esta dispersión de la actividad cortical también se asocia a la retroalimentación local constante que acontece a lo largo del camino, seguido poco después por una retroalimentación de amplio alcance que va de las estructuras anteriores a las posteriores (Lamme 2006). Se considera que estas conexiones de amplio alcance son importantes para los aspectos de la experiencia de la conciencia (como lo es el percatarse) (Singer 1993) y parecen suprimirse preferentemente durante la anestesia general (Lewis, et al. 2012, Schröter 2012). En particular, hay evidencia sólida de que las redes que van de la corteza frontal a la parietal se asocian con el percatarse a través de múltiples modalidades sensoriales (Blumenfeld 2012; Fahrenfort, Scholte, Lamme 2008; Gaillard, et al. 2006). La red lateral frontoparietal juega un papel en la mediación de la conciencia del entorno, mientras que la red frontoparietal media juega un papel en la mediación de los estados conscientes internos tales como el soñar y la atención dirigida internamente (Boly, et al. 2007; Denton, McKinley, Farrell, Egan 2009). Se ha hecho cada vez más claro que la direccionalidad de la comunicación de la red corticocortical es relevante para el procesamiento consciente. El procesamiento de la información en la dirección caudal a la rostral (proalimentación) está asociada al procesamiento sensorial que puede ocurrir en ausencia de la conciencia (p.ej., la anestesia general, la imprimación) (Gaillard, et al. 2007; Imas, Ropella, Ward, Wood, Hudetz 2005). En contraste, el procesamiento de información en dirección rostral a caudal (retroalimentación o reaféncia cortical) se ha asociado a la experiencia en sí misma que es preferentemente inhibida por los anestésicos generales (Imas, Ropella, Ward, Wood, Hudetz 2005; Ku, Lee, Noh, Jun, Mashour 2011; Lee, et al. 2009).

La visión neocortical de la conciencia se origina, en parte, del análisis temprano de las diferencias cerebrales entre especies, las cuales sugieren que las capacidades de conciencia aumentaron conforme evolucionó el cerebro desde una organización reptiliana más primitiva, pasando por los mamíferos (o, con un sistema límbico paleomamífero), hasta llegar a una organización neomamífera, caracterizada por una neocorteza intrincada

con múltiples pliegues. Esta conceptualización de la evolución cerebral que ocurriera en etapas durante las cuales los cerebros más ‘avanzados’ —junto con su ampliado repertorio de comportamiento— se formaron con base en la estructura de las primeras formas, fue popularizada por Maclean como el “cerebro trino” (Maclean 1990). En gran medida, esta visión de la evolución del cerebro actualmente se considera errónea (Emery, Clayton 2005; Jarvis, et al. 2005). Tal visión ofreció una conceptualización sencilla para vincular la estructura del cerebro con la función y sugirió periodos en el tiempo evolutivo sobre cuando pudieron haber surgido las distintas conductas. Los descubrimientos más recientes, sin embargo, refutan fuertemente el modelo del cerebro trino, especialmente el concepto de una neocorteza que se desarrolló posteriormente (fig. 1) (Véase www.pnas.org/content/110/supplement-2/10357/F1) (Emery, Clayton 2005). Resulta que un precursor de la neocorteza estaba ya presente en los vertebrados menos evolucionados, afirmación que se basa en algunos aspectos de la conectividad y la homología de una expresión antigua del factor de transcripción (Striedter 2005). El patrón estructural básico de un tronco encefálico, un mesencéfalo y un prosencéfalo, no necesita reinventarse completamente cada que surgía una nueva especie. Más bien, como varios nichos ecológicos fueron explotados por varias criaturas, las regiones cerebrales mejores adaptadas para mejorar la supervivencia en el ambiente local fueron preservadas para el desarrollo posterior (Emery, Clayton 2005).

El enfoque ascendente (bottom-up) de la conciencia

Desde el descubrimiento del sistema de activación reticular ascendente de Moruzzi y Magoun a finales de los años cuarenta (Moruzzi, Magoun 1949), ha sido bien establecido el papel fundamental y permisivo del estado de alerta en la generación de los estados conscientes. Ahora está claro que una cantidad de núcleos específicos y de tipos específicos de células del tronco encefálico, el mesencéfalo, el prosencéfalo basal, y el diencefalo, envían sus largos axones por toda la corteza para aumentar el estado de alerta y para generar un ambiente neuroquímico en la corteza que es capaz de mantener la conciencia (Lydic, Baghdoyan 2005). El papel del estado de alerta en la regulación de los niveles de la conciencia se ha establecido claramente en conexión con los niveles de supresión de conciencia, como sucede durante el sueño o durante el estado de coma (Laureys, Owen, Schiff 2004). El cómo la maquinaria del estado de alerta interactúa con la conciencia, durante manipulaciones cognitivas y conductuales más sutiles, es objeto de estudio de gran parte de la investigación actual (Cahill, Alkire 2003; Coull, Jones, Egan, Frith, Maze 2004; Devilbiss, Page, Waterhouse 2006). No obstante, gracias al estudio del estado de alerta y de su conexión con la emoción (McGaugh 2005, Paus 2001), se hacen otras

correlaciones que dan una luz más moderna a las últimas investigaciones de Darwin.

Darwin pasó los últimos años de su carrera investigando las similitudes y diferencias de las expresiones emocionales en el hombre y en los animales (Darwin 1872). Pensaba que si los animales muestran emociones a través expresiones conductuales, y el hombre es un animal, entonces la expresión conductual de las emociones en el hombre debió tener una evolución neurobiológica similar a la de los animales capaces de expresar emociones parecidas. Dicho de otra manera, antes de que el conductismo dominara la neurociencia, Darwin vio cómo las similitudes en la expresión emocional de distintas especies posiblemente reflejaban la ocurrencia de estados mentales similares, que sólo tenían sentido dentro de una teoría evolutiva. Un estudio moderno de la vida emocional de los animales revela la similitud fundamental de las estructuras cerebrales que subyace a las reacciones afectivas en los animales y en los humanos (Panksepp 2011).

La conciencia no pudo haber surgido de la necesidad de hacer una representación interna del mundo exterior, sino más bien como una extensión de influencias emocionales primitivas muy básicas o primordiales. Tales influencias emocionales generarían en el organismo la respuesta de estar alerta, lo cual prepararía su cerebro para la acción. Esta hipótesis ha sido bien elaborada por Denton en su libro sobre las emociones primordiales (Denton 2005). Postula que los instintos más básicos, como la sed, la necesidad de respirar, el hambre y el deseo sexual, son los puntos de partida que definen la evolución del cerebro consciente (Denton, McKinley, Farrell, Egan 2009). Esta idea implica el concepto de intención, el deseo y la selección de acciones, donde la intención básica del movimiento es estar al servicio de la realización del deseo. Como observó Darwin (1872): "Tan fuertemente asociadas están nuestras intenciones y los movimientos, que si deseamos ansiosamente mover un objeto en una dirección, apenas podemos evitar mover nuestro cuerpo en la misma dirección, aunque podamos ser muy conscientes de que esto podría no tener influencia alguna".

La conducta básica de un organismo es impulsada por una necesidad fisiológica fundamental de mantener la homeostasis. Esas células y sistemas que se utilizan para monitorear y mantener el ambiente interno son los referidos interorreceptores (Denton 2005). Las conductas básicas que impulsan la homeostasis son tan evidentes que datan de los primeros organismos multicelulares que necesitaban un sistema vascular para proporcionar nutrientes a aquellas células no expuestas directamente al entorno. Las criaturas que pudieron satisfacer sus necesidades homeostáticas básicas son aquellas que sobrevivieron; aquellas que no pudieron, se extinguieron. Las estructuras cerebrales necesarias para generar el estado de alerta y las respuestas emocionales primitivas generalmente se locali-

zan en el tronco encefálico, el mesencéfalo y el sistema límbico, y son tan antiguas como la radiación vertebrada misma (Jing, Gillette, Weiss 2009).

