

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

BIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO - 090

Profesor Asociado Regular Dr. Rubén N. Muzio

TEÓRICO

“Análisis Comparado del Comportamiento”

Dr. Rubén N. Muzio

2017

BIOLOGÍA DEL COMPORTAMIENTO

Teórico –Análisis Comparado del Comportamiento

Dr. Rubén N. Muzio

(Adaptación libre extraída del Capítulo 3 del Libro Psicología Fisiológica. 2004.
Rosenzweig, M. R. & Leiman, A. I. 2da. Ed. McGraw-Hill, España)

INTRODUCCIÓN

Los esfuerzos de los humanos para comprenderse a sí mismos les han llevado invariablemente a hacerse preguntas sobre otros animales. Después de todo, compartimos muchas características biológicas y conductuales con todos los animales, y así no es sorprendente que la búsqueda de nuestra propia comprensión nos lleve a los póngidos, monos, carnívoros, roedores, aves y anfibios (Figura 1). Sus sistemas nerviosos están contruidos sobre el mismo plan básico que los nuestros, aunque hay algunos aspectos en los cuales los suyos son más simples y otros en los cuales los suyos difieren significativamente de los nuestros. La búsqueda de la comprensión del sistema nervioso ha llevado también al estudio de animales que son bastante diferentes de nosotros (invertebrados y animales unicelulares). Sin embargo, para este fin sería exagerado describir los sistemas nerviosos de todas las criaturas diferentes de este mundo. Según algunas estimaciones, sólo los insectos (zumbando, arrastrándose y volando sobre nosotros) cuentan con aproximadamente un millón de especies. Obviamente la tarea de describir, catalogar y comprender las relaciones entre el sistema nervioso y la conducta en incluso una pequeña fracción de habitantes de la tierra sería imponente (y pesada) a menos que tengamos alguna razón más allá de la mera visión global.

Una razón tradicional para el interés en esta tarea es el antropocentrismo basado en la cuestión ¿por qué los seres humanos nos hallamos en el extremo superior del orden animal? Esta perspectiva antropocéntrica ha sido a menudo criticada debido a la imagen implícita de los otros animales como «pequeños humanos», una visión que pocos científicos modernos ven como una base válida para la comparación. Un interés más contemporáneo por el linaje humano considera los estudios comparativos como parte de la historia evolutiva (la filogenia de los humanos). Las tendencias y las comparaciones entre un gran número de animales, junto con datos fragmentarios, pero iluminadores, de los restos fósiles nos proporcionan algunas ideas sobre los millones de años de historia del sistema nervioso humano (y las fuerzas de selección que lo han formado).

Evidentemente, ningún animal corriente existe simplemente para proporcionar a los investigadores detalles de la historia biológica humana; más bien, cada especie está afanosamente dispuesta para satisfacer los requisitos de la supervivencia, lo que implica un intercambio activo con el ambiente. Diferentes animales, con historias biológicas distintas, muestran diferentes soluciones a los dilemas de la adaptación. En muchos casos puede verse que las adaptaciones a nichos ecológicos concretos están relacionadas con diferencias en la estructura del encéfalo. La comprensión de las estructuras y los mecanismos neurales que median las conductas específicas en varios animales pueden proporcionar una perspectiva y una pista sobre las bases neurales de la conducta humana. Por ejemplo, algunos animales simples muestran cambios en la conducta que se originan en la experiencia. La comprensión de los cambios en el sistema nervioso de estas criaturas más simples que permiten la formación de la memoria y su almacenamiento es probable que proporcione una clave en los trabajos sobre los animales más complejos, incluyendo los seres humanos.

