

Το νευροβιολογικό υπόστρωμα της νοημοσύνης: Ανατομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου που συνδέονται με γνωστικές ικανότητες

ΔΗΜΗΤΡΑ-ΜΑΡΙΑ ΤΟΜΠΡΟΥ¹

ΕΛΕΝΗ ΝΤΟΛΚΑ²

ΜΑΡΙΕΤΤΑ ΠΑΠΑΔΑΤΟΥ-ΠΑΣΤΟΥ³

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Οι σύγχρονες νευροαπεικονιστικές τεχνικές έχουν επιτρέψει την άμεση διερεύνηση του νευροβιολογικού υποστρώματος της νοημοσύνης και έχουν οδηγήσει στην αλματώδη ανάπτυξη της γνώσης μας γύρω από τις ατομικές διαφορές στις γνωστικές λειτουργίες. Η παρούσα ανασκόπηση παρουσιάζει σύγχρονα ευρήματα πάνω στη σχέση της νοημοσύνης με ανατομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου. Αναλυτικότερα, τα ανατομικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου που σχετίζονται με τη νοημοσύνη είναι ο όγκος του εγκεφάλου, το πάχος του φλοιού, η μικροδομή της λευκής ουσίας και το πάχος του μεσολόβιου. Τα λειτουργικά χαρακτηριστικά που σχετίζονται με τη νοημοσύνη συνίστανται στο βαθμό ενεργοποίησης του προμετωπιαίου λοβού και άλλων περιοχών του βρεγματο-μετωπιαίου δικτύου, στην ταχύτητα της νευρωνικής αγωγιμότητας, στο ρυθμό μεταβολισμού της γλυκόζης στον εγκέφαλο και στην κατεύθυνση της εγκεφαλικής πλευρίωσης. Παρουσιάζονται ακόμη σύγχρονες νευροβιολογικές θεωρίες για τη νοημοσύνη και συγκεκριμένα η θεωρία της νευρωνικής αποτελεσματικότητας και η θεωρία της βρεγματο-μετωπιαίας ενσωμάτωσης της νοημοσύνης.

Λέξεις-κλειδιά: IQ, Νοημοσύνη, Νευρωνικό υπόστρωμα, Ανατομία εγκεφάλου, Λειτουργία Εγκεφάλου

1. Διεύθυνση: Κέντρο Μελέτης Ψυχοφυσιολογίας και Εκπαίδευσης, Σχολή Επιστημών Αγωγής, Παιδαγωγικό Τμήμα Δημοτικής Εκπαίδευσης, Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Δεινοκράτους 27, 10675, Αθήνα. Email: dmtomprou@primedu.uoa.gr

2. Διεύθυνση: Κέντρο Μελέτης Ψυχοφυσιολογίας και Εκπαίδευσης, Σχολή Επιστημών Αγωγής, Παιδαγωγικό Τμήμα Δημοτικής Εκπαίδευσης, Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Δεινοκράτους 27, 10675, Αθήνα. Email: dolkaeleni@primedu.uoa.gr

3. Διεύθυνση: Διεύθυνση: Κέντρο Μελέτης Ψυχοφυσιολογίας και Εκπαίδευσης, Σχολή Επιστημών Αγωγής, Παιδαγωγικό Τμήμα Δημοτικής Εκπαίδευσης, Εθνικό και Καποδιστριακό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Δεινοκράτους 27, 10675, Αθήνα. Email: marietta.papadatou-pastou@seh.oxon.org

1. Εισαγωγή

Οι ατομικές διαφορές στη νοημοσύνη έχουν απασχολήσει τους ψυχολόγους ήδη από τις αρχές του 20ού αιώνα, όταν ξεκίνησε η χορήγηση των πρώτων ψυχομετρικών δοκιμασιών (Binet, 1905. Spearman, 1927). Τις τελευταίες δεκαετίες, η πρόοδος στην ψηφιακή τεχνολογία και οι σύγχρονες νευροαπεικονιστικές τεχνικές έχουν επιτρέψει την άμεση διερεύνηση του νευροβιολογικού υποστρώματος της νοημοσύνης. Η αλματώδης αυτή πρόοδος στην κατανόηση των ατομικών νοητικών διαφορών έχει ανοίξει «ένα παράθυρο προς τον εγκέφαλο» (Stough, 2005, σελ. 4), αποκαλύπτοντας πτυχές της ανατομίας και της λειτουργίας του εγκεφάλου που συνδέονται με τη νοημοσύνη με μεγάλη χωρική και χρονική ακρίβεια. Έχει προταθεί ακόμα και η σύσταση ενός ερευνητικού πεδίου με το όνομα «νευρο-νοημοσύνη» (Haier, 2009, σελ. 121). Η μελέτη του νευροβιολογικού υποστρώματος της νοημοσύνης, εκτός από το εγγενές ερευνητικό ενδιαφέρον που παρουσιάζει, είναι ιδιαίτερα σημαντική δεδομένου ότι η νοημοσύνη αποτελεί προβλεπτικό παράγοντα για την επιτυχία του ατόμου σε σημαντικούς τομείς της ζωής του, όπως η σχολική επίδοση (Deary, Strand, Smith, & Fernandes, 2007. Johnson, McGue, & Iacono, 2006), το κοινωνικοοικονομικό επίπεδο (Strenze, 2007) και η επαγγελματική επιτυχία (Gottfredson, 1997. Kunchel & Hezlett, 2010).

Η διερεύνηση του νευροβιολογικού υποστρώματος της νοημοσύνης αποτελεί δύσκολο εγχείρημα, καθώς αφορά την αμφιλεγόμενη έννοια της νοημοσύνης. Η νοημοσύνη είναι μία σύνθετη πνευματική λειτουργία, το συνδυαστικό αποτέλεσμα ποικίλων γενετικών και περιβαλλοντικών παραγόντων, ενώ πλήθος θεωριών έχουν διατυπωθεί για τη φύση της. Παρότι είναι αρκετά δύσκολη η αποσαφήνιση της έννοιας της νοημοσύνης, ένας ευρέως αποδεκτός ορισμός έχει δοθεί από την Αμερικάνικη Ψυχολογική Εταιρεία σύμφωνα με τον οποίο: «Τα άτομα διαφέρουν μεταξύ τους στην ικανότητά τους να κατανοούν σύνθετες ιδέες, να προσαρμόζονται αποτελεσματικά στο περιβάλλον, να μαθαίνουν μέσα από τις εμπειρίες τους, να χρησιμοποιούν διαφορετικές μορφές της συλλο-

γιστικής τους ικανότητας, να ξεπερνούν τα εμπόδια μέσα από τη λογική σκέψη [...]». Οι διαφορετικές έννοιες της νοημοσύνης είναι απόπειρες να αποσαφηνίσουν και να οργανώσουν αυτό το σύνθετο σύνολο των ικανοτήτων» (Neisser, Boodoo, Bouchard, Boykin, Brody, & συν., 1996, σελ. 77). Συμπερασματικά, η σύνθετη έννοια της νοημοσύνης αναφέρεται συγκεντρωτικά σε γνωστικές λειτουργίες όπως η κατανόηση, η μάθηση, η ικανότητα για αφηρημένη σκέψη, η επίλυση προβλημάτων, η ικανότητα για προσαρμογή στο περιβάλλον, η γλωσσική και μαθηματική ικανότητα, η μνήμη και η ταχύτητα επεξεργασίας των πληροφοριών (Neisser & συν., 1996. Snyderman & Rothman, 1987). Για τη μέτρηση της νοημοσύνης χρησιμοποιούνται συστοιχίες ψυχομετρικών δοκιμασιών που αξιολογούν τις παραπάνω γνωστικές λειτουργίες με πιο διαδεδομένες τις κλίμακες Wechsler (Wechsler, 2004), αλλά και μη λεκτικές δοκιμασίες γνωστικών ικανοτήτων επαγωγικής λογικής, όπως οι γνωστικές δοκιμασίες των Προοδευτικών Μητρών του Raven (Raven, 2000).

Οι απεικονιστικές μελέτες σε υγιείς πληθυσμούς, αλλά και σε ασθενείς με εγκεφαλικές βλάβες, που επιχειρούν να διερευνήσουν το νευροβιολογικό υπόστρωμα της νοημοσύνης διακρίνονται σε δύο κατηγορίες ανάλογα με το στόχο τους. Στη μία κατηγορία περιλαμβάνονται οι μελέτες που εστιάζουν στην ανατομική (δομική) απεικόνιση του εγκεφάλου κατά την εκτέλεση γνωστικών έργων (π.χ., Colom, Jung, & Haier, 2006. Gong, Sluming, Mayes, Keller, Barrick, & συν., 2005. Haier, Jung, Yeo, Head, & Alkire, 2004), ενώ στην άλλη εκείνες που στοχεύουν στη λειτουργική του απεικόνιση (π.χ., Gray, Chabris, & Braver, 2003. Haier, White, & Alkire, 2003. Lee, Choi, Gray, Cho, Chae, & συν., 2006).

Από τη μία πλευρά, για την αξιολόγηση της δομής του εγκεφάλου χρησιμοποιούνται συνήθως η αξονική τομογραφία (Computer Assisted Tomography, CAT), κατά την οποία ακτίνες Χ σαρώνουν τις εγκεφαλικές περιοχές, και η απεικόνιση μαγνητικού συντονισμού (Magnetic Resonance Imaging, MRI), στην οποία ο χωρικός προσδιορισμός των εγκεφαλικών περιοχών επιτυγχάνεται με τη χρήση μαγνητικών πεδίων (Stough, 2005). Άλ-

λες σύγχρονες τεχνικές που χρησιμοποιούνται ευρέως είναι η μέθοδος της μορφομετρικής απεικόνισης στοιχειωδών όγκων (voxel based morphometry, VBM) και η μέθοδος της μέτρησης της κλασματικής ανισοτροπίας (fractional anisotropy, FA). Η μέθοδος VBM προβαίνει αρχικά σε κατάτμηση της ανατομικής εικόνας του εγκεφάλου σε λευκή ουσία, φαία ουσία και εγκεφαλονωτιαίο υγρό και στη συνέχεια προχωρεί στη συγκριτική μέτρηση των στοιχειωδών τους όγκων με τη βοήθεια μεθόδων στατιστικής παραμετρικής χαρτογράφησης (Ashburner & Friston, 2000. Mechelli, Price, Friston, & Ashburner, 2005). Η μέθοδος FA στοχεύει στην αξιολόγηση της μικροδομής της λευκής ουσίας, και συγκεκριμένα της ακεραιότητας των νευρικών ινών της μυελίνης και των αξόνων. Αυξημένες τιμές συνεπάγονται αυξημένη πυκνότητα ινών, αυξημένη μυελίνωση, μεγαλύτερη διάμετρο των αξόνων ή συνεκτικότερη οργάνωση των ινών μέσα στους όγκους (Schmithorst, Wilke, Dardzinski, & Holland, 2002).