Un trabajo reciente sobre la lamprea, un pez sin mandíbula cuyo ancestro común es la base de todos los vertebrados de hace más de 500 millones de años, ha revelado lo antigua que es la neuroanatomía y la neuroquímica necesarias para la selección de acciones. Los resultados revelan que el sistema de respuesta motora conductual de la lamprea tiene una complejidad similar a la de los vertebrados superiores que son capaces de regular el comportamiento por rutas de respuesta motoras tanto directas como indirectas de los ganglios basales (Stephenson-Jones, Ericsson, Robertson, Grillner 2012). En otras palabras, la lamprea es capaz tanto de optar por llevar a cabo una respuesta motora, como de inhibir el desempeño de otras posibles respuestas. Por tanto, son capaces de tomar una decisión dependiendo de la situación con la que se enfrenten. Esta “reducción de incertidumbre” (una definición clásica de la información) en la selección de la acción puede ser el precursor de los estados informativos superiores de la conciencia característica de los humanos. En la siguiente sección abordaremos la relación entre la conducta motora y la conciencia.

Las capacidades neocorticales más complejas ofrecieron una ventaja adaptativa a los cerebros más complejos para dar a los organismos una mayor comprensión de su entorno, aunque estos sistemas se transformaron con el tiempo y utilizaron la información sensorial del entorno o de los exteroceptores (Denton 2005). Denton ilustra este punto con el ejemplo de una rana deshidratada colocada cerca de una fuente de agua bajo el sol. La rana tiene una limitada capacidad en su sistema visual y cuando se coloca cerca de una fuente de agua generalmente morirá sin moverse, a menos que caiga en el agua por accidente. Si, por casualidad, la rana encuentra el agua, la beberá, lo cual sugiere que funcionan sus interoceptores. En contraste, el sistema visual mucho más evolucionado de la lagartija, le permite ver el agua y beber inmediatamente, lo cual sugiere que su cerebro más evolucionado lidia más exitosamente con las percepciones mediadas por los exteroceptores. Este acoplamiento entre un sistema de necesidad que se basa en lo interno y un sistema de alerta que se basa en la situación, probablemente sea la base del surgimiento de la conciencia, y corresponde estrechamente con la maquinaria mental de los humanos en la generación del estado de despierto y el estado de alerta.

Los centros del estado de alerta del tronco encefálico en su mayor parte se yuxtaponen con las entradas sensorio-motoras y con las salidas de los nervios craneales, que proporcionan a la cabeza y al cuello de la criatura la capacidad de orientarse en su ambiente y también le proporcionan una plataforma estable para poder percibir su entorno. La salida motora de los nervios craneales está fundamentalmente relacionada con la expresión de emociones en todos los vertebrados, y es probable que emane de la más

antigua relación predador-presa. En esencia, una mandíbula abierta implica comida para el depredador, y si la caza tiene éxito, probablemente puede estar asociada a las sensaciones internas de logro de la meta/tarea que permitiría satisfacer la necesidad básica de alimento del predador. Esta realización de la meta/deseo probablemente tendría el valor de refuerzo positivo para el organismo y fácilmente podría conjeturarse que promueve estados internos comparables con una sensación de placer (Panksepp 2011). Para la presa, una boca abierta hacia él podría ciertamente ser causa de alarma, provocando una respuesta inmediata de escape que, si es exitosa, podría estar asociada a un estado interno de mayor alerta y miedo (Panksepp 2011). Así, las emociones más básicas y los estados de alerta podrían estar asociados a redes de retroalimentación interna que sirven para orientar la conducta del organismo hacia el mejor resultado posible en la situación. Esta maquinaria de estado de alerta emocional subyace esencialmente a todas las alternativas de comportamiento del cerebro de los vertebrados.

LA CONCIENCIA EN ESPECIES NO HUMANAS

Si la conciencia evolucionó junto al desarrollo encefálico del sistema nervioso central, entonces su aparición debe, en principio, poder ubicarse en un punto concreto del árbol de la evolución. Darwin pensó que las diferencias cognitivas entre las especies debía ser de grado y no de naturaleza. Esta conclusión es consistente con la reciente declaración de Cambridge, ocurrida el 7 de julio de 2012, en la primera conferencia anual en memoria de Francis Crick sobre la conciencia. Un prominente grupo de científicos declaró formalmente, en un documento titulado "Declaración de Cambridge sobre la conciencia en animales no humanos", que las estructuras neurobiológicas necesarias para la conciencia no son únicamente humanas (Low 2012). Esta declaración afirma esencialmente que la capacidad de conciencia probablemente surgió en estadios evolutivos muy tempranos, y que los procesos que subyacen a la conciencia de los humanos son probablemente característicos de muchas criaturas vivientes. De acuerdo con la declaración, basándonos en una cantidad de consideraciones de la anatomía comparada del cerebro y el conocimiento actual sobre la neurobiología de la conciencia, parecería casi seguro que alguna forma de conciencia está presente en todos los mamíferos y podría haber surgido en el punto evolutivo de la bifurcación de los amniotes.

Mucho antes de la declaración de Cambridge, algunos pensadores expresaron serias preocupaciones sobre la atribución de niveles superiores de conciencia para todos los seres vivientes. René Descartes, a menudo considerado como el filósofo padre de la distinción mente-cuerpo, cuestionó si un *yo* consciente surgió en el reino animal. Evitó atribuir un *yo* consciente a un animal en particular porque al hacerlo reconoció que

podría verse obligado a atribuir un *yo* consciente a todos los animales. Este enfoque de todo o nada no reflejaba una perspectiva de la teoría de la evolución que diera pie a la posibilidad de un continuo en la conciencia. Esta continuidad también presentó dificultades. Como señaló Gallup, al discutir la aparición de la conciencia en los animales (Gallup 1985), “¿dónde trazamos la línea?”. Por un lado, podríamos decidir no trazarla, lo cual presumiría que todos los seres vivos son sensibles, conscientes y atentos. Mientras que los datos estén incompletos, el tema debe tomarse en serio. La vida en este planeta contiene varios millones de especies diferentes, la mayoría son microorganismos, plantas e insectos. Dudo que haya un paramecio, un rosal, o una termita viva que se percate de su propia existencia o tenga la capacidad de convertirse en el objeto de su propia atención”. Con la afirmación de Gallup, comenzamos a ver la necesidad de aclarar cómo o por qué asociamos ciertos comportamientos a la experiencia subjetiva, así como la necesidad de estudiar algunas definiciones operacionales de la “conciencia”.