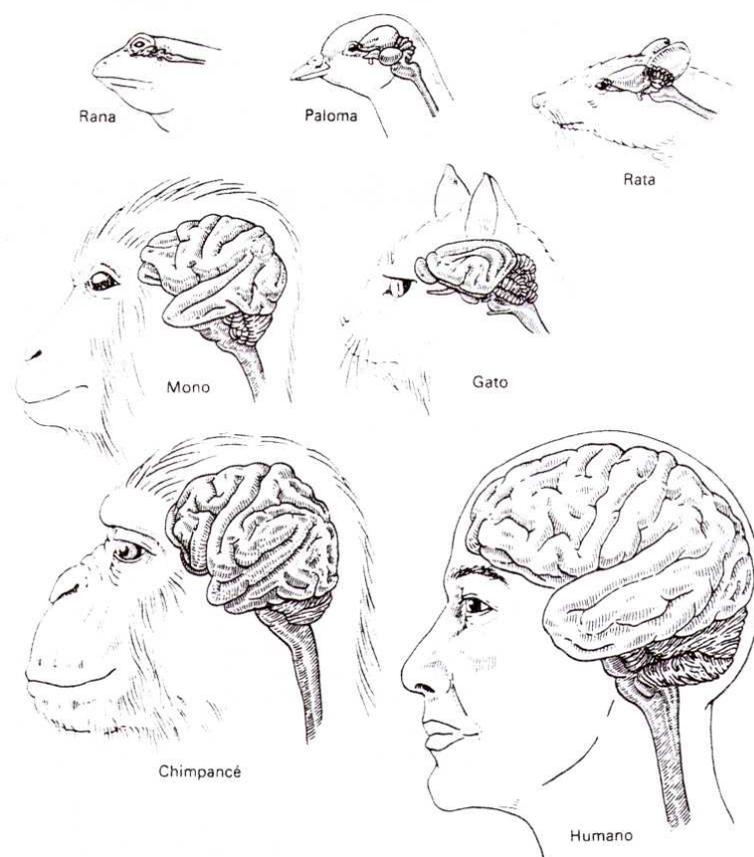


Figura 1. Comparación de tamaños y formas de los encéfalos de varios vertebrados representativos (representaciones aproximadamente a unas cuatro décimas partes del tamaño real). La figura muestra las similitudes y las diferencias entre un extenso número de vertebrados pero no se pretende mostrar el desarrollo evolutivo del encéfalo humano.

ANIMALES SIN SISTEMA NERVIOSO

Algunas criaturas existen solamente como células simples, encerradas en una membrana continua. Evidentemente, cualquier animal unicelular posee la maquinaria para realizar procesos biológicos elaborados, como el transporte de sustancias a través de su membrana. Las membranas de estos organismos también contienen zonas receptoras especializadas que reconocen sustancias químicas particulares. Los animales sin sistema nervioso incluyen también algunas criaturas pluricelulares como las esponjas, por ejemplo, que están diferenciadas en forma y función pero no poseen un sistema de comunicación rápido como el que proporciona el sistema nervioso. Pero incluso los animales sin sistema nervioso muestran conductas distintivas, incluyendo la orientación a estímulos particulares, y algunos investigadores han argumentado que estos animales pueden ser los organismos más simples a emplear en la exploración de las funciones complejas del estilo de procesamiento de información, memoria y movimiento. En la siguiente sección se presentan algunos ejemplos de esta aproximación, empleando dos tipos de organismos unicelulares: las bacterias y los protozoos.

Bacterias

Nadar y agitarse describen no solamente las conductas de los atletas sino también la de las bacterias. Aunque muchos de nosotros hayamos visto a las bacterias con desdén y miedo, con el paso de los años, los investigadores han desarrollado muchas de las ideas básicas de la genética bioquímica usando estas células. Hoy en día, los neurocientíficos que exploran los mecanismos moleculares de la conducta han estudiado varias respuestas en bacterias. Los estímulos gravitacionales, químicos y térmicos generan en las bacterias patrones de respuesta predecibles. Por ejemplo, la bacteria se mueve dentro y alrededor de un tubo capilar que contiene azúcar.

Un investigador clave en este campo, Daniel Koshland, escribió un libro titulado *La quimiotaxis bacteriana como un sistema conductual* (1980), en el que describe los patrones de respuesta bacterianos y la naturaleza de los procesos receptivos que subyacen a estas conductas. Sus estudios indican que las células bacterianas tienen receptores especializados que detectan diferencias entre un amplio rango de condiciones externas, tales como concentraciones químicas y temperatura. Los receptores sensibles a estos estímulos están localizados en el interior de la membrana que encierra a este organismo. A través de una serie de pasos químicos, estos mecanismos receptores activan un aparato motor simple que

produce prolongados periodos de natación y agitación. En todo grupo de bacterias existen algunas células que son más o menos reactivas a estímulos particulares. Las cepas desarrolladas de las subpoblaciones permiten un escrutinio más cercano de los mecanismos genéticos que controlan las actividades de los receptores. Además, resulta de particular interés para los psicólogos biológicos el descubrimiento de que las bacterias poseen un sistema de memoria que almacena información sobre exposiciones químicas anteriores durante un breve período. Las similitudes y diferencias entre el procesamiento de información en las células nerviosas y en las bacterias puede proporcionar una forma de comprender algunas de las características básicas de los fenómenos de membrana en el sistema nervioso.