Τέλος, οι ιδιότητες της λευκής ουσίας μελετώνται και με τη τεχνική της απεικόνισης του ταυιστή διάχυσης (diffusion tensor imaging, DTI), και πιο συγκεκριμένα την τρακτογραφία (tractography), αλλά και τη μαγνητική φασματοσκοπία (magnetic resonance spectroscopy- MRS). Η DTI μετράει τη ταχύτητα διάχυσης των μορίων του νερού μέσα στους ιστούς κι έτσι επιτρέπει την τρισδιάστατη χαρτογράφηση της διαδρομής των δεματίων των νευρικών ινών της λευκής ουσίας που συνδέουν τις εγκεφαλικές περιοχές. Επομένως, συντελεί στην αξιολόγηση της ακεραιότητας των νευρικών ινών της λευκής ουσίας (Deutsch, Dougherty, Bammer, Siok, Gabrieli, & συν., 2005). Η MRS παρέχει ποσοτική πληροφορία συγκρίνοντας τη χημική σύσταση του φυσιολογικού εγκεφαλικού παρεγχύματος με εκείνη των εστιακών ή διάχυτων εγκεφαλικών βλαβών. Στις μελέτες που μας αφορούν μετράται η απόλυτη συγκέντρωση μεταβολιτών στη λευκή ουσία, προσφέροντας έτσι πληροφορίες για την ποιοτική της σύσταση και την ακεραιότητα των δεσμίδων της. Οι τεχνικές απεικόνισης του εγκεφάλου εξελίσσονται ταχύτατα τα τελευταία χρόνια ακολουθώντας την αντίστοιχη ταχεία ανάπτυξη του κλάδου των νευροεπιστημών.

Για την αξιολόγηση της εγκεφαλικής λειτουργίας, από την άλλη πλευρά, χρησιμοποιείται συνήθως η μέθοδος της ηλεκτροεγκεφαλογραφίας (Electroencephalography, EEG), των προκλητών δυναμικών (Event-Related Potentials, ERPs) και της μαγνητοεγκεφαλογραφίας (Magnetoecephalography, MEG). Η EEG είναι μια μέθοδος που καταγράφει και απεικονίζει τις μεταβολές της ηλεκτρικής δραστηριότητας του εγκεφάλου που οφείλονται στη διέγερση εγκεφαλικών νευρώνων (Niedermeyer & da Silva, 2005. Stough, 2005). Απότοκο τεχνική της EEG, αποτελούν τα ERPs, μέσω των οποίων καταγράφονται συστηματικές αλλαγές της ηλεκτρικής εγκεφαλικής δραστηριότητας κατά την παρουσίαση κάποιου ακουστικού, οπτικού ή σωματοαισθητικού ερεθίσματος (Bressler & Ding, 2006). Τέλος, κατά την MEG, καταγράφονται οι αλλαγές στη μαγνητική δραστηριότητα του εγκεφάλου μέσω ηλεκτρομαγνητικών αισθητήρων (Lounasmaa, Hamalainen, Hari, & Salmelin, 1996. Vrba & Robinson, 2001). Δύο επίσης σημαντικές απεικονιστικές τεχνικές που επικεντρώνονται στη μέτρηση της μεταβολικής δραστηριότητας και της αιματικής ροής είναι η τομογραφία εκπομπής ποζιτρονίων (Positron Emission Tomography, PET) και η λειτουργική απεικόνιση μαγνητικού συντονισμού (Functional Magnetic Resonance Imaging, fMRI), αντίστοιχα. Στην PET η απεικόνιση της μεταβολικής δραστηριότητας επιτυγχάνεται μέσω ισotόπων της γλυκόζης που εκπέμπουν ποζιτρόνια, ενώ στην fMRI καταγράφονται οι αλλαγές της αιματικής ροής που είναι δηλωτικές της νευρωνικής δραστηριότητας του εγκεφάλου (Stough, 2005). Τέλος, η απεικονιστική τεχνική του λειτουργικού διακρανιακού υπερήχου Doppler αποτελεί μια μη παρεμβατική τεχνική για την αξιολόγηση της ημισφαιρικής επικράτησης γνωστικών λειτουργιών, η οποία καταγράφει και συγκρίνει τις αλλαγές στην ταχύτητα της αιματικής ροής στις μέσες εγκεφαλικές αρτηρίες του εγκεφάλου (Παπαδάτου-Παστού, Κουφάκη, Ράντου, & Τόμπρου, 2013).

Ακολουθεί ανασκόπηση μελετών που έχουν διερευνήσει τη σχέση της νοημοσύνης με ανατομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου, τόσο σε ενήλικες όσο και σε παιδιά. Οι παράγοντες που έχουν διερευνηθεί ως προς τη σχέ-

ση τους με τη νοημοσύνη είναι πολλοί και πολλές φορές τα ευρήματα των μελετών για το ίδιο ζήτημα προκύπτουν αντιφατικά. Λόγω του όγκου της βιβλιογραφίας, αλλά και της συνθετότητας του ζητήματος η παρούσα προσέγγιση θεωρήθηκε αναγκαία. Στόχος της είναι εκτός από την ανασκόπηση της σχετικής βιβλιογραφίας, η συστηματοποίηση των μελετών και, όπου αυτό είναι εφικτό, η συνθετική προσέγγιση των αποτελεσμάτων τους. Τέλος, παρουσιάζονται οι νευροβιολογικές θεωρίες για τη νοημοσύνη, όπως διατυπώνονται στις μέρες μας.

2. Νοημοσύνη και ανατομικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου

Πολλά ανατομικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου έχουν συνδεθεί με τη νοημοσύνη, όπως το μέγεθος του εγκεφάλου ή χαρακτηριστικά της λευκής και της φαιάς ουσίας και του μεσολόβιου. Έρευνες από τις αρχές κιόλας του 20ού αιώνα έχουν μελετήσει τη σχέση μεταξύ νοημοσύνης και μεγέθους του ανθρώπινου εγκεφάλου όπως προκύπτει από εξωτερικές μετρήσεις της κεφαλής (περίμετρος, μήκος, κρανιακή χωρητικότητα) και εκτιμούν μικρές έως και μέτριες συσχετίσεις (από 0,08 έως 0,50) μεταξύ του μεγέθους του εγκεφάλου και της νοημοσύνης (π.χ., Klein, Freeman, Kagan, Yarborough & Habicht, 1972. Rushton, Vernon, & Bons, 2007. Sommerville, 1924).

Πιο πρόσφατες έρευνες που χρησιμοποίησαν απεικονιστικές μεθόδους έχουν καταλήξει σε μέτριες κυρίως συσχετίσεις μεταξύ νοημοσύνης και όγκου του εγκεφάλου (π.χ., Andreasen, Flaum, Swayze, O'Leary, Alliger, & συν., 1993. Ivanovic, Leiva, Castro, Olivares, Jansana, & συν., 2004. Ritchie, Booth, Hernandez, Corley, Maniega, & συν., 2015). Για παράδειγμα, οι Flashman, Andreasen, Flaum και Swayze (1998) σε δείγμα 90 συμμετεχόντων αξιολόγησαν τη νοημοσύνη με τη δοκιμασία Wechsler Adult Intelligence Scale-Revised (WAIS-R). Με τη χρήση MRI μέτρησαν τον όγκο του εγκεφάλου των συμμετεχόντων και κατέληξαν σε μια θετική συσχέτιση $r = 0,25$ μεταξύ του όγκου του εγκεφάλου και της γενικής γνωστι-

κής ικανότητας. Αντίστοιχη θετική συσχέτιση $r = 0,26$ αναδείχθηκε μεταξύ του όγκου του εγκεφάλου και της πρακτικής νοημοσύνης, ενώ καμία στατιστικά σημαντική συσχέτιση δε βρέθηκε για τη λεκτική νοημοσύνη (Flashman & συν., 1998). Σε μετα-ανάλυση του McDaniel (2005), η οποία βασίστηκε σε 37 μελέτες συνολικού δείγματος 1.530 ατόμων, βρέθηκε θετική συσχέτιση $r = 0,33$ μεταξύ νοημοσύνης και όγκου του εγκεφάλου. Ομοίως, οι Rushton και Ankney (2009) στη σύνθεση της βιβλιογραφίας που πραγματοποίησαν και στην οποία συμπεριέλαβαν 28 μελέτες οι οποίες χρησιμοποίησαν νευροαπεικονιστικές τεχνικές (συνολικό δείγμα 1.389 άτομα) διαπίστωσαν μια μέτρια συσχέτιση $r = 0,40$ μεταξύ νοημοσύνης και όγκου του εγκεφάλου.

Θετικές συσχετίσεις, όμως, έχουν βρεθεί και μεταξύ νοημοσύνης και πάχους του εγκεφαλικού φλοιού (Haier, & συν., 2004. Karama, Ad-Dab'bagh, Haier, Dearly, Lyttelton, & συν., 2009. Schnack, van Haren, Brouwer, Evans, Durston, & συν., 2015), αν και οι Shaw, Greenstein, Lerch, Clasen, Lenroot και συνεργάτες (2006), όπως επίσης και οι Schnack και συνεργάτες (2015) σημειώνουν πως η αλλαγή του πάχους του φλοιού κατά την αναπτυξιακή ηλικία, και όχι το ίδιο το πάχος, συνδέεται στενά με τη νοημοσύνη καταδεικνύοντας ότι η νευροανατομική ανάπτυξη της νοημοσύνης στα παιδιά είναι μια πορεία δυναμική. Σε μια σημαντική απεικονιστική μελέτη διαπιστώθηκε ότι ο γενικός νοητικός παράγοντας g σχετίζεται σημαντικά με διαφορές στο πάχος της φαιάς ουσίας στο μετωπιαίο λοβό (Thompson, Cannon, Narr, van Erp, Routanen, & συν., 2001). Σε μελέτη που πραγματοποιήθηκε από τους Narr, Woods, Thompson, Szaszko, Robinson και συνεργάτες (2007), αξιολογήθηκε η νοημοσύνη 65 συμμετεχόντων με το τεστ νοημοσύνης WAIS-R και το πάχος του εγκεφαλικού φλοιού με MRI. Τα αποτελέσματα ανέδειξαν θετική συσχέτιση μεταξύ νοημοσύνης και πάχους του εγκεφαλικού φλοιού σε προμετωπιαίες (περιοχές Brodmann 10, 11 και 47) και οπίσθιες κροταφικές περιοχές (περιοχές Brodmann 36 και 37). Στη μελέτη των Taki, Hashizume, Sassa, Takeuchi, Asano και συνεργατών (2012), πραγματοποιήθηκε VBM, με τη χρήση

MRI, σε 160 παιδιά 5 έως 18 ετών και διαπιστώθηκε μεγαλύτερο πάχος φαιάς ουσίας κυρίως σε προμετωπιαίες και κροταφο-βρεγματικές περιοχές, καθώς και στην παρεγκεφαλίδα, στα παιδιά με υψηλότερα επίπεδα νοημοσύνης βάσει των τεστ νοημοσύνης Wechsler Adult Intelligence Scale-Third Version (WAIS-III) και Wechsler Intelligence Scale for Children-Third Edition (WISC-III).