Para identificar el origen de la sensación de conciencia a lo largo de la línea de tiempo evolutiva es provechoso considerar un elemento común que podría vincularse a la conciencia de las especies, en lugar de enfocarse en las cualidades aparentemente únicas de la experiencia humana como la autorreflexión. Además, este elemento común probablemente deba relacionarse con una conducta dirigida a una meta o un patrón de respuesta que confiere una ventaja adaptativa en un entorno determinado. En el mismo tesón de filósofos como Merleau-Ponty y de neurocientíficos como Rudolfo Llinás y György Buzsáki, apoyamos la motilidad (también conocida en este contexto como motricidad) como un fuerte candidato para el principio evolutivo de la conciencia (Cotterill 2001, Goodrich 2010). Consideremos, por ejemplo, al paramecio unicelular, el cual está cubierto con varios miles de cilios. Estos cilios pueden servir tanto para la función de detección de estímulos ambientales como iniciar respuestas de motilidad (p.ej., atracción, rechazo) basadas en la naturaleza de esos estímulos. Este ejemplo preneural de una estructura única (es decir, los cilios y su actividad coordinada) que media tanto la sensación como la respuesta, resulta intrigante pero no establece la primacía de la motilidad como el núcleo de la conciencia. Quizá un caso más llamativo es el de la ascidia sésil de mar, que posee estructuras neurales transitorias sólo durante la etapa larval (Llinás 2001). Los ganglios neuronales y el procesamiento sensorial principal de la ascidia sésil de mar le permiten encontrar un ambiente local adecuado y una superficie submarina a la cual fijarse. Sin embargo, después de lograr esta meta el tejido neural es digerido, lo cual sugiere un rol exclusivamente relacionado con el movimiento. Aunque es poco probable que el paramecio y las ascidias tengan experiencia fenoménica, estos ejemplos tempranos de la sensibilidad al servicio de la motilidad nos

permiten iniciar la búsqueda de los orígenes neurobiológicos de la conciencia en estructuras filogenéticamente conservadas.

¿CUÁL ES EL “CENTRO” NEURONAL DE LA CONCIENCIA?

Para identificar qué aspectos de la maquinaria mental deben ser el foco de consideración evolutiva de la conciencia, necesitamos identificar los correlatos neuronales del centro más primitivo de la conciencia humana. El campo aún emergente de los estudios sobre la conciencia ha sido dominado en la última década por la búsqueda de los correlatos neuronales de la conciencia, que se han definido como los estados cerebrales específicos y mínimamente adecuados correspondientes a los estados de conciencia (Tononi, Koch 2008). Con todo, los estudios del contenido de la conciencia (p.ej., el percatarse de una rosa roja dentro de nuestro campo visual) ya asumen un cerebro consciente. Así, la actividad neural o la estructura identificada en estos paradigmas corresponde a un contenido específico dentro de una conciencia preexistente (Hohwy 2009). Estudiar el nivel de conciencia (digamos, el estado de alerta) también está lleno de dificultades. Por ejemplo, la transición de un estado completamente consciente a un estado inconsciente principalmente nos dará información de los correlatos necesarios para el espectro total del estado de alerta de la conciencia humana, más que sus requisitos fundamentales o mínimos. Adicionalmente, también debemos lidiar con el cómo identificar el verdadero correlato (o sustrato) de la conciencia, en contraste con los prerrequisitos neurales o las consecuencias neuronales de la conciencia (Aru, Bachmann, Singer, Melloni 2012; de Graff, Hsieh, Sack 2012).

Para abordar algunas de estas dificultades, un estudio reciente exploró los correlatos neuronales de una forma primitiva de la conciencia que surge a partir de la aparición de la anestesia general (Långsjö, et al. 2012). Con la anestesia, el nivel de conciencia puede ser manipulado como una variable experimental y los cambios resultantes en la actividad cerebral pueden entonces determinarse con varias técnicas neurofisiológicas y de neuroimagen. Diversos estudios han examinado qué sucede con la actividad cerebral cuando se remueve la conciencia con anestesia (Alkire, Hudetz, Tononi 2008; Brown, Lydic, Schiff 2010). Aun así, pocos estudios han investigado los correlatos de la conciencia asociados a su recuperación después de un periodo de anestesia (Bonhomme, Boveroux, Brichant, Laureys, Boly 2012; Friedman et al. 2010; Lee, Muller, Noh, Choi, Mashour 2011; Xie, et al. 2011). En un estudio reciente de hombres voluntarios sanos se utilizó una tomografía por emisión de positrones (PET) para investigar los correlatos neuronales de la recuperación de la conciencia de los anestésicos intravenosos propofol y dexmedetomidina (Långsjö, et al. 2012). El orden de la transición del estado es importante porque la investigación de

la conciencia a la inconciencia puede producir una variedad de desconexiones no específicas debido a efectos de la droga que no necesariamente juegan un papel fundamental en la conciencia. La aparición de la conciencia (a juzgar por la recuperación de la respuesta ante una instrucción) se correlacionó principalmente con la actividad del tronco encefálico (locus coeruleus), el hipotálamo, el tálamo y la corteza cingulada anterior (área prefrontal media). Sorprendentemente, hubo poca actividad neocortical que se correlacionara con esta forma primitiva de conciencia. La conectividad fronto-parietal parece ser la respuesta cortical clave, lo cual ha sido confirmado utilizando electroencefalografía (Lee, Muller, Noh, Choi, Mas-hour 2011) en estudios de la conciencia y la anestesia. Se encontraron resultados similares en otro estudio de imagen que investigaba la aparición de la conciencia durante el sueño (Balkin, et al. 2002). En el estudio del sueño, las estructuras del estado de alerta de la línea media del tálamo y el tronco encefálico también recuperaron bien la función antes de recuperar la conectividad cortical. Así, el núcleo de la conciencia humana parece estar asociado principalmente a estructuras filogenéticamente antiguas que median el estado de alerta y que son activadas por emociones primitivas (Denton, McKinley, Farrell, Egan 2009; Liotti, et al. 2001) en conjunción con patrones de conectividad limitada en las redes fronto-parietales (Brusseau 2008; Merker 2007) (Fig. 2).

El surgimiento de la conciencia a partir de la anestesia general puede ser de particular interés para la biología evolutiva, tal como se observa clínicamente cuando se va de funciones homeostáticas primitivas (como respirar), a evidencia del estado de alerta (como la sensibilidad al dolor o el abrir los ojos), a la conciencia del entorno (como lo evidencia la capacidad de seguir una orden), o a las funciones cognitivas superiores. A diferencia de la aparición de la conciencia hace millones de años en la filogenia o en los meses de gestación durante la ontogenia; la recuperación de la conciencia tras un estado anestésico es un modelo reproducible que puede ser observado en tiempo real en un transcurso de horas. La investigación multimodal con el uso de la neuroimagen y la neurofisiología, en conjunción con la observación clínica y la evaluación cognitiva, podría descubrir cambios claves en la activación neuronal o en la organización de las redes que sustentan el procesamiento consciente. Por ejemplo, podría utilizarse la electroencefalografía de alta densidad durante la recuperación a partir de la anestesia general para medir la Phi y así ayudar a delimitar el umbral de conciencia emergente en los seres humanos. Posteriormente, tal umbral podría ser comparado con el de otras especies en estado de vigilia para determinar el valor relativo con relación a la ubicación neuronal de la conciencia humana. Este enfoque podría aplicarse a una gran cantidad de propiedades de la red cerebral, y evaluarse cuantitativamente con métodos teórico gráficos (Stam, van Straaten 2012).