Protozoos

Algunas de las criaturas más simples que habitan los laboratorios de los neurocientíficos son animales unicelulares (protozoos). La mayoría de estas criaturas si no son meros puntos tienen una longitud de unas pocas centésimas o décimas de milímetro. Realmente, aunque los protozoos sean descritos como células individuales, su citoplasma contiene estructuras especializadas bien definidas. Al contrario que las bacterias, tienen estructuras celulares diferenciadas, como núcleo, sistema digestivo y aparato motor. De hecho, las respuestas eléctricas recogidas de estas células tienen propiedades muy similares a las de las células nerviosas.

Un tipo de protozoo (Paramecio) ha sido estudiado en la investigación conductual. Los paramecios se mueven gracias a la oscilación coordinada de sus cilios. Estas extensiones similares a hebras son bastante versátiles: los cambios en la dirección del movimiento se pueden lograr mediante cambios en la orientación de los cilios. En un paramecio puede observarse la forma de locomoción y su dirección cuando responde a estímulos ambientales como sustancias químicas específicas. Estos animales no son todos idénticos. De hecho, los estudios genéticos muestran que es posible desarrollar linajes que sean distintos en sus patrones de movimiento (Kung, 1979). Las exploraciones de las bases moleculares de estas diferencias de linaje en la conducta locomotora puede proporcionar una valiosa información sobre el modo en que la información genética controla las estructuras y procesos celulares importantes. Este conocimiento puede ser útil para guiar los estudios sobre las influencias genéticas en la organización y función del sistema nervioso en los animales más complejos.

INVERTEBRADOS

La mayoría de los animales de la tierra son invertebrados, animales sin columna vertebral. De hecho, este grupo excede a los vertebrados en muchos sentidos, incluyendo el número, la diversidad de aparición y la variedad del hábitat. Su abundancia está claramente demostrada por las estimaciones siguientes: por cada humano sobre la tierra hay al menos mil millones de insectos, sólo un tipo de invertebrados. Los neurocientíficos se han concentrado especialmente en el estudio de los invertebrados, debido a la relativa simplicidad de sus sistemas nerviosos y a la gran variedad de adaptaciones conductuales que despliegan. La simplicidad de estructura no impide algunos tipos de conducta, tales como formas de aprendizaje y memoria, que se ven fácilmente en otras criaturas más complejas. Además, los invertebrados poseen elaborados sistemas sensoriales que permiten la detección de algunos estímulos con exquisita sensibilidad. Todos los nichos concebibles sobre la tierra, mar o agua han sido explotados con éxito por una o más especies de invertebrados. Un investigador líder en el área de las neurociencias comparadas, T. H. Bullock, afirmó que “verdaderamente no podemos esperar comprendernos a nosotros mismos o cómo trabaja el sistema nervioso hasta que obtengamos un conocimiento en el rango de sistemas nerviosos que van desde las redes nerviosas y los ganglios simples de las anémonas de mar y los gusanos planos al lóbulo óptico de las moscas dragón, pulpos y lagartos, y hasta la corteza cerebral de los primates” (Bullock, 1984, p. 473).

Su mensaje ha sido tenido en cuenta por los investigadores de los mecanismos neurales de la conducta. Encarados con la enorme complejidad del encéfalo de los vertebrados, con sus miles de millones de células nerviosas, los investigadores han explorado los sistemas nerviosos de algunos invertebrados que poseen sólo cientos o miles de neuronas. El sueño de proporcionar una descripción exhaustiva del «diagrama de establecimiento de conexiones» del sistema nervioso y de cómo se relaciona con la conducta, parece asequible con estas criaturas. Los aspectos complejos de la conducta, como la memoria y las conductas apetitivas o agonísticas características de cada especie, han sido interesantemente exploradas en varios invertebrados, que han llegado a ser los favoritos del laboratorio. En esta sección se discutirán las estructuras de los sistemas nerviosos de algunos invertebrados representativos.