Η υψηλή νοημοσύνη έχει, επίσης, βρεθεί ότι συνδέεται σε μεγάλο βαθμό με τη μικροδομή της λευκής ουσίας στον εγκέφαλο (Booth, Bastin, Penke, Maniega, Murray, & συν., 2013. Narr, & συν., 2007. Posthuma, Geus, de Baare, Hulshoff, Kahn, & συν., 2002. Yu, Li, Liu, Qin, Li, & συν., 2008). Σε μελέτη σε χαρισματικούς εφήβους με υψηλές μαθηματικές επιδόσεις, οι Navas-S nchez, Alem n-G mez, S nchez-Gonzalez, Guzm n-De-Villoria, Franco, και συνεργάτες (2014) κατέληξαν σε θετική συσχέτιση μεταξύ της νοημοσύνης και της ακεραιότητας της μικροδομής της λευκής ουσίας στον εγκέφαλο, ειδικότερα στις περιοχές που συνδέεται ο μετωπιαίος λοβός με τα βασικά γάγγλια και το βρεγματικό λοβό, αλλά και στο μεσολόβιο. Η θετική αυτή συσχέτιση αποτυπώθηκε με τη μέθοδο VBM και με τη μέτρηση της FA της λευκής ουσίας. Σε μια μέτρια συσχέτιση, $r = 0,30$, μεταξύ ρέουσας νοημοσύνης και ακεραιότητας της λευκής ουσίας κατέληξαν και οι Privado, de Urturi, D vila, L pez, Burgaleta, και συνεργάτες (2014).

Η παραπάνω συσχέτιση νοημοσύνης και λευκής ουσίας ενισχύει τη θεωρία ότι τα άτομα με υψηλή νοημοσύνη διακρίνονται από αποτελεσματικότερη επικοινωνία μεταξύ των ημισφαιρίων τους. Στα πλαίσια αυτής της θεωρίας πολλές μελέτες διερεύνθησαν τη σχέση της νοημοσύνης με τη μορφολογία του μεσολοβίου (Luders, Narr, Thompson, & Toga, 2009). Αρκετές από αυτές βρήκαν θετική συσχέτιση μεταξύ νοημοσύνης και χαρακτηριστικών του μεσολοβίου, όπως το πάχος του (π.χ., Luders, Narr, Bilder, Thompson, Szesko, & συν., 2007. Navas-S nchez, & συν., 2014. Spencer & συν., 2005). Για παράδειγμα, οι Luders και συνεργάτες (2007) σε μελέτη τους για τη σχέση μεταξύ νοημοσύνης και πάχους του μεσολοβίου, αξιολόγησαν τη νοημοσύνη 62 ενηλίκων (Μ.Ο. ηλικίας = 28 έτη) με το τεστ νοημοσύνης

WAIS-R, ενώ για την απεικόνιση του πάχους του μεσολοβίου χρησιμοποίησαν τρισδιάστατη μαγνητική τομογραφία (three-dimensional spoiled gradient-recalled MR imaging, 3D SPGR MR), η οποία επιτρέπει την ταυτόχρονη αποτύπωση των τριών διαστάσεων του εγκεφάλου. Τα αποτελέσματα έδειξαν μέτρια θετική συσχέτιση, $r = 0,48$, μεταξύ νοημοσύνης και πάχους του μεσολοβίου, η οποία αντανακλά έναν αποτελεσματικότερο τρόπο επεξεργασίας και μεταφοράς των πληροφοριών μεταξύ των δύο ημισφαιρίων και κατ' επέκταση υψηλότερες επιδόσεις σε γνωστικά έργα (Luders, & συν., 2007). Με τη μέθοδο που χρησιμοποιήθηκε κατέστη εφικτή η αποτύπωση αποτελεσμάτων εξαιρετικής χωρικής ακρίβειας, διακρίνοντας το μεσολόβιο σε υποπεριοχές. Εντονότερη συσχέτιση καταγράφηκε όσον αφορά στις οπίσθιες περιοχές του μεσολοβίου, δηλαδή το στέλεχος και το σπλήνιο. Ωστόσο, ενδιαφέρον παρουσιάζουν και τα ευρήματα της μελέτης των Luders, Thompson, Narr, Zamanyan, Chou και συνεργατών (2011) σε δείγμα 200 παιδιών 6 έως 17 ετών, στην οποία παρατηρήθηκε μια αρνητική συσχέτιση μεταξύ πάχους του μεσολοβίου και νοημοσύνης, όπως μετρήθηκε με τη νοητική δοκιμασία Wechsler Abbreviated Scale of Intelligence (WASI).

Συμπερασματικά, μία σειρά ανατομικών χαρακτηριστικών του εγκεφάλου έχουν συνδεθεί με τη νοημοσύνη. Συγκεκριμένα, η περίμετρος της κεφαλής, ο όγκος του εγκεφάλου, το πάχος του εγκεφαλικού φλοιού αλλά και η αλλαγή του πάχους του φλοιού κατά την ανάπτυξη, η μικροδομή της λευκής ουσίας και το πάχος του μεσολοβίου. Η νοημοσύνη, όμως, είναι σαφές ότι δεν αποτυπώνεται μόνο στα ανατομικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου, αλλά και στα λειτουργικά του χαρακτηριστικά, τα οποία παρουσιάζονται στην επόμενη ενότητα.

3. Νοημοσύνη και λειτουργικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου

Η μελέτη της εγκεφαλικής δραστηριότητας κατά την εκτέλεση των γνωστικών λειτουργιών αποτέλεσε το έναυσμα για τη διεξαγωγή αρκετών

απεικονιστικών ερευνών με στόχο τη διερεύνηση της σχέσης ανάμεσα στη νοημοσύνη και την ενεργοποίηση συγκεκριμένων εγκεφαλικών περιοχών. Η πλειονότητα των μελετών συμφωνούν ότι η νοημοσύνη είναι σταθερά συνδεδεμένη με τη λειτουργία των μετωπιαίων και κυρίως των προμετωπιαίων περιοχών του εγκεφάλου. Οι Duncan, Seitz, Kolodny, Bor, Herzog και συνεργάτες (2000) σε μία από τις σημαντικότερες μελέτες του χώρου χρησιμοποίησαν την απεικονιστική τεχνική PET και παρατήρησαν πλευρική ενεργοποίηση του προμετωπιαίου λοβού κατά τη διάρκεια τριών γνωστικών δοκιμασιών υψηλής συσχέτισης με το γενικό νοητικό παράγοντα *g*. Και άλλες, όμως, μελέτες έχουν αναδείξει ως σημαντικές τις πρόσθιες περιοχές του πλευρικού προμετωπιαίου λοβού κατά τη διάρκεια της συλλογιστικής διαδικασίας (π.χ., Christoff, Prabhakaran, Dorfman, Zhao, Kroger, & συν., 2001. Higgins, Peterson, Pihl, & Lee, 2007. Koechlin, Basso, Pietrini, Panzer, & Grafman, 1999).

Εκτός, όμως, από τις μετωπιαίες περιοχές, εγκεφαλική δραστηριότητα κατά την εκτέλεση γνωστικών δοκιμασιών οι οποίες σχετίζονται με τη νοημοσύνη, έχει βρεθεί και σε άλλες εγκεφαλικές περιοχές. Σε έρευνα των Lee, Choi, Gray, Cho, Chae και συνεργατών (2006) βρέθηκε ότι η νοητική υπεροχή 36 εφήβων βάσει του WAIS-R και των Προοδευτικών Μητρώων του Raven σχετιζόταν, εκτός από τον προμετωπιαίο λοβό, και με τη συμμετοχή των οπίσθιων περιοχών του εγκεφάλου, αλλά και το βρεγματο-μετωπιαίο δίκτυο. Τέλος, η έρευνα των Stoodley, Valera και Schmahmann (2012), χρησιμοποιώντας πάλι fMRI και το WAIS-III, επιβεβαίωσε ότι η παρεγκεφαλίδα, και ειδικά οι οπίσθιες υποπεριοχές της (lobules VI και VII), κατέχουν σημαντικό ρόλο σε απαιτητικές γνωστικές δοκιμασίες μνήμης και γλωσσικο-χωρικής νοημοσύνης. Πάντως, στις έρευνες αυτές κοινό τόπο αποτελεί η άποψη ότι η νοημοσύνη αντανακλά διαφορετικές δεξιότητες και άρα οι «λειτουργικές μονάδες» της ανώτερης γνωστικής λειτουργίας αποτελούν δίκτυα περιοχών των δύο ημισφαιρίων και όχι μεμονωμένες περιοχές.

Ένα ακόμη λειτουργικό χαρακτηριστικό του εγκεφάλου που έχει προταθεί ότι σχετίζεται με τη νοημοσύνη είναι η εγκεφαλική πλευρίωση, αν και

τα ευρήματα εδώ είναι αντικρουόμενα. Αρκετές έρευνες, χρησιμοποιώντας τεχνικές απεικόνισης της λειτουργικής δραστηριότητας του εγκεφάλου, όπως EEG ή fMRI, έχουν δείξει ότι στα παιδιά με υψηλή νοημοσύνη συναντάται συχνότερα μη τυπική πλευρίωση, άλλοτε με την επικράτηση κυρίως του δεξιού ημισφαιρίου για τη γλώσσα (Alexander, O' Boyle, & Benbow, 1996. O' Boyle, Gil, Benbow, & Alexander, 1994) και άλλοτε με συμμετρική ενεργοποίηση του εγκεφάλου (O' Boyle, Cunningham, Silk, Vaughan, Jackson, & συν., 2005. O' Boyle, Benbow, & Alexander, 1995).

Αντίθετα, οι Mercure, Ashwin, Dick, Halit, Auyeung, και συνεργάτες (2009) αξιολόγησαν την πλευρίωση 26 αγοριών με ERP και κατέληξαν ότι η τυπική πλευρίωση για τη γλώσσα σχετίζεται θετικά και με τα δύο είδη νοημοσύνης, λεκτικής και πρακτικής. Επιπλέον, σε πρόσφατη μελέτη των Berl, Mayo, Parks, Rosenberger, VanMeter και συνεργατών (2012) βρέθηκε θετική συσχέτιση μεταξύ λεκτικής νοημοσύνης και ισχυρής αριστερής πλευρίωσης της περιοχής του Wernicke. Ωστόσο, άλλες μελέτες απέτυχαν να αναδείξουν κάποια σχέση μεταξύ νοημοσύνης και εγκεφαλικής πλευρίωσης για τη γλώσσα (Groen, Whitehouse, Badcock, & Bishop, 2012. Jansen, Flöel, Menke, Kanowski, & Knecht, 2005). Για παράδειγμα, σε μελέτη των Knecht, Drager, Flöel, Lohmann, Breitenstein και συνεργατών (2001) αξιολογήθηκε η νοημοσύνη με το τεστ WAIS-R και η πλευρίωση 326 ατόμων μέσω διακρανιακού υπερήχου Doppler χωρίς, ωστόσο, να βρεθεί συσχέτιση μεταξύ πλευρίωσης και νοημοσύνης.