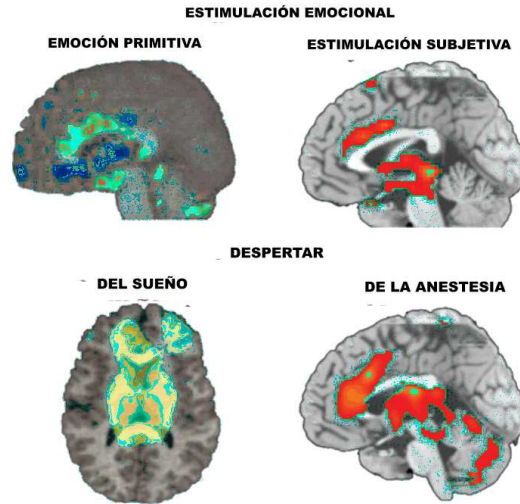


FIGURA 2. Estructuras del cerebro relacionadas funcionalmente con el estado primitivo de estar alerta emocionalmente y la recuperación de la conciencia después de dormir o de la anestesia. La respuesta emocional primitiva de la necesidad de aire mostró activaciones en el tronco encefálico y regiones del cíngulo anterior; también se observaron algunos cambios en el tálamo (Liotti, et al. 2001). El estado subjetivo de estar alerta mostró regiones similares en un estudio funcional de MRI relacionado a eventos como el ver imágenes. Reproducido con permiso de (Hayama, et al. 2012). Se observó activación en la línea media del tálamo y en el cíngulo anterior con neuroimagen PET justo cuando resurgía la conciencia después de estar dormido o anestesiado. Reproducido con permiso de (Balkin et al. 2002; Långsjö, et al. 2012). Se observó normalidad en el tronco encefálico, el tálamo y la neuroanatomía del cíngulo cuando había actividad consciente del cerebro.

Los enfoques de red —que tienen gran aplicación en las matemáticas, la biología, la informática y la sociología— podrían ser particularmente atractivos para probar hipótesis en diversas especies, donde podrían surgir sistemas cognitivos funcionalmente similares aun con estructuras neurobiológicamente distintas. Por ejemplo, la corteza mamífera y el palio aviar son histológicamente distintos (Tabla 2) (Butler 2008), pero pueden servir para funciones similares a las de una red, y que podrían evaluarse y compararse cuantitativamente con resultados humanos. La anestesia general representa una forma de retroceder el reloj evolutivo de la función cognitiva en los humanos y —dependiendo de la “profundidad” y la duración de la exposición a la anestesia— permite que los investigadores observen la recuperación de la función neuronal en una manera que podría recapitular la filogenia.

Aunque con dificultades (que incluyen la contaminación de la conciencia de acceso a partir de que el lenguaje está involucrado en la evaluación de la recuperación de la conciencia después de la anestesia), las ventajas del surgimiento de la conciencia a partir de la anestesia como un modelo de la evolución son la conveniencia, la reproducibilidad, la observación en tiempo real, la posibilidad del reporte subjetivo de experiencias (en experimentos con humanos), y la disponibilidad de la investigación neurocientífica en múltiples especies.

¿CUÁNDO SURGIÓ LA CONCIENCIA DEL MUNDO?

Experimentos recientes de anestesia general en humanos sugieren que estructuras filogenéticamente antiguas del tronco encefálico y el diencefalo —con cierta participación neocortical— son sustento suficiente de la conciencia primitiva. ¿Dónde, entonces, surge la conciencia dentro de la escala evolutiva? Uno podría estar tentado a concluir que la conciencia comenzó a partir de nuestros ancestros mamíferos que evolucionaron más allá de los reptiles y sus predominantes cerebros subcorticales. Sin embargo, los hallazgos paleontológicos indican que la línea sinápsida que dio origen a los mamíferos y que la línea de los saurópsidos que dio lugar a los reptiles y las aves, ambas se bifurcaron en un mismo punto a partir de la línea anápsida primitiva hace aproximadamente 315 millones de años (Warren, et al. 2008). Además, hay evidencia significativa de que las aves tienen una capacidad de cognición superior e incluso de conciencia (Butler, Cotterill 2006). Por ejemplo, hay evidencia de que las aves tienen memoria episódica explícita (es decir, memoria consciente de un evento) (Emery, Clayton 2004) y teoría de la mente (es decir, pueden atribuir eventos mentales subjetivos a otro ser) (Emery, Clayton 2001). Por tanto, sería erróneo intentar identificar un sólo punto en el cual surge la conciencia, porque la evidencia sugiere que la conciencia evolucionó a lo largo de dos líneas independientes. Como han señalado Butler et. al (Butler, Manger, Lindahl, Arhem 2005), las aves y los mamíferos comparten una cantidad de rasgos homólogos a pesar de su divergencia evolutiva, incluyendo un dramático incremento en la proporción de cerebro-cuerpo (comparados con los reptiles), homeotermia, extenso cuidado parental de la descendencia, bipedismo habitual, distintas etapas de sueño, e interacciones sociales complejas. La neurobiología también refleja avances homólogos, particularmente en la neocorteza de los mamíferos y en el palio aviar (Tabla 2)(Véase www.pnas.org/content/110/supplement-2/10357/T2). Estos avances incluyen la aparición del procesamiento constante o retroalimentación, que no se encuentra en los reptiles. Así, tanto las aves como los mamíferos primitivos están equipados con un sustrato neural consistente con el procesamiento consciente: un tronco encefálico filogenéticamente

conservado; estructuras diencefálicas como el tálamo y el hipotálamo, y una neocorteza asociativa (o su equivalente) con capacidad de procesamiento constante. Todas estas estructuras parecen desempeñar el papel de núcleo neuronal de la conciencia primitiva en los seres humanos, como se ha demostrado en los experimentos realizados con anestesia general.

Se ha defendido el papel crucial que juegan las estructuras subcorticales en la conciencia basándose fundamentalmente en observaciones clínicas de niños hidrocefálicos, que esencialmente están desprovistos de neocorteza y que incluso así muestran algunos rasgos conductuales de conciencia (Merker 2007). Otros han intentado vincular los componentes del estado de alerta con los contenidos de la conciencia, haciendo énfasis en la actividad dinámica constante que ocurre en el tálamo o a lo largo del núcleo reticular talámico, cuando se presenta la conciencia (Ward 2011, Min 2010). Así, el estudio de PET que demuestra que la aparición de la conciencia se correlaciona con un incremento de actividad en las regiones "primitivas" del cerebro, podría estar reflejando más bien una respuesta que se relaciona con el estado de alerta de poner a prueba al estímulo mismo que a un estado de estimulación que está ocurriendo en el tálamo. En cualquier caso, los datos muestran claramente que los neurocircuitos asociados con el estado de alerta son fundamentales para la conciencia. Un estudio más reciente que investigó la codificación de la memoria a largo plazo mapeó también los correlatos neuronales de la alerta emocional subjetiva. Como se muestra en la figura 2, los correlatos neuronales de la conciencia del estado de alerta subjetiva inducidos al observar estímulos emocionales involucran activación de las mismas estructuras de alerta del mesencéfalo cuando se observan emociones primarias (Hayama 2012).

Con respecto a la ontogenia del *Homo sapiens*, se cree que los receptores sensoriales periféricos están presentes desde la semana 20 de gestación uterina. El anclaje del desarrollo del tálamo está presente desde alrededor del día 22 o 23 de la concepción, y se cree que las conexiones talamocorticales se forman aproximadamente desde la semana 26 de gestación (Brusseu 2008). Alrededor del mismo periodo de gestación (semana 25-29), la actividad eléctrica de los hemisferios cerebrales cambia de un patrón aislado a uno más continuo, siendo apreciables las diferencias de dormido-despierto a partir de la semana 30 de gestación. Así, tanto los prerrequisitos estructurales como funcionales de la conciencia se ubican en el tercer trimestre, con sus repercusiones en la experiencia de dolor dentro del útero o en la cirugía neonatal. Es interesante destacar que se cree que el tercer trimestre del desarrollo humano es el periodo en el cual se pasa la mayor cantidad de tiempo en sueño REM de toda la vida (Birnholtz 1981). Este descubrimiento apoya la teoría ontogenética del sueño REM como un proceso de activación neuronal impulsado internamente que prepara a la corteza en desarrollo para la llegada del influjo de estímulos sensoriales

durante el nacimiento. La teoría del sueño REM como una forma de protoconciencia recientemente ha sido más elaborada (Hobson 2009).