Celenterados: los sistemas nerviosos más simples

Cualquiera que haya paseado por una playa ha visto «manchas» que se asemejan a platillos flotantes. Son medusas, un tipo de celentéreo. Otros animales de este phylum llegan a ser especialmente aparentes en la marea baja, por ejemplo, las anémonas de mar de vivos colores, que parecen flores. Los celentéreos son los animales pluricelulares más simples que poseen un sistema nervioso.

Dentro de este grupo existe alguna diversidad en el carácter del sistema nervioso. En las anémonas de mar consiste en células nerviosas esparcidas a través del tejido corporal en lo que parece una red aleatoria y difusa. Este tipo de organización no implica conexiones con una estructura situada centralmente del tipo de un encéfalo.

En contraste con esta forma de organización del sistema nervioso, otros celentéreos tienen una organización de células nerviosas agrupadas en conjuntos que se consideran ganglios primitivos. En estos animales, los sensores y los efectores están distribuidos en grupos distintos y regulares alrededor de la superficie del cuerpo. Por ejemplo, la medusa posee cuatro tentáculos, y las células nerviosas relacionadas con estas estructuras están concentradas en distintos grupos en la base de cada tentáculo; todas están conectadas por un anillo alrededor del cuerpo del animal (Mackie, 1980). Las células en el interior de este anillo generan regularmente actividad celular nerviosa repetida que proporciona la base para los ritmos natatorios. Está claro que incluso los sistemas nerviosos más simples pueden desarrollar formas complejas de procesamiento de información.

Platelmintos: Planaria

Las planarias son los habitantes tradicionales de muchos laboratorios, y fueron populares brevemente en los estudios experimentales de aprendizaje de los años sesenta. Algunos investigadores encontraron que este animal podría adquirir respuestas condicionadas clásicamente y algunas formas de aprendizaje discriminativo. Las planarias añadían una particularidad especial a los estudios de aprendizaje debido a que podían regenerar un cuerpo entero a partir de fragmentos del organismo original. La demostración de que el animal que regeneraba el extremo cefálico a partir de una sección de la cola podía desplegar alguna memoria establecida en el animal completo añadió más intriga a la historia. Surgieron sensacionales declaraciones de que una planaria no entrenada podría adquirir conocimientos específicos mediante la ingestión de una planaria entrenada. Esto daba pie a suponer que las moléculas codificadoras de la memoria podrían ser aisladas y estudiadas. Aunque unos cuantos investigadores indicaron una auténtica

transferencia de información por canibalismo, la mayor parte fue incapaz de replicar los efectos alegados, con lo que el tópico quedó fuera de consideración.

Incluso sin esta llamada a la fama, las planadas son especialmente importantes en neuroanatomía comparada debido a que parecen ser los primeros animales en la historia evolutiva que tienen un sistema nervioso con un cerebro diferenciado en el extremo cefálico. En realidad, los gusanos planos parecen ser los animales más primitivos existentes que tienen un cerebro. La estructura de este cerebro es distinta a las de los otros invertebrados que describiremos más adelante. Las células nerviosas son multipolares y esparcidas alrededor del cerebro (Koopowitz y Keenan, 1982). Una cadena de axones en forma de escalera conecta el cerebro con otras partes del cuerpo a lo largo de la extensión del animal. Las pequeñas agrupaciones de células nerviosas en la periferia controlan los reflejos locales. En los estudios de Koopowitz y Keenan (1982) se señala el papel del cerebro en el control periférico. En una planaria marina, mostraron que un animal que no había comido recientemente cogía comida y la pasaba a la región de la boca. Sin embargo, si se desconecta el cerebro del resto del cuerpo, el animal continuará llevándose comida a la boca aunque el intestino esté completamente lleno.