Οι αποκλίσεις που έχουν καταγραφεί μεταξύ των μελετών πιθανόν οφείλονται σε διαφορές τόσο στα χαρακτηριστικά του δείγματος, όσο και στον ερευνητικό σχεδιασμό. Σημαντικός παράγοντας στη διερεύνηση της σχέσης της εγκεφαλικής πλευρίωσης με τη νοημοσύνη είναι η ηλικία των συμμετεχόντων. Σε κάποιες από τις παραπάνω μελέτες, το δείγμα των συμμετεχόντων αποτελούνταν από ενήλικες (Jansen, & συν. 2005. Knecht & συν. 2001), ενώ σε άλλες από παιδιά (Berl & συν. 2012. Groen & συν. 2012. Jansen & συν. 2005. Mercure, & συν. 2009). Με το πέρασμα του χρόνου και τη νευροαναπτυξιακή ωρίμανση του εγκεφάλου

λου, παρατηρείται ισχυρότερη τυπική πλευρίωση για τη γλωσσική λειτουργία, με συνεχώς αυξανόμενη ενεργοποίηση των αριστερών προμετωπιαίων και βρεγματικών περιοχών (Szaflarski, Schmithorst, Altaye, Byars, Ret, & συν., 2006), διαδικασία που ολοκληρώνεται με την ενηλικίωση (Everts, Lidzba, Wilke, Kiefer, Mordasini, & συν., 2009. Holland, Plante, Byars, Strawsburg, Schmithorst, & συν., 2001).

Επιπλέον παράγοντας διαφοροποίησης είναι οι διαφορετικές δραστηριότητες που εντάσσονται στον ερευνητικό σχεδιασμό, καθώς διαφορές μπορούν να αποδοθούν στις διαφορετικές μεθόδους μέτρησης της νοητικής ικανότητας. Διάφορα τεστ νοημοσύνης έχουν χρησιμοποιηθεί, όπως για παράδειγμα η κλίμακα Wechsler (Knecht και συν., 2001), η κλίμακα SCAT (School and College Abilities Test, O' Boyle και συν., 2005), το μη λεκτικό τεστ νοημοσύνης Leiter International Performance Scale (Groen και συν., 2012). Επιπρόσθετα, διαφορές υπάρχουν και στις μεθόδους αξιολόγησης της εγκεφαλικής πλευρίωσης. Κάποιες έρευνες χρησιμοποίησαν fMRI (Berl και συν., 2012. Jansen και συν., 2005. O' Boyle και συν., 2005), άλλες χρησιμοποίησαν λειτουργικό διακρανιακό υπέρηχο Doppler (Groen και συν., 2012. Knecht και συν., 2001) και οι Mercure και συνεργάτες (2009) ERPs.

Όπως προτείνει και η θεωρία γνωστή ως «υπόθεση του συνωστισμού (crowding hypothesis)», πιθανόν η πλευρίωση μιας λειτουργίας από μόνη της να μην συνδέεται σημαντικά με τη νοημοσύνη, αλλά ένας συγκεκριμένος συνδυασμός πλαγιωμένων λειτουργιών να αποτελούν ένδειξη για γνωστικό πλεονέκτημα. Έρευνες έχουν δείξει ότι άτομα που παρουσιάζουν γλωσσική και χωρική πλευρίωση σε διαφορετικά ημισφαίρια, σημειώνουν υψηλότερες επιδόσεις από όσους παρουσιάζουν πλευρίωση αυτών των δύο λειτουργιών στο ίδιο ημισφαίριο, καθώς δεν υπάρχει ανταγωνισμός για τη διεκδίκηση του ίδιου νευρωνικού χώρου (Lust, Geuze, Groothuis, & Bouma, 2011).

Συνολικά, τα λειτουργικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου που έχουν συνδεθεί με τη νοημοσύνη συμπεριλαμβάνουν την ενεργοποίηση μετωπιαίων και κυρίως προμετωπιαίων περιοχών του εγκεφάλου,

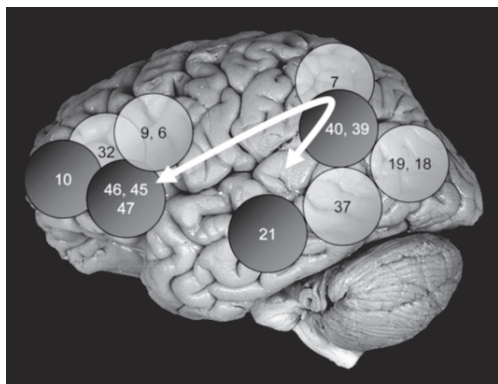
αλλά και την ενεργοποίηση βρεγματικών περιοχών όπως και της παρεγκεφαλίδας. Η λειτουργική πλευρίωση του εγκεφάλου έχει επίσης συνδεθεί με τη νοημοσύνη. Παρακάτω παρουσιάζονται δύο σημαντικές νευροβιολογικές θεωρίες για τη νοημοσύνη που αποτελούν το σημείο σύγκλισης των αποτελεσμάτων των παραπάνω, αλλά και άλλων μελετών, και αποδίδουν τον πολυπαραγοντικό χαρακτήρα της νοημοσύνης.

4. Οι νευροβιολογικές θεωρίες για τη νοημοσύνη

α) Η θεωρία της βρεγματο-μετωπιαίας ενσωμάτωσης της νοημοσύνης (*parieto-frontal integration theory of intelligence/P-FIT*)

Βασιζόμενοι στα ευρήματα από 37 μελέτες λειτουργικής και ανατομικής νευροαπεικόνισης, δημοσιευμένες μεταξύ των ετών 1988 και 2007, οι Jung και Haier (2007) διατύπωσαν τη νευροβιολογική θεωρία της βρεγματο-μετωπιαίας ενσωμάτωσης της νοημοσύνης (*parieto-frontal integration theory of intelligence/P-FIT*). Υποστήριξαν ότι η ανθρώπινη νοημοσύνη προέρχεται από ένα ενοποιημένο νευρωνικό δίκτυο, το οποίο περιλαμβάνει περιοχές κυρίως του μετωπιαίου και βρεγματικού λοβού του εγκεφάλου (Jung & Haier, 2007. Xiang, 2012). Πιο συγκεκριμένα, το μοντέλο P-FIT περιλαμβάνει τις ακόλουθες περιοχές Brodmann (BAs) του εγκεφάλου, οι οποίες συνδέονται με διαφορετικά στάδια επεξεργασίας των πληροφοριών (Colom, Haier, Head, Alvarez-Linera, Quiroga, & συν., 2009, σελ. 125) (βλ. Εικόνα 1):

- 1) Αρχικά, οι περιοχές του κροταφικού και ινιακού λοβού (BA 18, BA 19 και BA 37) επεξεργάζονται τις αισθητηριακές πληροφορίες και η περιοχή Wernicke (BA 22) είναι υπεύθυνη για την ανάλυση και επεξεργασία της σύνταξης των ακουστικών πληροφοριών.
- 2) Σε δεύτερο στάδιο, περιοχές από τον κατώτερο (BAs 39, 40) και ανώτερο (BA 7) βρεγματικό λοβό εμπλέκονται στη σύνθεση και αφαίρεση των αισθητηριακών πληροφοριών.
- 3) Στη συνέχεια, οι προαναφερθείσες περιοχές του βρεγματικού λοβού αλληλεπιδρούν με πε-



Εικόνα 1. Περιοχές Brodmann του εγκεφάλου που σχετίζονται με τη νοημοσύνη σύμφωνα με τη θεωρία P-FIT της νοημοσύνης. Ο μαύροι κύκλοι δηλώνουν κυρίαρχες περιοχές του αριστερού ημισφαιρίου, οι ανοιχτόχρωμοι κύκλοι περιοχές και στα δύο ημισφαίρια, ενώ το λευκό βέλος την τοξοειδή δεσμίδα. Πηγή: Jung & Haier, 2007, σελ. 138. Αναδημοσιεύεται με άδεια χρήσης από το “The Parieto-Frontal Integration Theory (P-FIT) of intelligence: Converging neuroimaging evidence”, by R. E. Jung and R. J. Haier, 2007, *Behavioral and Brain Sciences*, 30(2), p. 138, Figure 1, Brain regions by Brodmann area (BA) associated with better performance on measures of intelligence and reasoning that define the P-FIT model. Copyright 2007 by Cambridge University Press.

ριοχές εντός του προμετωπιαίου λοβού (dorsolateral prefrontal lobe) (BAs 6, 9, 10, 45, 46, 47) με σκοπό την επίλυση ενός προβλήματος και την αξιολόγηση μιας υπόθεσης.

- 4) Τέλος, η περιοχή της πρόσθιας έλικας του προσαγωγίου (BA 32) συνδέεται με την επιλογή της καλύτερης απόκρισης και την αναστολή των εναλλακτικών αποκρίσεων, από τη στιγμή που η καλύτερη λύση έχει καθοριστεί στο προηγούμενο στάδιο.

Σε όλα τα ανωτέρω στάδια επεξεργασίας μιας πληροφορίας πολύ σημαντικό ρόλο στην αξιόπιστη διαβίβαση των πληροφοριών σε αυτές τις μονάδες επεξεργασίας του εγκεφάλου παίζει η λευκή ουσία, και ιδίως η τοξοειδής δεσμίδα (Jung & Haier, 2007. Schmithorst, Wilke, Dardzinski, & Holland, 2005. Xiang, 2012) η οποία συνδέει την περιοχή του Wernicke με την περιοχή του Broca διαμέσου του κροταφικού, βρεγματικού και μετωπιαίου λοβού. Για παράδειγμα, σε μελέτη των

Lebel και Beaulieu (2009) βρέθηκε ότι παιδιά με μεγαλύτερο αριθμό ινών στην τοξοειδή δεσμίδα στον αριστερό φλοιό είχαν υψηλότερες επιδόσεις, τόσο σε λεκτικές (Peabody Picture Vocabulary Test -PPVT, NEPSY Phonological Processing task), όσο και μη-λεκτικές γνωστικές δοκιμασίες (Test of Nonverbal Intelligence-TONI). Ωστόσο, οι Jung και Haier (2007) διευκρίνισαν ότι όλες αυτές οι περιοχές του εγκεφάλου δεν είναι εξίσου σημαντικές και απαραίτητες για τη νοημοσύνη σε όλα τα άτομα. Εκείνες οι περιοχές που μπορεί να αποτελέσουν τον πυρήνα της γενικής νοημοσύνης είναι οι περιοχές του πλευρικού προμετωπιαίου φλοιού (BAs 9, 45, 46 και 47) και του βρεγματικού φλοιού (BAs 7 και 40).