¿CUÁNDO SURGE LA CONCIENCIA DEL YO?

Un componente de la conciencia que parece vinculado a capacidades cognitivas superiores es la conciencia del yo, más que simplemente percatarse del ambiente. Una forma de probar esta posibilidad es utilizar lo que se conoce como la prueba de autorreconocimiento en el espejo (MSR) (Keenan, Gallup, Falk 2003). En 1970, Gallup encontró que los chimpancés, pero no los monos, eran capaces de pasar la prueba MSR (Gallop 1970). Esta prueba presupone que el sujeto experimental tiene suficiente habilidad cognitiva como para percatarse de sí mismo como una entidad distinta a la de otro coespecífico. Esta capacidad define entonces una forma de conciencia (es decir, la posibilidad de tener conciencia de la propia conciencia o de uno mismo). En el bien controlado experimento de Gallup, a los animales se les permitió tener primero una amplia exposición al espejo para que disminuyeran significativamente las respuestas sociales a las imágenes reflejadas. La cantidad de respuestas sociales y la cantidad de respuestas autodirigidas se midieron antes de que los animales tuvieran una marca inadvertidamente colocada en su frente o en su oído tras haber sido brevemente anestesiados. Se permitió a los animales recuperarse de la anestesia, y unas horas más tarde se reintrodujo el espejo. Al verse a sí mismos en el espejo, los chimpancés marcados —pero no los monos marcados— mostraron respuestas dirigidas hacia la marca pues pasaron tiempo investigando la zona de la marca y examinaron sus dedos después de tocar la marca. Los resultados llevaron a Gallup a concluir que “en la medida en que el autorreconocimiento de la imagen del espejo implica un concepto del yo, estos datos parecerían calificar como la primera demostración experimental de la autoconcepción en formas subhumanas”. En cuanto a la diferencia entre el chimpancé y el mono, concluyó que “nuestros datos sugieren que quizá hayamos encontrado una diferencia psicológica cualitativa entre los primates, y que la capacidad para el autorreconocimiento podría no extenderse más allá del hombre y los grandes simios”. La distinción entre los primates sugiere que la naturaleza cualitativa de la experiencia consciente varía enormemente entre especies y que la naturaleza introspectiva de la conciencia humana podría ser evolutivamente muy rara.

La prueba MSR actualmente ha sido utilizada para brindar evidencia de la capacidad de autoconciencia en otras especies. Los primates que han pasado la prueba MSR incluyen chimpancés, orangutanes y bonobos. El caso del gorila es equívoco con una mayor cantidad de resultados negativos; aunque varios estudios han sugerido que los gorilas más socializados

sí podrían ser capaces de pasar esa prueba. Los humanos comienzan a desarrollar un sentido del yo y a pasar la prueba MSR a partir de los 18 meses de edad, y a los 24–36 meses casi todos los niños occidentales mostrarán una respuesta positiva a la MSR (Amsterdam 1972). La distinción entre los grandes simios y los monos parece proporcionar una demarcación clara de la capacidad de conciencia entre especies. Numerosos estudios han apoyado esta demarcación, con múltiples intentos fallidos por detectar la autoconciencia en monos, a pesar de un reciente informe contrario (Rajala, Reininger, Lancaster, Populin 2010). Sin embargo, una serie de problemas metodológicos limitan el entusiasmo por el estudio en contrario, y en general los datos continúan sugiriendo que en los macacos no hay evidencia de conductas de MSR (Anderson, Gallup 2011). En términos evolutivos, si la evidencia objetiva de la autoconciencia puede tomarse como evidencia de la conciencia, entonces la conciencia, al ocurrir en los primates con una corteza mucho más desarrollada, pudo haber evolucionado hace alrededor de 5 millones de años, cuando los grandes simios se separaron de los simios inferiores.

El autorreconocimiento en el espejo no puede limitarse a los grandes simios con cerebros relativamente más grandes. Trabajos recientes en criaturas con grandes cerebros sugieren la posibilidad de que los delfines, y al menos un elefante africano, también puedan ser capaces de dar esta respuesta (Delfour, Marten 2001; Plotnik, de Waal, Reiss 2006; Reiss, Marino 2001). Como los simios, los elefantes y los cetáceos tienen un ancestro común muy remoto, estos resultados parecen sugerir que el prerrequisito para la maquinaria mental de la autoconciencia debe ser al menos tan antiguo como el desarrollo de la división placentaria en los mamíferos (Wildman 2007). Aun así, podríamos ser capaces de poner esta idea en otra escala del tiempo evolutivo. Como se señaló, se cree ahora que las capacidades cognitivas de algunas aves son comparables a las capacidades de algunos primates (Emery, Clayton 2004). La evidencia sugiere que el desarrollo cerebral de las aves, que fue en un camino diferente al de los mamíferos, tiene una estructura talamocortical conceptualmente similar que puede delinearse (Jarvis, et al. 2005). Las capacidades cognitivas de diversas aves parecen correlacionarse con el tamaño relativo de una corteza prefrontal aviar análoga. De hecho, los córvidos (los cuervos, los cuervos negros, las urracas, las grajas, los pollos de grajilla y los arrendajos) parece tener el repertorio conductual más avanzado, así como la corteza prefrontal más grande (el palio) (Emery 2006). Es de subrayar que un informe reciente muestra que las urracas (que tienen una corteza prefrontal relativamente grande) presentan un comportamiento consistente con la MSR (Prior, Schwarz, Güntürkün 2008). Este resultado, junto con la comprensión actual de neuroanatomía aviar y su estructura talamocortical bien desarrollada, sugiere que los fundamentos necesarios tanto para la

conciencia del mundo como para la conciencia del yo pueden haberse formado muy tempranamente durante la radiación de los amniotes (Warren, et al. 2008).

Desde la perspectiva cognitiva, el significado de las conductas autoconscientes en el espejo sigue siendo algo controversial (Morin 2011). Algunos argumentan que la conducta del espejo podría explicarse más fácilmente como simple reconocimiento del propio cuerpo. La neurobiología de tener la percepción del cuerpo es algo que está fuertemente vinculado con un sentido de conciencia (Damasio 2003). Quizás como afirma Morin (2011), "todo lo que un organismo requiere para el autorreconocimiento es una representación mental de su propio yo físico; el organismo yuxtapone la representación cinestésica del cuerpo con la imagen vista en el espejo, e infiere un 'soy yo' ". Muchos otros argumentos se han elaborado en contra de la sobreinterpretación de la MSR, y a pesar de estas importantes preocupaciones, desde un punto de vista evolutivo, la presencia o ausencia de una respuesta a la MSR es al menos un punto de partida para evaluar lo que realmente significa el tener tal respuesta como base para la evolución de la conciencia. La respuesta de la MSR nos permite preguntarnos ¿qué es lo funcional y estructuralmente diferente en aquellos cerebros que pueden autorreconocerse y aquellos que no?

¿POR QUÉ LA CONCIENCIA HUMANA ES ÚNICA?