Anélidos: sanguijuelas y lombrices de tierra

Las lombrices de tierra y las sanguijuelas comunes, especialmente las sanguijuelas medicinales, brindan una sofisticación especial a las criaturas semejantes a gusanos. Los cuerpos de estos animales se disponen en segmentos diferenciados, controlado cada uno por grupos locales de células nerviosas dispuestas en ganglios elaborados. Por ejemplo, el sistema nervioso central de la sanguijuela medicinal incluye una cadena de 21 ganglios unidos por un extremo al ganglio cefálico y por el otro extremo al ganglio de la cola (Figura 2).

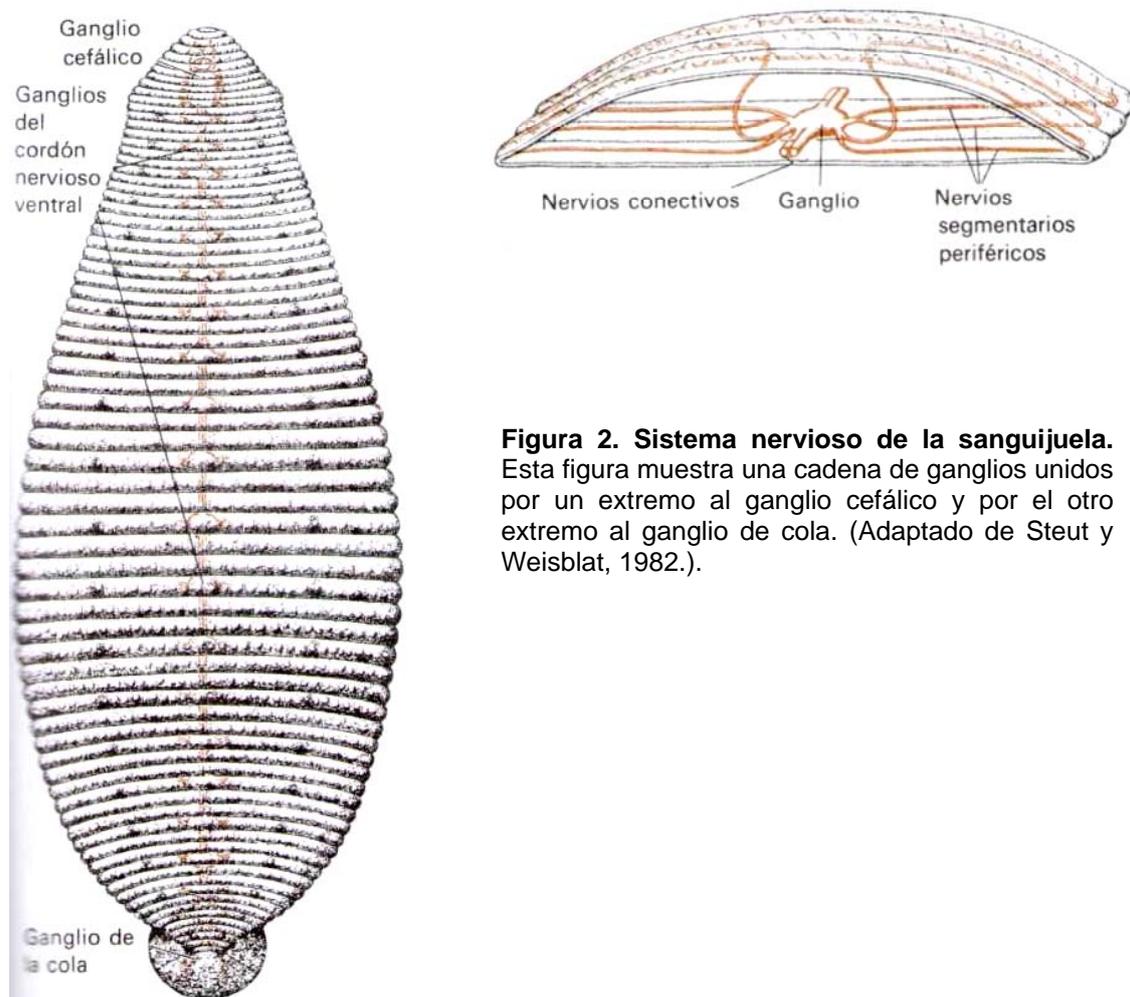


Figura 2. Sistema nervioso de la sanguijuela. Esta figura muestra una cadena de ganglios unidos por un extremo al ganglio cefálico y por el otro extremo al ganglio de cola. (Adaptado de Steut y Weisblat, 1982.).