Στις 37 μελέτες που εντάχθηκαν στην έρευνα των Jung και Haier (2007), αναγνωρίστηκαν α) 32 περιοχές του εγκεφάλου με βάση τις μελέτες ανατομικής απεικόνισης, β) 22 περιοχές με βάση μελέτες με τη χρήση PET και γ) 26 περιοχές με βάση μελέτες με τη χρήση fMRI. Όπως, όμως, επισήμανε και ο Colom (Colom, 2007. Colom, 2014. Colom, Jung, & Haier, 2007) α) μόνο οι περιοχές του εγκεφάλου που ανήκαν στις περιοχές Broadman 10 και 39/40 παρουσίασαν μια λογική σύγκλιση σε ποσοστό 50% στις μελέτες ανατομικής απεικόνισης, β) το ίδιο ποσοστό καταγράφηκε μόνο στις περιοχές Broadman 18/19 και 46-47 στις μελέτες με τη χρήση PET και γ) στις περιοχές Broadman 6, 7, 9, 19 και 40 στις μελέτες στις οποίες έγινε χρήση fMRI. Η απόκλιση που καταγράφηκε στις υπόλοιπες έρευνες υποδεικνύει σημαντική ετερογένεια η οποία πιθανόν οφείλεται στην επίδραση των κοινωνικοδημογραφικών παραγόντων, όπως του φύλου και της ηλικίας του δείγματος, σε ζητήματα αντιπροσωπευτικότητας των δειγμάτων που αναλύθηκαν και στη διαφορετική αξιολόγηση της νοημοσύνης (λεκτική ή πρακτική νοημοσύνη, λογική ικανότητα κλπ.) από τις διάφορες μελέτες.

Οι Basten, Hilger και Fiebach (2015), προχώρησαν σε εμπειρική δοκιμή της P-FIT θεωρίας, πραγματοποιώντας μια ποσοτική μετα-ανάλυση 12 μελετών δομικής και 16 μελετών λειτουργικής απεικόνισης του εγκεφάλου. Κατέληξαν σε επιβεβαίωση της θεωρίας όσον αφορά την αριστερή και δεξιά προμετωπιαία περιοχή, την κεντρική μετω-

πιαία και τις βρεγματικές περιοχές, σχετικά με τη σημαντική συμμετοχή τους στον νοητικό παράγοντα. Βρήκαν, όμως, μειωμένη συμμετοχή των κροταφικών και ινιακών περιοχών.

β) *Η θεωρία της νευρωνικής αποτελεσματικότητας (neural efficiency hypothesis of intelligence)*

Άλλες μελέτες, χρησιμοποιώντας ηλεκτροφυσιολογικές τεχνικές απεικόνισης του νευρικού συστήματος, όπως το ηλεκτρονευρογράφημα (Nerve Conduction Studies-NCS), το ηλεκτρομυογράφημα (Electromyography, EMG, π.χ. Vernon & Mori, 1992) ή τα ERPs (π.χ., Bates & Rock, 2004. Reed και Jensen, 1992), έχουν διερευνήσει την ταχύτητα της νευρωνικής αγωγιμότητας. Η γρήγορη ταχύτητα νευρωνικής αγωγιμότητας, η οποία σχετίζεται με τη γρήγορη επεξεργασία των πληροφοριών, οφείλεται μεταξύ άλλων στην ειδική αγωγιμότητα που προσφέρει το έλυτρο μυελίνης που περιβάλλει τους άξονες των νευρώνων. Η μυελίνη εμποδίζει την απώλεια της νευρικής ώσης και επιτρέπει την κατανάλωση λιγότερης ενέργειας (Gray & Thompson, 2004), η οποία παράγεται στον εγκέφαλο από το μεταβολισμό της γλυκόζης. Η υψηλή ταχύτητα της νευρωνικής αγωγιμότητας φαίνεται να συνδέεται με υψηλές επιδόσεις σε γνωστικές δοκιμασίες (Bates & Rock, 2004. Vernon & Mori, 1992). Για παράδειγμα, οι Reed και Jensen (1992) αξιολόγησαν τη νοημοσύνη 147 φοιτητών 18 έως 25 ετών με τη δοκιμασία των Προοδευτικών Μητρώων του Raven και την ταχύτητα της νευρωνικής αγωγιμότητας μέσω ERPs και κατέληξαν σε μία μέτρια συσχέτιση, $r = 0,37$, μεταξύ νοημοσύνης και ταχύτητας νευρωνικής αγωγιμότητας.

Η κατανάλωση γλυκόζης και η σχέση της με τη νοημοσύνη έχει μελετηθεί και με την PET. Ο αποτελεσματικότερος μεταβολισμός της γλυκόζης κατά την εκτέλεση γνωστικών έργων που έχει παρατηρηθεί σε άτομα με υψηλή νοημοσύνη (Neubauer, Fink, & Schrausser (2002) ίσως συνδέεται και με το γεγονός ότι στα άτομα αυτά η δραστηριότητα του εγκεφάλου φαίνεται να είναι περισσότερο στοχευμένη, επιστρατεύοντας μόνο εκείνες τις περιοχές που απαιτούνται για τη διεκπεραίωση του έργου (Haier, Siegel, Tang, Abel, & Buchsbaum,

1992. Neubauer, 2003). Ειδικότερα, οι Haier, Siegel, Nuechterlein, Hazlett, Wu και συνεργάτες (1988) παρατήρησαν με χρήση PET σε ένα μικρό δείγμα οκτώ συμμετεχόντων αντίστροφη σχέση μεταξύ μεταβολισμού της γλυκόζης στον εγκέφαλο και επίδοσης των ατόμων στη δοκιμασία Προοδευτικών Μητρώων του Raven, αφού οι συμμετέχοντες με τις υψηλότερες επιδόσεις μεταβόλισαν λιγότερη γλυκόζη και δαπάνησαν λιγότερη ενέργεια κατά τη διάρκεια αυτής της γνωστικής δοκιμασίας. Με βάση αυτό το εύρημα, οι ερευνητές διέτυπωσαν τη θεωρία της νευρωνικής αποτελεσματικότητας (neural efficiency hypothesis of intelligence): «Η νοημοσύνη δεν είναι μια λειτουργία που αντανακλά πόσο σκληρά λειτουργεί ο εγκέφαλος, αλλά το πόσο αποτελεσματικά [...]. Αυτή η αποτελεσματικότητα ίσως προέρχεται από την απουσία ενεργοποίησης περιοχών του εγκεφάλου που δε σχετίζονται με την καλή εκτέλεση μιας δοκιμασίας, καθώς και την εστιασμένη ενεργοποίηση περιοχών σχετικών με τη συγκεκριμένη δοκιμασία» (Haier, & συν., 1992, σελ. 416). Και άλλες έρευνες κατέληξαν στο συμπέρασμα αυτό, χρησιμοποιώντας μάλιστα διαφορετικές νευροαπεικονιστικές τεχνικές (π.χ. fMRI. Reichle, Carpenter, & Just, 2000. EEG. Micheloyannis, Pachou, Stamb, Vourkas, Erimaki, & συν., 2006) και διαφορετικές γνωστικές δοκιμασίες (προβλήματα λογικής, Ruff, Knauff, Fangmeier, & Spreer, 2003. δοκιμασίες μνήμης εργασίας. Rypma, Berger, & D' Esposito, 2002). Σε μεταγενέστερη έρευνά τους, οι Haier και συν. (2003), διατύπωσαν μια εναλλακτική υπόθεση, ότι τα ευφυέστερα άτομα πιθανόν επεξεργάζονται πληροφορίες χρησιμοποιώντας διαφορετικά νευρωνικά δίκτυα από τα λιγότερο ευφυή άτομα.

Ωστόσο, έχει υπάρξει ένας μεγάλος αριθμός μελετών που έχουν καταλήξει σε θετική συσχέτιση μεταξύ μεταβολισμού της γλυκόζης και νοημοσύνης (Geake & Hansen, 2005. Gray, & συν., 2003. Haier, & συν., 2003. Lee, & συν., 2006. Rypma, & συν., 2006). Από την πιο προσεκτική εξέταση των ευρημάτων αυτών των ερευνών προέκυψε το συμπέρασμα πως, όταν τα άτομα με υψηλότερη νοημοσύνη έρχονται αντιμέτωπα με δοκιμασίες χαμηλής ή μέτριας δυσκολίας, παρατηρείται μια αρνη-

τική συσχέτιση μεταξύ μεταβολισμού της γλυκόζης και νοημοσύνης κυρίως στις μετωπιαίες περιοχές του εγκεφάλου και άρα καταναλώνεται λιγότερη ενέργεια. Σε πιο σύνθετες, όμως, δοκιμασίες με αυξημένο βαθμό δυσκολίας η ανωτέρω συσχέτιση γίνεται θετική, καθώς τα άτομα με υψηλότερη νοημοσύνη επιστρατεύουν περισσότερη ενέργεια για την ανεύρεση κατάλληλων στρατηγικών αντιμετώπισης της γνωστικής δοκιμασίας (Neubauer & Fink, 2009). Σε μελέτη, για παράδειγμα, των Doppelmayr, Klimesch, Hodlmoser, Sauseng και Gruber (2005) χορηγήθηκε το τεστ Raven χρησιμοποιώντας παράλληλα τη μέθοδο EEG και μετά αναλύθηκαν τα αποτελέσματα ανάλογα με το βαθμό δυσκολίας των δοκιμασιών. Η θεωρία της νευρωνικής αποτελεσματικότητας επιβεβαιώθηκε μόνο στις ευκολότερες δοκιμασίες, ενώ μια τάση προς την αντίθετη κατεύθυνση ανιχνεύθηκε στις πιο δύσκολες ασκήσεις.

Το ζήτημα του μεταβολισμού της γλυκόζης και της σχέσης της με τη νοημοσύνη σε συνάρτηση με την δυσκολία των γνωστικών δοκιμασιών είναι ένα ζήτημα που απαιτεί περαιτέρω αποσαφήνιση, προκειμένου να σκιαγραφηθεί με σαφήνεια η λειτουργία του εγκεφάλου υπό συγκεκριμένες συνθήκες.