Hemos argumentado que el tronco encefálico, el diencefalo y una corteza asociativa limitada con capacidad de procesamiento constante, son consistentes con un centro o conciencia primitiva. Con todo, ¿cómo se explica la riqueza de la experiencia humana en contraste con aquella de los mamíferos o aves primitivas? Si hiciésemos uso de la teoría de la información integrada de la conciencia, entonces la evolución de las redes cerebrales más complejas del cerebro, capaces de sintetizar las salidas de módulos funcionalmente muy diversos, daría como resultado una mayor capacidad de conciencia. De hecho, la integración de la información parece correlacionarse positivamente con la adaptación de los agentes artificiales (*animats*) (Edlund, et al. 2011). No obstante, en biología se desconoce si es el nivel o la calidad de conciencia lo que difiere entre las especies. Aunque el *Homo sapiens* puede tener una cognición avanzada, es difícil imaginar que un humano sedentario tenga un nivel de conciencia más elevado que el de una fiera muy alerta en busca de presa; posiblemente es la riqueza de la experiencia consciente lo que difiere. En su defecto, también es posible que el procesamiento simbólico avanzado de la cognición humana opaque las características subjetivas de la experiencia. En otras palabras, la cognición podría oponerse potencialmente a la conciencia fenoménica. A pesar de estas consideraciones, la conciencia humana

—especialmente la capacidad de autoconciencia y la reflexión/proyección en el tiempo— parece ser única. Aunque la evidencia sugiere que el centro de la conciencia tiene sus raíces en estructuras filogenéticamente más antiguas como el tronco encefálico y el diencefalo (Merker 2007), la evolución de lo que es único en la conciencia humana podría estar más estrechamente relacionado con el desarrollo de la corteza frontal. El tamaño relativo de los lóbulos frontales con respecto a la neocorteza total es aproximadamente el mismo en los seres humanos modernos que en los grandes simios, donde una interconectividad más rica podría dar cuenta de una cognición más avanzada en *Homo sapiens* (Semendeferi, Lu, Schenker, Damasio 2002). En particular, una conectividad que va de lo anterior a lo posterior ha sido asociada a la percepción consciente tan predominante en los humanos (Ku, Lee, Noh, Jun, Mashour 2011) aunque no en los roedores (Imas, Ropella, Ward, Wood, Hudetz 2005; Nieder 2009) (Fig. 3)(Véase www.pnas.org/content/110/supplement-2/103578/F3). Se ha sugerido que la información aferente de la periferia que converge a nivel del núcleo de la corteza parietal posterior, con la expansión de la corteza frontal, llegó a ser dominada por una fuerte reaferencia antero-posterior (Noack 2012). De hecho, un modelo reciente de la masa neuronal basado en datos de la conectividad estructural en seres humanos, que utiliza imagenología con tensor de difusión, predice un flujo de información que va de la corteza parietal frontal a la posterior (Stam, van Straaten 2012). Básicamente, este revés en el flujo de información sugiere que la conciencia humana se define más por dinámicas internas que por estímulos externos. Este nivel de revés en el flujo de información puede ayudar, en parte, a aquellos animales que son capaces de dar una respuesta a MSR. De acuerdo con una teoría, la conciencia humana es un sistema cerrado o estado “onírico” (de ensoñación) que simplemente es modulado por un insumo ambiental (Llinás, Ribary 1993), que es una teoría consistente con aquella según la cual el sueño REM es una pieza fundamental para la conciencia humana. La independencia relativa de la determinación ambiental del contenido consciente potencialmente permitiría una mayor diversidad o riqueza de la experiencia, en contraste con especies sin dominancia en el flujo antero-posterior. Esta independencia también facilitaría la proyección y simulación asociadas con planes futuros, de clara relevancia para la supervivencia. Empero, es importante tener en cuenta, que el papel del flujo de información en la conciencia en este momento no está claro y que requiere mayor investigación neurocientífica.

CONCLUSIÓN

La aparición de la conciencia en la escala del tiempo evolutiva ha sido científicamente estudiada por lo menos desde los tiempos de Darwin. La

aparición de la conciencia posterior a la anestesia puede brindar un modelo práctico y reproducible que permita caracterizar en tiempo real la evolución de los correlatos neuronales centrales y necesarios para la conciencia del mundo y del yo. Utilizando datos recientes de la anestesia general en los humanos, sugerimos que el estado de alerta se ubica en el tallo cerebral y el diencéfalo —junto con una conectividad neocortical limitada y un procesamiento constante— que puede dar como resultado la conciencia fenoménica primitiva. Por “ingeniería inversa” postulamos que las aves y los mamíferos primitivos que poseen tales estructuras (o sus equivalentes) son susceptibles de tener conciencia fenoménica. Sin embargo, la creciente complejidad en las redes y una corteza prefrontal funcionalmente dominante en el cerebro del *Homo sapiens*, probablemente pueda dar cuenta de la singular riqueza de la experiencia humana.

AGRADECIMIENTOS. GAM es apoyada por los Institutos Nacionales de Salud, becas 1R01 GM098578 y la Fundación James S. McDonnell.
Traducción de Paola Hernández Chavez e Israel Grande-García.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre G. K., E. Zarahn y M. D'Esposito (1998), "Neural components of topographical representation", *Proc Natl Acad Sci USA* 95(3): 839–846.
- Alkire, M. T., A. G. Hudetz y G. Tononi (2008), "Consciousness and anesthesia", *Science* 322(5903): 876–880.
- Amsterdam, B. (1972), "Mirror self-image reactions before age two", *Dev Psychobiol* 5(4): 297–305.
- Anderson, J. R. y G. G. Gallup Jr. (2011), "Do rhesus monkeys recognize themselves in mirrors?", *Am J Primatol* 73(7): 603–606.
- Aru J., T. Bachmann, W. Singer y L. Melloni (2012), "Distilling the neural correlates of consciousness", *Neurosci Biobehav Rev* 36(2): 737–746.
- Baars, B. J. (2005), "Subjective experience is probably not limited to humans: The evidence from neurobiology and behavior", *Conscious Cogn* 14(1): 7–21.
- Balkin, T. J. et al. (2002), "The process of awakening: A PET study of regional brain activity patterns mediating the re-establishment of alertness and consciousness", *Brain* 125(Pt 10): 2308–2319.
- Birnholz, J. C. (1981), "The development of human fetal eye movement patterns", *Science* 213(4508): 679–681.
- Block, N. (2007), "Consciousness, accessibility, and the mesh between psychology and neuroscience", *Behav Brain Sci* 30(5–6): 481–499.
- Blumenfeld, H. (2011), "Epilepsy and the consciousness system: Transient vegetative state?", *Neurol Clin* 29(4): 801–823.
- Blumenfeld, H. (2012), "Impaired consciousness in epilepsy", *Lancet Neurol* 11(9): 814–826.
- Boly, M. et al. (2007), "Baseline brain activity fluctuations predict somatosensory perception in humans", *Proc Natl Acad Sci USA* 104(29): 12187–12192.
- Bonhomme, V. L., P. Boveroux, J. F. Bricchant, S. Laureys y M. Boly (2012), "Neural correlates of consciousness during general anesthesia using functional magnetic resonance imaging (fMRI)", *Arch Ital Biol* 150(2-3): 155–163.
- Brown, E. N., P. L. Purdon y C. J. Van Dort (2011), "General anesthesia and altered states of arousal: A systems neuroscience analysis", *Annu Rev Neurosci* 34: 601–628.
- Brown, E. N., R. Lydic y N. D. Schiff (2010), "General anesthesia, sleep, and coma", *N Engl J Med* 363(27): 2638–2650.
- Brusseau, R. (2008), "Developmental perspectives: Is the fetus conscious?", *Int Anesthesiol Clin* 46(3): 11–23.
- Butler A. B. y R. M. Cotterill (2006), "Mammalian and avian neuroanatomy and the question of consciousness in birds", *Biol Bull* 211(2): 106–127.
- Butler, A. B. (2008), "Evolution of brains, cognition, and consciousness", *Brain Res Bull* 75(2-4): 442–449, www.sciencedirect.com/science/journal/03619230.
- Butler, A. B., P. R. Manger, B. I. Lindahl P. Arhem (2005), "Evolution of the neural basis of consciousness: A bird-mammal comparison", *Bioessays* 27(9): 923–936.
- Cahill, L. y M. T. Alkire (2003), "Epinephrine enhancement of human memory consolidation: Interaction with arousal at encoding", *Neurobiol Learn Mem* 79(2): 194–198.
- Cotterill, R. M. (2001), "Cooperation of the basal ganglia, cerebellum, sensory cerebrum and hippocampus: Possible implications for cognition, consciousness, intelligence and creativity", *Prog Neurobiol* 64(1): 1–33.