Cada ganglio inerva la parte adyacente del cuerpo mediante dos haces de axones. En cada ganglio, las células nerviosas están dispuestas alrededor de la superficie externa, y el centro del ganglio, llamado neuropilo, consiste en una densa entremezcla de las extensiones de estas células nerviosas monopolares.

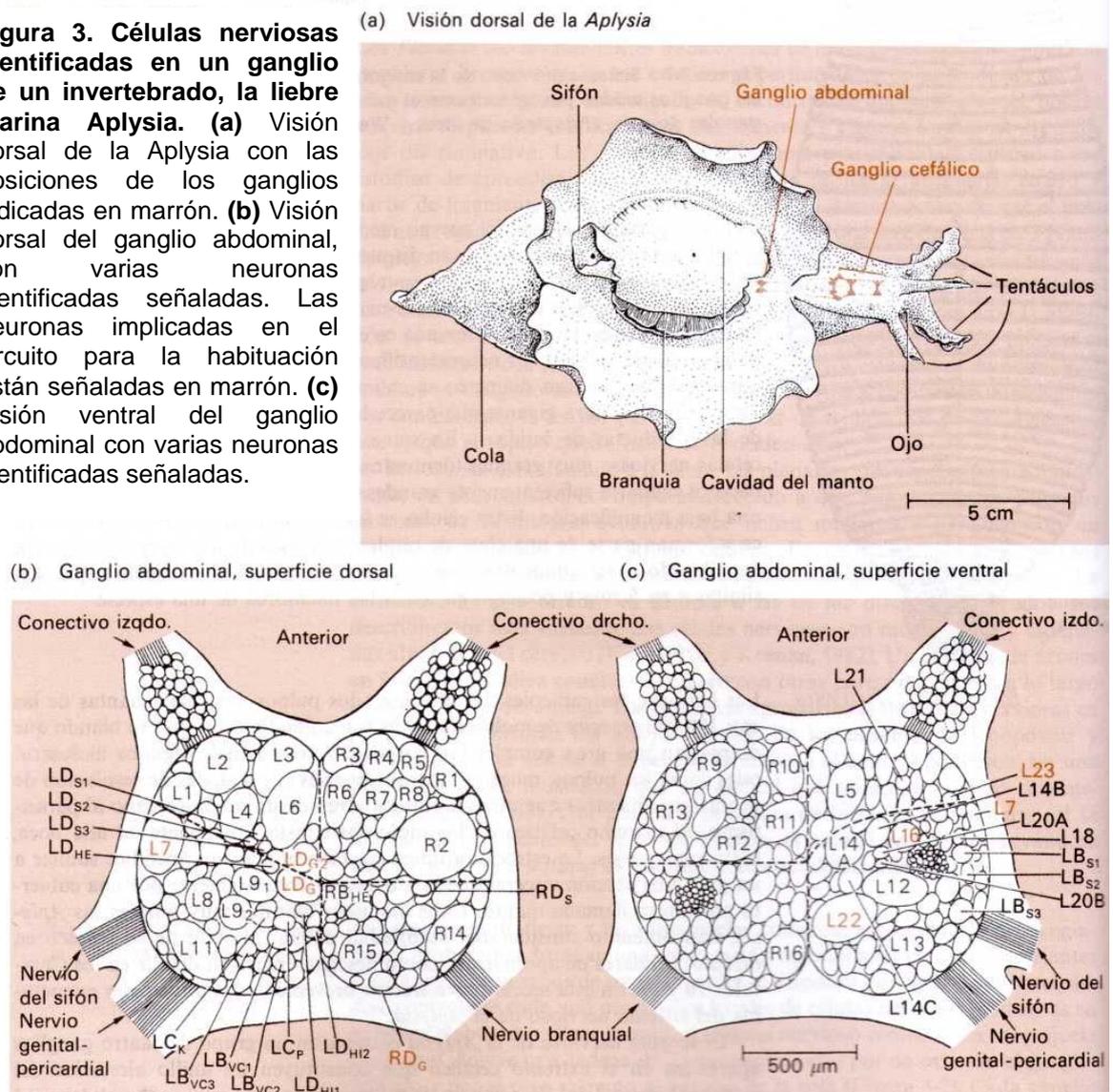
Una innovación mayor observada en el sistema nervioso de los anélidos ha llamado la atención de los neurocientíficos. En algunos tipos de anélidos, una fibra nerviosa de gran diámetro se extiende por la práctica totalidad de su longitud (una fibra gigante que parece bastante importante en la mediación de las conductas de huida). En suma, la sanguijuela medicinal tiene dos células nerviosas muy grandes (denominadas células gigantes de Retzius) con cuerpos celulares suficientemente grandes como para ser vistos claramente con una baja magnificación. Estas células se identifican mediante esta característica y forman parte de una clase de células nerviosas de los invertebrados que han llegado a ser conocidas como células identificables (aquellas que son similares en forma y posición en todos los miembros de una especie).