5. Συμπεράσματα

Οι σύγχρονες νευροαπεικονιστικές τεχνικές έχουν αναδείξει το σύνθετο νευροβιολογικό υπόστρωμα της νοημοσύνης, το οποίο φαίνεται να περιλαμβάνει πολλές πτυχές της ανατομίας και της λειτουργίας του εγκεφάλου. Πιο συγκεκριμένα, ο όγκος του εγκεφάλου (π.χ., οι Flashman, & συν., 1998. Karama, & συν., 2009), το πάχος της φαιάς ουσίας (Thompson, & συν., 2001) και η μικροδομή της λευκής ουσίας (π.χ., Narr, & συν., 2007. Yu, & συν., 2008), το πάχος του μεσολοβίου (π.χ., Luders, & συν., 2007. Navas-S nchez, & συν., 2014), ο βαθμός ενεργοποίησης κυρίως του προμετωπιαίου λοβού (π.χ., Christoff, & συν., 2001. Duncan, & συν., 2000), αλλά και άλλων περιοχών του βρεγματο-μετωπιαίου δικτύου (π.χ., Jung, & Haier, 2007), η ταχύτητα της νευρωνικής αγωγι-

μότητας (π.χ., Vernon & Mori, 1992), ο βαθμός μεταβολισμού της γλυκόζης στον εγκέφαλο (π.χ., Haier, & συν., 1992) και η κατεύθυνση της εγκεφαλικής πλευρώσης (π.χ., Alexander, & συν., 1996. O' Boyle, & συν., 2005) αποτελούν τα σημαντικότερα ανατομικά και λειτουργικά χαρακτηριστικά του εγκεφάλου που σχετίζονται με τη νοημοσύνη, έτσι όπως αυτά έχουν αναδειχθεί από τις σύγχρονες νευροαπεικονιστικές μελέτες.

Τα ευρήματα αυτά έχουν οδηγήσει στη διατύπωση δύο σύγχρονων θεωριών για τη νοημοσύνη, της θεωρίας της νευρωνικής αποτελεσματικότητας και της θεωρίας της βρεγματο-μετωπιαίας ενσωμάτωσης της νοημοσύνης, οι οποίες συγκλίνουν στην άποψη ότι η νοημοσύνη αντανάκλα το πόσο αποτελεσματικά λειτουργεί ο εγκέφαλος. Ειδικότερα, η πρώτη θεωρία δίνει έμφαση στη σχέση μεταξύ του βαθμού μεταβολισμού της γλυκόζης στον εγκέφαλο και της νοημοσύνης (Haier, & συν., 1992), ενώ η δεύτερη στην ενεργοποίηση περιοχών κυρίως του μετωπιαίου και βρεγματικού λοβού του εγκεφάλου κατά τη διάρκεια γνωστικών δοκιμασιών (Jung & Haier, 2007. Xiang, 2012).

Οι διεργασίες που προτείνονται από τις δύο θεωρίες, πιθανόν να λειτουργούν συμπληρωματικά. Ενδεικτικά, επιβεβαίωση τόσο της θεωρίας της νευρωνικής αποτελεσματικότητας, όσο και της θεωρίας της βρεγματο-μετωπιαίας ενσωμάτωσης της νοημοσύνης αποτελούν τα ευρήματα των Li, Liu, Li, Qin, Li και συνεργατών τους (2009) οι οποίοι αξιολόγησαν τις επιδόσεις δείγματος 79 υγιών ατόμων στο τεστ νοημοσύνης WAIS-R χρησιμοποιώντας τη μέθοδο DTI tractography. Σύμφωνα με τα ευρήματα της έρευνας, υψηλότερη νοημοσύνη των συμμετεχόντων αντιστοιχούσε σε χαρακτηριστικά μικρότερο μήκος της συγκεκριμένης διαδρομής, επομένως αποδοτικότερο δίκτυο παράλληλης μεταφοράς πληροφοριών. Το γεγονός αυτό συνεπάγεται μεγαλύτερη αποδοτικότητα κατά την επεξεργασία των πληροφοριών μέσω της φαιάς ουσίας σε ολόκληρο το φλοιό και τις υποφλοιώδεις δομές, καθώς και πιο αποτελεσματική και σύντομη μεταφορά των πληροφοριών μέσω της λευκής ουσίας.

Είναι γεγονός ότι από τη χρονική στιγμή της διατύπωσης της P-FIT θεωρίας (Jung & Haier,

2007), πολλές μεθοδολογικές βελτιώσεις έχουν συντελεστεί στις έρευνες που ασχολούνται με το νευροβιολογικό υπόστρωμα της νοημοσύνης (Basten, Hilger, & Fiebach, 2015). Οι σημαντικότερες βελτιώσεις αφορούν στη χρήση μεγαλύτερου υπό μελέτη δείγματος και στις πιο ακριβείς, τριςδιάστατες, υψηλής χωρικής ανάλυσης απεικονίσεις σε κλίμακα χιλιοστού (Laird, Fox, Price, Glahn, Uecker, & συν., 2005. Turkeltaub, Eickhoff, Laird, Fox, Wiener, & συν., 2012), σε αντίθεση με τη μελέτη των Jung και Haier (2007), αλλά και παλιότερων ερευνών που παρείχαν απεικονίσεις μακροσκοπικής κλίμακας (Gur, Gur, Skolnick, Resnick, Silver, & συν., 1988. Haier, & συν., 1988; Haier, & συν., 1992; Larson, Haier, Lacasse, & Hazen, 1995; Parks, Loewenstein, Dodrill, Barker, Yoshii, & συν., 1988). Τέλος, οι πιο πρόσφατες έρευνες αξιολογούν την ενεργοποίηση περιοχών του εγκεφάλου, κατά τη διάρκεια νοητικών διαδικασιών, επικεντρώνοντας το ενδιαφέρον τους στις ατομικές διαφορές της νοημοσύνης (Colom, 2014. Gray, & συν., 2003. Haier, & συν., 2004). Αντίθετα, παλιότερες έρευνες χρησιμοποιούσαν τυποποιημένες δοκιμασίες από καθιερωμένα τεστ νοημοσύνης που απευθύνονταν σε ένα μέσο όρο νοητικών ικανοτήτων του γενικού πληθυσμού (Atherton, Zhuang, Bart, Hu, & He, 2003).

Σημαντικός περιορισμός της παρούσας έρευνας είναι ότι στην συστηματικοποίηση των μελετών δεν χρησιμοποιήθηκε το κριτήριο της ηλικίας των συμμετεχόντων, καθώς οι περισσότερες μελέτες επικεντρώθηκαν κυρίως σε δείγματα ενηλίκων. Η ηλικία του δείγματος, όμως, είναι σημαντικός παράγοντας. Ενδεικτικά, οι Shaw και συνεργάτες (2006) υποστήριξαν ότι δεν είναι το ίδιο το πάχος του εγκεφαλικού φλοιού που καθορίζει το επίπεδο της νοημοσύνης, αλλά η ανάπτυξη του εγκεφαλικού φλοιού κατά την διαδικασία ανάπτυξης ενός παιδιού. Δηλαδή, η νευροανατομική ανάπτυξη της νοημοσύνης στα παιδιά είναι μια δυναμική διαδικασία.

Συνοψίζοντας, το νέο, πολλά υποσχόμενο ερευνητικό πεδίο της «νευρο-νοημοσύνης» (Haier, 2009, σελ. 121) έχει συμβάλει καθοριστικά στη βαθύτερη κατανόηση του νευροβιολογικού υποστρώματος της νοημοσύνης. Οι ατομικές διαφο-

ρές και αποκλίσεις σε επίπεδο γνωστικών λειτουργιών μπορούν πλέον να εξηγηθούν και σε επίπεδο εγκεφαλικής δομής και λειτουργίας. Δεδομένου ότι η νοημοσύνη αποτελεί έναν από τους σημαντικότερους προβλεπτικούς παράγοντες για την επιτυχία του ατόμου σε πολλά επίπεδα της ζωής του, οι γνώσεις αυτές, αφού εμπλουτιστούν, ίσως μπορέσουν να βρουν εφαρμογή στο μέλλον στη νευροψυχολογική πράξη και στην υποστήριξη της βέλτιστης νοητικής ικανότητας.

Βιβλιογραφία

- Alexander, J., O' Boyle, M. W., & Benbow, C. (1996). Developmental advanced EEG alpha power in gifted male and female adolescents. *International Journal of Psychophysiology*, 23, 25-31.
- Andreasen, N. C., Flaum, M., Swayze, V. W., O'Leary, D. S., Alliger, R., Cohen, G., Ehrhardt, J., & Yuh, W. T. C. (1993). Intelligence and brain structure in normal individuals. *American Journal of Psychiatry*, 150, 130-134.
- Ashburner, J., & Friston, K.J. (2000). Voxel-based morphometry - The methods. *NeuroImage*, 11, 805-821.
- Ashtari, M., Cervellione, K. L., Hasan, K. M., Wu, J., McIlree, C., Kester, H., & Kumra, S. (2007). White matter development during late adolescence in healthy males: A cross-sectional diffusion tensor imaging study. *NeuroImage*, 35, 501-510.
- Atherton, M., Zhuang, J., Bart, W.M., Hu, X.P., & He, S. (2003). A functional MRI study of high-level cognition. I. The game of chess. *Cognitive Brain Research*, 16(1), 26-31.
- Basten, U., Hilger, K., & Fiebach, C. J. (2015). Where smart brains are different: A quantitative meta-analysis of functional and structural brain imaging studies on intelligence. *Intelligence*, 51, 10-27.
- Bates, T. C., & Rock, A. (2004). Personality and information processing speed: Independent influences on intelligent performance. *Intelligence*, 32, 33-46.
- Berl, M. M., Mayo, J., Parks, E. N., Rosenberger, L. R., VanMeter, J., Ratner, N. B., ... & Gaillard, W. D. (2012). Regional differences in the developmental trajectory of lateralization of the language network. *Human Brain Mapping*, 35(1), 270-284.
- Binet, A. (1905). A propos la mesure de l'intelligence. *L'Annee Psychologique*, 2, 411-465.
- Booth T., Bastin M.E., Penke L., Maniega S.M., Murray C.,