- Coull, J. T., M. E. Jones, T. D. Egan, C. D. Frith y M. Maze (2004), "Attentional effects of noradrenaline vary with arousal level: Selective activation of thalamic pulvinar in humans", *Neuroimage* 22(1): 315–322.
- Crick F. y C. Koch (2003), "A framework for consciousness", *Nat Neurosci* 6(2): 119–126.
- Crick, F. (1994), *The Astonishing Hypothesis*. New York: Scribner.
- Damasio, A. (1999), *The Feeling of What Happens*. New York: Harcourt Brace.
- Damasio, A. (2003), "Mental self: The person within", *Nature* 423(6937): 227.
- Darwin, C. R. (1872), *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. London, UK: John Murray.
- De Graaf, T. A., P. J. Hsieh y A. T. Sack (2012), "The 'correlates' in neural correlates of consciousness", *Neurosci Biobehav Rev* 36(1): 191–197.
- Dehaene S., C. Sergent y J. P. Changeux (2003), "A neuronal network model linking subjective reports and objective physiological data during conscious perception", *Proc Natl Acad Sci USA* 100(14): 8520–8525.
- Delfour, F. y K. Marten (2001), "Mirror image processing in three marine mammal species: Killer whales (*Orcinus orca*), false killer whales (*Pseudorca crassidens*) and California sea lions (*Zalophus californianus*)", *Behav Processes* 53(3): 181–190.
- Denton, D. A. (2005), *The Primordial Emotions: The Dawning of Consciousness*. Oxford, UK: Oxford Univ Press.
- Denton, D. A., M. J. McKinley, M. Farrell y G. F. Egan (2009), "The role of primordial emotions in the evolutionary origin of consciousness", *Conscious Cogn* 18(2): 500–514.
- Devilbiss, D. M., M. E. Page y B. D. Waterhouse (2006), "Locus ceruleus regulates sensory encoding by neurons and networks in waking animals", *J Neurosci* 26(39): 9860–9872.
- Edelman, G. M. y G. Tononi (2000), *A Universe of Consciousness*. New York: Basic Books.
- Edlund, J. A. et al. (2011), "Integrated information increases with fitness in the evolution of animals", *PLoS Comput Biol* 7(10): e1002236.
- Emery N. J. y N. S. Clayton (2004), "The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes", *Science* 306(5703): 1903–1907.
- Emery N. J. y N. S. Clayton (2005), "Evolution of the avian brain and intelligence", *Curr Biol* 15(23): R946–R950, www.sciencedirect.com/science/journal/09609822.
- Emery, N. J. (2006), "Cognitive ornithology: The evolution of avian intelligence", *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 361(1465): 23–43.
- Emery, N. J. y N. S. Clayton (2001), "Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays", *Nature* 414(6862): 443–446.
- Fahrenfort, J. J., H. S. Scholte y V. A. Lamme (2008), "The spatiotemporal profile of cortical processing leading up to visual perception", *J Vis* 8(1): 11–12.
- Franks, N. P. (2008), "General anaesthesia: From molecular targets to neuronal pathways of sleep and arousal", *Nat Rev Neurosci* 9(5): 370–386.
- Friedman, E. B. et al. (2010), "A conserved behavioral state barrier impedes transitions between anesthetic-induced unconsciousness and wakefulness: Evidence for neural inertia", *PLoS ONE* 5(7): e11903.
- Gaillard R. et al. (2006), "Non-conscious semantic processing of emotional words modulates conscious access", *Proc Natl Acad Sci USA* 103(19): 7524–7529.
- Gaillard R. et al. (2007), "Subliminal words durably affect neuronal activity", *Neuroreport* 18(15): 1527–1531.

- Gallup, G. G. Jr. (1970), "Chimpanzees: Self-recognition", *Science* 167(3914): 86–87.
- Gallup, G. G. Jr. (1985), "Do minds exist in species other than our own?", *Neurosci Biobehav Rev* 9(4): 631–641.
- Goodrich, B. G. (2010), "We do, therefore we think: Time, motility, and consciousness", *Rev Neurosci* 21(5): 331–361.
- Hayama, H. R. et al. (2012), "Event-related functional magnetic resonance imaging of a low dose of dexmedetomidine that impairs long-term memory", *Anesthesiology* 117(5): 981–995.
- Hobson, J. A. (2009), "REM sleep and dreaming: Towards a theory of protoconsciousness", *Nat Rev Neurosci* 10(11): 803–813.
- Hohwy, J. (2009). "The neural correlates of consciousness: New experimental approaches needed?", *Conscious Cogn* 18(2): 428–438.
- Imas, O. A., K. M. Ropella, B. D. Ward, J. D. Wood y A. G. Hudetz (2005), "Volatile anesthetics disrupt frontal-posterior recurrent information transfer at gamma frequencies in rat", *Neurosci Lett* 387(3): 145–150.
- Jarvis, E. D. et al. Avian Brain Nomenclature Consortium (2005), "Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution", *Nat Rev Neurosci* 6(2): 151–159.
- Jing J., R. Gillette y K. R. Weiss (2009), "Evolving concepts of arousal: Insights from simple model systems", *Rev Neurosci* 20(5–6): 405–427.
- Jones, B. E. (2003), "Arousal systems", *Front Biosci* 8: 5438–5451.
- Keenan, J. P., G. G. Gallup y D. Falk (2003), *The Face in the Mirror: The Search for the Origins of Consciousness*. New York: Harper Collins Publishers.
- Ku, S. W., U. Lee, G. J. Noh, I. G. Jun y G. A. Mashour (2011), "Preferential inhibition of fronto-parietal feedback connectivity is a neurophysiologic correlate of general anesthesia in surgical patients", *PLoS ONE* 6(10): e25155.
- Lamme, V. A. (2006), "Towards a true neural stance on consciousness", *Trends Cogn Sci* 10(11): 494–501.
- Långsjö, J. W. et al. (2012), "Returning from oblivion: Imaging the neural core of consciousness", *J Neurosci* 32(14): 4935–4943.
- Laureys S., A. M. Owen y N. D. Schiff (2004), "Brain function in coma, vegetative state, and related disorders", *Lancet Neurol* 3(9): 537–546.
- Laureys, S. (2005), "The neural correlate of (un)awareness: Lessons from the vegetative state", *Trends Cogn Sci* 9(12): 556–559.
- Lee U., G. A. Mashour, S. Kim, G. J. Noh y B. M. Choi (2009), "Propofol induction reduces the capacity for neural information integration: implications for the mechanism of consciousness and general anesthesia", *Conscious Cogn* 18(1): 56–64.
- Lee U., M. Muller, G. J. Noh, B. Choi y G. A. Mashour (2011), "Dissociable network properties of anesthetic state transitions", *Anesthesiology* 114(4): 872–881.
- Lee, U. et al. (2009), "The directionality and functional organization of frontoparietal connectivity during consciousness and anesthesia in humans", *Conscious Cogn* 18(4): 1069–1078.
- Lewis, L. D. et al. (2012), "Rapid fragmentation of neuronal networks at the onset of propofol-induced unconsciousness", *Proc Natl Acad Sci USA* 109(49): E3377–E3386.
- Liotti, M. et al. (2001), "Brain responses associated with consciousness of breathlessness (air hunger)", *Proc Natl Acad Sci USA* 98(4): 2035–2040.