Moluscos: Aplysia

Las babosas, los caracoles, las almejas y los pulpos son unas cuantas de las casi 100.000 especies de moluscos. Estos son animales de esqueleto blando que despliegan una gran complejidad corporal y conductual. Algunos moluscos, tales como los pulpos, muestran extraordinarias capacidades de resolución de problemas, mientras que otros moluscos viven de un modo cercano al parasitismo. El extremo cefálico de los moluscos consta usualmente de una boca, tentáculos y ojos. La estructura típica también implica un apéndice similar a un pie y una sección visceral que está cubierta frecuentemente por una cubierta protectora llamada manto. Unos moluscos marinos muy simples, las *Aplysia*, han obtenido considerable notoriedad debido al éxito de su empleo en estudios celulares de aprendizaje. En esta sección revisaremos brevemente las principales estructuras del sistema nervioso de la *Aplysia*.

El sistema nervioso de la *Aplysia* consiste en un grupo de cuatro ganglios apareados en el extremo cefálico que constituyen un anillo alrededor del esófago (Figura 3a). Por debajo de estos ganglios hay un ganglio abdominal simple. Los distintos ganglios están interconectados por tractos. Uno de los ganglios cefálicos (el cerebral) inerva los ojos y los tentáculos; un segundo ganglio cefálico (el bucal) inerva la musculatura de la boca. Los otros dos ganglios apareados inervan el pie. El ganglio abdominal controla las funciones viscerales relevantes como la circulación, la respiración y la reproducción. La investigación de Kandel y sus colaboradores, que abarca los últimos veinte años, ha llevado a mapas detallados de células identificables en estos ganglios, especialmente en la región abdominal. Puesto que el sistema nervioso de la *Aplysia* incluye muchas células identificables (Figura 3b, 3c), ha sido posible trazar circuitos definitivos que median en varias conductas de estos animales (Kandel, 1976). El trabajo con la *Aplysia* también ha proporcionado algunos de los conocimientos más detallados de las bases moleculares del aprendizaje empleadas corrientemente (Kandel et al., 1986). Todo esto ha proporcionado un fuerte apoyo a la visión de que los sistemas nerviosos de los invertebrados más simples pueden dar buenos modelos para examinar las características complejas de las operaciones del sistema nervioso, tales como el almacenamiento de la información.

Figura 3. Células nerviosas identificadas en un ganglio de un invertebrado, la liebre marina *Aplysia*. (a) Visión dorsal de la *Aplysia* con las posiciones de los ganglios indicadas en marrón. (b) Visión dorsal del ganglio abdominal, con varias neuronas identificadas señaladas. Las neuronas implicadas en el circuito para la habituación están señaladas en marrón. (c) Visión ventral del ganglio abdominal con varias neuronas identificadas señaladas.



Artrópodos: insectos

Los insectos, con aproximadamente un millón de especies, no tienen rival en el reino animal en cuanto a color, arquitectura y variedad de hábitats. El ciclo vital de muchos insectos proporciona un ejemplo de cambios morfológicos extremos que no sólo afectan al esqueleto del animal, sino que también implican una reestructuración del sistema nervioso. Los órganos sensoriales de los insectos también despliegan una gran variedad y sensibilidad. El éxito en la batalla por la supervivencia ha dejado muchas marcas distintivas en este grupo de animales, y es fácil advertir por qué los neurocientíficos han enfocado buena parte de la investigación hacia los mecanismos neurales de la conducta de los insectos.