- Royle N.A., & Starr, J. M. (2013). Brain white matter tract integrity and cognitive abilities in community-dwelling older people: The Lothian Birth Cohort, 1936. *Neuropsychology*, 27(5), 595-607.
- Breier, J. I., Hasan, K. M., Zhang, W., Men, D., & Papanicolaou, A. C. (2008). Language dysfunction after stroke and damage to white matter tracts evaluated using diffusion tensor imaging. *American Journal of Neuroradiology*, 29, 483-487.
- Bressler, S. L., & Ding, M. (2006). Event-Related Potentials. *Wiley Encyclopedia of Biomedical Engineering*.
- Christoff, K., Prabhakaran, V., Dorfman, J., Zhao, Z., Kroger, J. K., Holyoak, K. J., & Gabrieli, J. D. E. (2001). Rostrolateral prefrontal cortex involvement in relational integration during reasoning. *Neuroimage*, 14, 1136-1149.
- Colom, R. (2007). Intelligence? What Intelligence? *The Behavioral and Brain Sciences*, 30, 155-156.
- Colom, R. (2014). From the earth to the brain. *Personality and Individual Differences*, 61, 3-6.
- Colom, R., Haier, R. J., Head, K., Alvarez-Linera, J., Quiroga, M. A., Shih, P. C., & Jung, R. E. (2009). Gray matter correlates of fluid, crystallized, and spatial intelligence: Testing the P-FIT model. *Intelligence*, 37(2), 124-135.
- Colom, R., Jung, R. E., & Haier, R. J. (2006). Distributed brain sites for the g-factor of intelligence. *Neuroimage*, 31, 1359-1365.
- Colom, R., Jung, R. E., & Haier, R. J. (2007). General intelligence and memory span: Evidence for a common neuroanatomic framework. *Cognitive Neuropsychology*, 24(8), 867-878.
- Deary, I. J., Strand, S., Smith, P., & Fernandes, C. (2007). Intelligence and educational achievement. *Intelligence*, 35(1), 13-21.
- Deutsch, G. K., Dougherty, R.F., Bammer, R., Siok, W.T., Gabrieli, J. D., & Wandell, B. (2005). Children's reading performance is correlated with white matter structure measured by diffusion tensor imaging. *Cortex*, 41(3), 354-63.
- Doppelmayr, M., Klimesch, W., Hödlmoser, K., Sauseng, P., & Gruber, W. (2005). Intelligence related upper alpha desynchronization in a semantic memory task. *Brain Research Bulletin*, 66, 171-177.
- Duncan, J., Seitz, R. J., Kolodny, J., Bor, D., Herzog, H., Ahmed, A., & Emslie, H. (2000). A neural basis for general intelligence. *Science*, 289(5478), 457-460.
- Everts, R., Lidzba, K., Wilke, M., Kiefer, C., Mordasini, M., Schroth, G., ... & Steinlin, M. (2009). Strengthening of laterality of verbal and visuospatial functions during childhood and adolescence. *Human Brain Mapping*, 30(2), 473-483.
- Flashman, L. A., Andreasen, N. C., Flaum, M., & Swayze, V. W. (1998). Intelligence and regional brain volumes in normal controls. *Intelligence*, 25, 149-160.
- Friederici, A. D. (2006). The neural basis of language development and its impairment. *Neuron*, 52, 941-952.
- Gaillard, W. D., Hertz-Pannier, L., Mott, S. H., Barnett, A. S., LeBihan, D., & Theodore, W. H. (2000). Functional anatomy of cognitive development fMRI of verbal fluency in children and adults. *Neurology*, 54(1), 180-180.
- Geake, J. G., & Hansen, P. C. (2005). Neural correlates of intelligence as revealed by fMRI of fluid analogies. *Neuroimage*, 26, 555-564.
- Gong, Q. Y., Sluming, V., Mayes, A., Keller, S., Barrick, T., Cezayirli, E., & Roberts, N. (2005). Voxel-based morphometry and stereology provide convergent evidence of the importance of medial prefrontal cortex for fluid intelligence in healthy adults. *Neuroimage*, 25, 1175-1186.
- Gottfredson, L. S. (1997). Mainstream science on intelligence: An editorial with 52 signatories, history, and bibliography. *Intelligence*, 24(1), 13-23.
- Gray, J. R., Chabris, C. F., & Braver, T. S. (2003). Neural mechanisms of general fluid intelligence. *Nature Neuroscience*, 6(3), 316-322.
- Gray, J. R., & Thompson, P. M. (2004). Neurobiology of intelligence: Science and ethics. *Nature Reviews Neuroscience*, 5, 471-482.
- Groen, M. A., Whitehouse, A. J. O., Badcock, N. A., & Bishop, D. V. M. (2012). Does cerebral lateralization develop? A study using functional transcranial Doppler ultrasound assessing lateralisation for language production and visuospatial memory. *Brain and Behavior*, 2(3), 256-269.
- Gur, R. C., Gur, R. E., Skolnick, B. E., Resnick, S. M., Silver, F. L., Chawluk, J., & Reivich, M. (1988). Effects of task difficulty on regional cerebral blood flow: Relationships with anxiety and performance. *Psychophysiology*, 25(4), 392-399.
- Haier, R. J. (2009). Neuro-intelligence, neuro-metrics and the next phase of brain imaging studies. *Intelligence*, 37(2), 121-123.
- Haier, R. J., Siegel, B. V., Nuechterlein, K. H., Hazlett, E., Wu, J. C., Paek, J., Browning, H. L., & Buchsbaum, M. S. (1988). Cortical glucose metabolic rate correlates of abstract reasoning and attention studied with positron emission tomography. *Intelligence*, 12(2), 199-217.
- Haier, R. J., Siegel, B., Tang, C., Abel, L., & Buchsbaum,

- M.S., (1992). Intelligence and changes in regional cerebral glucose metabolic rate following learning. *Intelligence*, 16, 415-426.
- Haier, R. J., White, N. S., & Alkire, M. T. (2003). Individual differences in general intelligence correlate with brain function during nonreasoning tasks. *Intelligence*, 31, 429-441.
- Haier, R. J., Jung, R. E., Yeo, R. A., Head, K., & Alkire, M. T. (2004). Structural brain variation and general intelligence. *Neuroimage*, 23, 425-433.
- Halgren, E., Baudena, P., Clarke, J. M., Heit G., Marinkovic, K., Devaux, B., & Biraben, A. (1995). Intracerebral potentials to rare target and distractor auditory and visual stimuli. II. Medial, lateral and posterior temporal lobe, *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 94(4), 229-250.
- Higgins, D. M., Peterson, J. B., Pihl, R. O., & Lee, A. G. (2007). Prefrontal cognitive ability, intelligence, Big Five personality, and the prediction of advanced academic and workplace performance. *Journal of Personality and Social Psychology*, 93(2), 298-319.
- Holland, S. K., Plante, E., Byars, A.W., Strawsburg, R. H., Schmithorst, V. J., & Ball, W. S. (2001). Normal fMRI brain activation patterns in children performing a verb generation task. *NeuroImage* 14, 837-843.
- Ivanovic, D. M., Leiva, B. P., Castro, C. G., Olivares, M. G., Jansana, J. M. M., Castro, V. G., ... & Bosch, E. O. (2004). Brain development parameters and intelligence in Chilean high school graduates. *Intelligence*, 32(5), 461-479.
- Jansen, A., Flöel, A., Menke, R., Kanowski, M., & Knecht, S. (2005). Dominance for language and spatial processing: Limited capacity of a single hemisphere. *Neuroreport*, 16, 1017-1021.
- Johnson, W., McGue, M. & Iacono, W.G. (2006). Genetic and environmental influences on academic achievement trajectories during adolescence. *Developmental Psychology*, 42, 514-532.
- Jung, R. E., & Haier, R. J. (2007). The parieto-frontal integration theory (P-FIT) of intelligence: Converging neuroimaging evidence. *Behavioral and Brain Sciences*, 30, 135-187.
- Karama, S., Ad-Dab'bagh, Y., Haier, R. J., Deary, I. J., Lyttelton, O. C., Lepage, C., Evans, A.C., & Brain Development Cooperative Group (2009). Positive association between cognitive ability and cortical thickness in a representative US sample of healthy 6 to 18 year-olds. *Intelligence*, 37(2), 145-155.
- Klein, R. E., Kagan, J., Freeman, H. E., Yarbrough, C., & Habicht, J. P. (1972). Is big smart? The relation of growth to cognition. *Journal of Health and Social Behavior*, 219-225.
- Knecht, S., Drager, B., Flöel, A., Lohmann, H., Breitenstein, C., Henningsen, H., & Ringelstein, E. B. (2001). Behavioural relevance of atypical language lateralization in healthy subjects. *Brain*, 124, 1657-1665.
- Koechlin, E., Basso, G., Pietrini, P., Panzer, S., & Grafman, J. (1999). The role of the anterior prefrontal cortex in human cognition. *Nature*, 399, 148-151.
- Kuncel, N., & Hezlett, S. (2010). Fact and fiction in cognitive ability testing for admissions and hiring decisions. *Current Directions in Psychological Science*, 19(6), 339-345.
- Laird, A. R., Fox, P. M., Price, C. J., Glahn, D. C., Uecker, A. M., Lancaster, J. L., & Fox, P. T. (2005). ALE meta analysis: Controlling the false discovery rate and performing statistical contrasts. *Human brain mapping*, 25(1), 155-164.
- Larson, G.E., Haier, R.J., Lacasse, L., & Hazen, K. (1995). Evaluation of a "mental effort" hypothesis for correlations between cortical metabolism and intelligence. *Intelligence*, 21, 267-278.
- Lebel, C., & Beaulieu, C. (2009). Lateralization of the arcuate fasciculus from childhood to adulthood and its relation to cognitive abilities in children. *Human Brain Mapping*, 30, 3563-3573.
- Lee, K. H., Choi, Y. Y., Gray, J. R., Cho, S. H., Chae, J. H., Lee, S., & Kim, K. (2006). Neural correlates of superior intelligence: Stronger recruitment of posterior parietal cortex. *Neuroimage*, 29, 578-586.
- Li, Y., Liu, Y., Li, J., Qin, W., Li, K., Yu, C., & Jiang, T. (2009). Brain anatomical network and intelligence. *PLoS computational biology*, 5(5), e1000395.
- Lounasmaa, O. V., Hämäläinen, M., Hari, R., & Salmelin, R. (1996). Information processing in the human brain: Magnetoencephalographic approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(17), 8809-8815.
- Luders, E., Narr, K. L., Bilder, R. M., Thompson, P. M., Szeszko, P. R., Hamilton, L., & Toga, A. W. (2007). Positive correlations between corpus callosum thickness and intelligence. *Neuroimage*, 37, 1457-1464.
- Luders, E., Narr, K. L., Thompson, P. M., & Toga, A. W. (2009). Neuroanatomical correlates of intelligence. *Intelligence*, 37, 156-163.
- Luders, E., Thompson, P. M., Narr, K. L., Zamanyan, A., Chou, Y. Y., Gutman, B., Dinov, I. V., & Toga, A. W. (2011). The link between callosal thickness and intelligence in healthy children and adolescents. *Neuroimage*, 54(3), 1823-1830.