- Llinás R., y U. Ribary (1993), "Coherent 40-Hz oscillation characterizes dream state in humans", *Proc Natl Acad Sci USA* 90(5): 2078–2081.
- Llinas, R. (2001), *I of the Vortex: From Neurons to Self*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Low, P. (2012), "Consciousness in human and non-human animals. The Francis Crick Memorial Conference". J. Panksepp et al. (eds.). Cambridge, UK. Disponible en <http://fcmconference.org/img/CambridgeDeclarationOnConsciousness.pdf>. Accessed April 26, 2013.
- Lydic R. y H. A. Baghdoyan (2005), "Sleep, anesthesiology, and the neurobiology of arousal state control", *Anesthesiology* 103(6): 1268–1295.
- Macleay, P. D. (1990), *The Triune Brain in Evolution: Role in Paleocerebral Functions*. New York: Springer.
- McGaugh, J. L. (2005), "Emotional arousal and enhanced amygdala activity: New evidence for the old perseveration-consolidation hypothesis", *Learn Mem* 12(2): 77–79.
- Merker, B. (2007), "Consciousness without a cerebral cortex: A challenge for neuroscience and medicine", *Behav Brain Sci* 30(1): 63–81.
- Min, B. K. (2010), "A thalamic reticular networking model of consciousness", *Theor Biol Med Model* 7: 10.
- Morin, A. (2011), "Self-recognition, theory-of-mind, and self-awareness: What side are you on?", *Laterality* 16(3): 367–383.
- Moruzzi G. y H. W. Magoun (1949), "Brain stem reticular formation and activation of the EEG", *Electroencephalogr Clin Neurophysiol* 1(4): 455–473.
- Nieder, A. (2009), "Prefrontal cortex and the evolution of symbolic reference", *Curr Opin Neurobiol* 19(1): 99–108, www.sciencedirect.com/science/journal/09594388.
- Noack, R. A. (2012), "Solving the "human problem": The frontal feedback model", *Conscious Cogn* 21(2): 1043–1067.
- Panksepp, J. (2011), "Cross-species affective neuroscience decoding of the primal affective experiences of humans and related animals", *PLoS ONE* 6(9): e21236.
- Paus, T. (2000), "Functional anatomy of arousal and attention systems in the human brain", *Prog Brain Res* 126: 65–77.
- Paus, T. (2001), "Primate anterior cingulate cortex: Where motor control, drive and cognition interface", *Nat Rev Neurosci* 2(6): 417–424.
- Plotnik, J. M. F. B. de Waal y D. Reiss (2006), "Self-recognition in an Asian elephant", *Proc Natl Acad Sci USA* 103(45): 17053–17057.
- Prior, H., A. Schwarz y O. Gunturkun (2008), "Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): Evidence of self-recognition", *PLoS Biol* 6(8): e202.
- Rajala, A. Z., K. R. Reiningger, K. M. Lancaster y L. C. Populin (2010), "Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) do recognize themselves in the mirror: Implications for the evolution of self-recognition", *PLoS ONE* 5(9): e12865.
- Reiss, D. y L. Marino (2001), "Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence", *Proc Natl Acad Sci USA* 98(10): 5937–5942.
- Revonsuo, A. (2006) *Inner Presence: Consciousness as a Biological Phenomenon*. Cambridge, M. A.: MIT Press.
- Saalmann, Y. B., M. A. Pinsk, L. Wang, X. Li y S. Kastner (2012), "The pulvinar regulates information transmission between cortical areas based on attention demands", *Science* 337(6095): 753–756.
- Schiff N. D. y F. Plum (2000), "The role of arousal and "gating" systems in the neurology of impaired consciousness", *J Clin Neurophysiol* 17(5): 438–452.
- Schmid M. C., W. Singer y P. Fries (2012), "Thalamic coordination of cortical communication", *Neuron* 75(4): 551–552.

- Schröter, M. S. et al. (2012), "Spatiotemporal reconfiguration of large-scale brain functional networks during propofol-induced loss of consciousness", *J Neurosci* 32(37): 12832–12840.
- Semendeferi, K., A. Lu, N. Schenker y H. Damasio (2002), "Humans and great apes share a large frontal cortex", *Nat Neurosci* 5(3): 272–276.
- Seth, A. K., B. J. Baars y D. B. Edelman (2005), "Criteria for consciousness in humans and other mammals", *Conscious Cogn* 14(1): 119–139.
- Singer, W. (1993), "Synchronization of cortical activity and its putative role in information processing and learning", *Annu Rev Physiol* 55: 349–374.
- Stam C. J. y E. C. van Straaten (2012), "Go with the flow: Use of a directed phase lag index (dPLI) to characterize patterns of phase relations in a large-scale model of brain dynamics", *Neuroimage* 62(3): 1415–1428.
- Stam C. J., y E. C. van Straaten (2012), "The organization of physiological brain networks", *Clin Neurophysiol* 123(6): 1067–1087.
- Stephenson-Jones M., J. Ericsson, B. Robertson y S. Grillner (2012), "Evolution of the basal ganglia: Dual-output pathways conserved throughout vertebrate phylogeny", *J Comp Neurol* 520(13): 2957–2973.
- Striedter, G. (2005), *Principles of Brain Evolution*. Sunderland, M. A. : Sinauer Associates.
- Tononi G. y C. Koch (2008), "The neural correlates of consciousness: An update", *Ann N Y Acad Sci* 1124: 239–261.
- Tononi, G. (2004), "An information integration theory of consciousness", *BMCNeurosci* 5(1): 42.
- Tononi, G. (2012), "Integrated information theory of consciousness: An updated account", *Arch Ital Biol* 150(2–3): 56–90.
- Tononi, G. y G. M. Edelman (1998), "Consciousness and complexity", *Science* 282(5395): 1846–1851.
- Van der Werf Y. D., M. P. Witter y H. J. Groenewegen (2002), "The intralaminar and midline nuclei of the thalamus. Anatomical and functional evidence for participation in processes of arousal and awareness", *Brain Res Brain Res Rev* 39(2–3): 107–140.
- Ward, L. M. (2011), "The thalamic dynamic core theory of conscious experience", *Conscious Cogn* 20(2): 464–486.
- Warren, W. C. et al. (2008), "Genome analysis of the platypus reveals unique signatures of evolution", *Nature* 453(7192): 175–183.
- Wildman D. E. et al. (2007), "Genomics, biogeography, and the diversification of placental mammals", *Proc Natl Acad Sci USA* 104(36): 14395–14400.
- Xie, G. et al. (2011), "Critical involvement of the thalamus and precuneus during restoration of consciousness with physostigmine in humans during propofol anaesthesia: A positron emission tomography study", *Br J Anaesth* 106(4): 548–557.