- Lust, J. M., Geuze, R. H., Groothuis, A. G. G., & Bouma. A. (2011). Functional cerebral lateralization and dual-task efficiency—Testing the function of human brain lateralization using fTCD. *Behavioural Brain Research*, 217, 293-301.
- McDaniel, M. A. (2005). Big-brained people are smarter: A meta-analysis of the relationship between in vivo brain volume and intelligence. *Intelligence*, 33, 337-346.
- Mechelli, A., Price, C. J., Friston, K. J., & Ashburner, J. (2005). Voxel-based morphometry of the human brain: Methods and applications. *Current Medical Imaging Reviews*, 1, 105-113.
- Mercure, E., Ashwin, E., Dick, F., Halit, H., Auyeung, B., Baron-Cohen, S., & Johnson, M. H. (2009). IQ, fetal testosterone and individual variability in children's functional lateralization. *Neuropsychologia*, 47(12), 2537-2543.
- Michelyannis, S., Pachou, E., Stamb, C.J., Vourkas, M., Erimaki, S., & Tsirka, V., (2006). Using graph theoretical analysis of multi channel EEG to evaluate the neural efficiency hypothesis. *Neuroscience Letters*, 402, 273-277.
- Narr, K. L., Woods, R. P., Thompson, P. M., Szeszko, P., Robinson, D., Dimtcheva, T., Gurbani, M., Toga, A. W., & Bilder, R. M. (2007). Relationships between IQ and regional cortical gray matter thickness in healthy adults. *Cerebral Cortex*, 17, 2163-2171.
- Navas-S nchez, F. J., Alem n-G mez, Y., S nchez-Gonzalez, J., Guzm n-De-Villoria, J. A., Franco, C., Robles, O., & Desco, M. (2014). White matter microstructure correlates of mathematical giftedness and intelligence quotient. *Human brain mapping*, 35(6), 2619-2631.
- Neisser, U., Boodoo, G., Bouchard, T., Boykin, A., Brody, N., Ceci, S., & Urbina, S. (1996). Intelligence: Knowns and unknowns. *American Psychologist*, 51, 77-101.
- Neubauer, A. (2003). Les clés de l'intelligence. *Cerveau & Psycho*, 1, 51-53.
- Neubauer, A. C. Fink, A. (2009). Intelligence and neural efficiency. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 33, 1004-1023.
- Neubauer, A. C. Fink, A. Schrausser D.G. (2002). Intelligence and neural efficiency: The influence of task content and sex on the brain-IQ relationship, *Intelligence*, 30(6), 515-536.
- Niedermeyer, E., & da Silva, F. L. (Eds.). (2005). *Electroencephalography: basic principles, clinical applications, and related fields*. Lippincott Williams & Wilkins.
- O' Boyle, M. W., Benbow, C. P., & Alexander, J. E. (1995). Sex differences, hemispheric laterality, and associated brain activity in the intellectually gifted. *Developmental Neuropsychology*, 11(4), 415-443.
- O' Boyle, M. W., Cunnington, R., Silk, T. J., Vaughan, D., Jackson, G., Syngeniots, A., & Egan, G. F. (2005). Mathematically gifted male adolescents activate a unique brain network during mental rotation. *Cognitive Brain Research*, 25(2), 583-587.
- O' Boyle, M. W., Gil, H., Benbow, C., & Alexander, J. (1994). Concurrent finger-tapping in mathematically gifted males: Evidence for enhanced right hemisphere involvement during linguistic processing. *Cortex*, 30(3), 519-526.
- Παπαδάτου-Παστού, Μ., Κουφάκη, Α., Ράντου, Μ. Ν., & Τόμπρου, Δ. Μ. (2013). Λειτουργικός Διακρανιακός Υπέρηχος Doppler: Αρχές λειτουργίας και εφαρμογές στη μελέτη της ημισφαιρικής επικράτησης της γλώσσας. *Hellenic Journal of Psychology*, 10, 61-77.
- Parks, R.W., Loewenstein, D.A., Dodrill, K.L., Barker, W.W., Yoshii, F., Chang, J.Y., & Duara, R. (1988). Cerebral metabolic effects of a verbal fluency test: A PET scan study. *Journal of Clinical and Experimental Neuropsychology*, 10(5), 565-575.
- Posthuma, D., Geus, E. J. C., de Baaré, W. F. C., Hulshoff Pol, H. E., Kahn, R. S., & Boomsma, D. I. (2002). The association between brain volume and intelligence is of genetic origin. *Nature Neuroscience*, 5(2), 83-84.
- Privado, J., de Urturi, C. S., D vila, J., L pez, C., Burgaleta, M., Rom n, F. J., & Colom, R. (2014). White matter integrity predicts individual differences in (fluid) intelligence through working memory. *Personality and Individual Differences*, 60, S77.
- Raven, J. (2000). *Raven Manual Research Supplement 3 - American Norms*. Neuropsychological Applications. San Antonio, TX: Harcourt Assessment.
- Reed, T. E., & Jensen, A. R. (1992). Conduction velocity in a brain nerve pathway of normal adults correlates with intelligence level. *Intelligence*, 16, 259-272.
- Reichle, E.D., Carpenter, P.A., & Just, M.A., (2000). The neural bases of strategy and skill in sentence-picture verification. *Cognitive Psychology*, 40(4), 261-295.
- Ritchie, S. J., Booth, T., Valdés Hernández, M. del C., Corley, J., Maniega, S. M., Gow, A. J., Deary, I. J. (2015). Beyond a bigger brain: Multivariable structural brain imaging and intelligence. *Intelligence*, 51, 47-56.
- Ruff, C. C., Knauff, M., Fangmeier, T., & Spreer, L. (2003). Reasoning and working memory: Common and distinct neuronal processes. *Neuropsychologia*, 41, 1241-1253.

- Rushton, J. P., & Ankney, C. D. (2009). Whole-brain size and general mental ability: A review. *International Journal of Neuroscience*, 119, 691-731.
- Rushton, J. P., Vernon, P. A., & Bons, T. A. (2007). No evidence that polymorphisms of brain regulator genes Microcephalin and ASPM are associated with general mental ability, head circumference or altruism. *Biology Letters*, 3(2), 157-160.
- Rypma, B., Berger, J.S., & D' Esposito, M. (2002). The influence of working memory demand and subject performance on prefrontal cortical activity. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 14, 721-731.
- Schmithorst, V. J., Wilke, M., Dardzinski, B. J., & Holland, S. K. (2002). Correlation of white matter diffusivity and anisotropy with age during childhood and adolescence: A cross-sectional diffusion-tensor MR imaging study. *Radiology*, 222(1), 212-218.
- Schmithorst, V. J., Wilke, M., Dardzinski, B. J., & Holland, S. K. (2005). Cognitive functions correlate with white matter architecture in a normal pediatric population: A diffusion tensor MRI study. *Human Brain Mapping*, 26, 139-147.
- Schnack, H. G., van Haren, N. E., Brouwer, R. M., Evans, A., Durston, S., Boomsma, D. I., & Pol, H. E. H. (2015). Changes in thickness and surface area of the human cortex and their relationship with intelligence. *Cerebral Cortex*, 25(6), 1608-1617.
- Shaw, P., Greenstein, D., Lerch, J., Clasen, L., Lenroot, R., Gogtay, N. E. E. A., & Giedd, J. (2006). Intellectual ability and cortical development in children and adolescents. *Nature*, 440(7084), 676-679.
- Snyderman, M., & Rothman, S. (1987). Survey of expert opinion on intelligence and aptitude testing. *American Psychologist*, 42(2), 137-144.
- Sommerville, R. C. (1924). Physical, motor and sensory traits. *Archives of Psychology*, 12, 1-108.
- Spearman, C. (1927). *The nature of 'intelligence' and the principles of cognition*. Macmillan, London.
- Spencer, M. D., Gibson, R. J., Moorhead, T. W., Keston, P. M., Hoare, P., Best, J. J., & Johnstone, E. C. (2005). Qualitative assessment of brain anomalies in adolescents with mental retardation. *American Journal of Neuroradiology*, 26, 2691-2697.
- Stoodley, C.J., Valera E. M., & Schmahmann J.D. (2012). Functional topography of the cerebellum for motor and cognitive tasks: An fMRI study. *Neuroimage*, 59(2), 1560-1570.
- Stough, C. (2005). *Neurobiology of exceptionality*. Kluwer Academic/Plenum Publishers: New York.
- Strenze, T. (2007). Intelligence and socioeconomic success: A meta-analytic review of longitudinal research. *Intelligence*, 35(5), 401-426.
- Szaflarski, J. P., Schmithorst, V. J., Altaye, M., Byars, A. W., Ret, J., Plante, E., & Holland, S. K. (2006). A longitudinal functional magnetic resonance imaging study of language development in children 5 to 11 years old. *Annual Neurology*, 59(5), 796-807.
- Taki, Y., Hashizume, H., Sassa, Y., Takeuchi, H., Asano, M., Asano, K., Takeuchi, H., & Kawashima, R. (2012). Correlation among body height, intelligence, and brain gray matter volume in healthy children. *Neuroimage*, 59(2), 1023-1027.
- Thompson, P. M., Cannon, T. D., Narr, K. L., van Erp, T. G. W., Poutanen, V. P., Huttunen, M. O., & Toga, A.W. (2001). Genetic influences on brain structure. *Nature Neuroscience*, 4, 1253-1258.
- Turkeltaub, P.E., Eickhoff, S.B., Laird, A.R., Fox, M., Wiener, M., & Fox, P. (2012). Minimizing within-experiment and within-group effects in activation likelihood estimation meta-analyses. *Human Brain Mapping*, 33(1), 1-13.
- Vernon, P. A., & Mori, M. (1992). Intelligence, reaction times, and peripheral nerve conduction velocity. *Intelligence*, 16(3), 273-288.
- Vrba, J., & Robinson, S. E. (2001). Signal processing in magnetoencephalography. *Methods*, 25(2), 249-71.
- Xiang, H. (2012). *The language networks of the brain*. PhD Thesis, Radboud University Nijmegen, Nijmegen.
- Yu, C., Li, J., Liu, Y., Qin, W., Li, Y., Shu, N., Jiang, T., & Li, K. (2008). White matter tract integrity and intelligence in patients with mental retardation and healthy adults. *Neuroimage*, 40, 1533-1541.

The neurobiological substrate of intelligence: Anatomical and functional characteristics of the brain associated with cognitive abilities

DIMITRA-MARIA TOMPROU¹

NTOLKA ELENI²

MARIETTA PAPADATOU-PASTOU³

ABSTRACT

The modern era of brain imaging has enabled the direct investigation of the neurobiological substrate of intelligence thus contributing significantly to our understanding of individual differences in cognitive functions. This is a review of recent findings on the anatomical and functional underpinnings of intelligence. Specifically, the anatomical features of the brain that are associated with intelligence are brain volume, cortical thickness, white matter microstructure, and corpus callosum thickness. The functional characteristics associated with intelligence are the degree of activation of the prefrontal cortex and other areas of the parieto-frontal network, nerve conduction velocity, rate of glucose metabolism, and direction of cerebral laterality. Two recent neurobiological theories of intelligence, namely the neural efficiency hypothesis and the parieto-frontal integration theory (P-FIT), are also presented.

Keywords: IQ, Intelligence, Neural substrate, Brain anatomy, Brain function

1. Address: Research Centre for Psychophysiology and Education, School of Education, Faculty of Primary Education, National and Kapodistrian University of Athens, 27 Deinokratous Str, 106 75, Athens, Greece. Email: dmtomprou@primedu.uoa.gr
2. Address: Research Centre for Psychophysiology and Education, School of Education, Faculty of Primary Education, National and Kapodistrian University of Athens, 27 Deinokratous Str, 106 75, Athens, Greece. Email: dolkaeleni@primedu.uoa.gr
3. Address: Research Centre for Psychophysiology and Education, School of Education, Faculty of Primary Education, National and Kapodistrian University of Athens, 27 Deinokratous Str, 106 75, Athens, Greece. Email: marietta.papadatou-pastou@seh.oxon.org