El perfil global del sistema nervioso del insecto adulto consiste en un cerebro en el extremo cefálico y ganglios en cada segmento corporal por debajo de la cabeza. Haces de axones interconectan el cerebro y los ganglios. El número de ganglios varía; en algunos insectos todos los ganglios del tórax y el abdomen se funden en un grupo mayor de células. En otros insectos hay ocho ganglios en una cadena. El cerebro mismo contiene tres compartimentos fundamentales: el protocerebro, el deutocerebro y el tritocerebro (Figura 4).

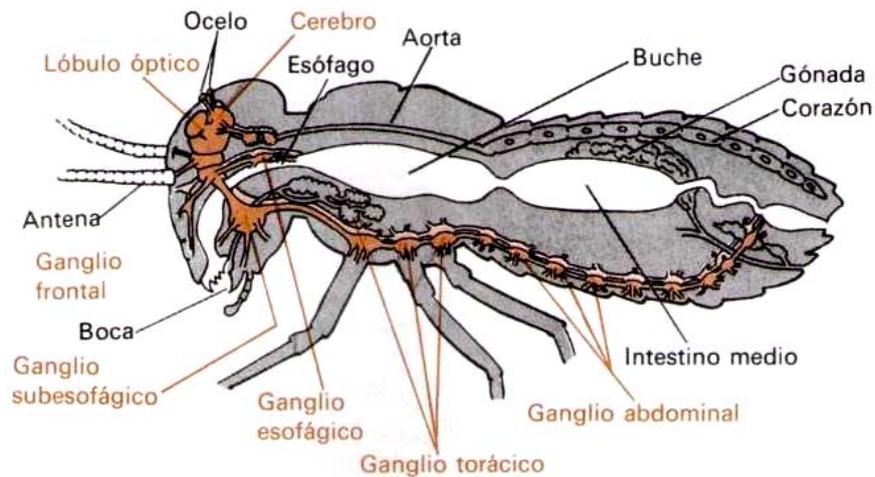


Figura 4. Sistema nervioso de un insecto típico. El cerebro con las subdivisiones llamada protocerebro, deutocerebro y tritocerebro, está unido a través de haces de axones (conexiones) a un grupo de ganglios en el tórax y el abdomen.

La parte más compleja del cerebro de los insectos es el protocerebro, que consta de un lóbulo derecho y otro izquierdo, ambos se continúan con el gran lóbulo óptico, que es una extensión del ojo compuesto. Dentro del lóbulo óptico hay distintas masas de células que reciben inputs desde el ojo, así como desde el cerebro. La estimulación eléctrica de varios lugares del protocerebro de diversos insectos genera conductas complejas. Los tamaños relativos de los diversos componentes del protocerebro difieren entre los insectos, y algunas de estas variaciones pueden ser particularmente relevantes para las variaciones conductuales. Por ejemplo, una parte del protocerebro llamada cuerpo pedunculado está especialmente desarrollado en los insectos sociales; la conducta de estos animales tiende a ser más elaborada que la que despliegan los insectos solitarios. El deutocerebro contiene los nervios que vienen desde las antenas y el tritocerebro es una pequeña parte del cerebro de los insectos por debajo del deutocerebro de la cual salen las conexiones con la red nerviosa.

Una característica prominente de la red nerviosa de los insectos son las fibras gigantes (axones que son mucho más grandes que la mayoría). Las propiedades de estas fibras gigantes han sido exploradas en algunos interesantes estudios empleando cucarachas. En estos insectos, las células receptoras de la cola, que pueden ser excitadas por el viento, están conectadas con interneuronas gigantes por axones muy largos que ascienden por la red nerviosa hasta la cabeza. A lo largo de su camino excitan algunas motoneuronas. Los estudios de Camhi (1984) han mostrado que estas fibras gigantes son muy importantes en la mediación de los movimientos de huida rápida.

PRINCIPALES CARACTERÍSTICAS DE LOS SISTEMAS NERVIOSOS DE LOS INVERTEBRADOS

Aunque hay más de un millón de especies de invertebrados y los biólogos no han estudiado más que una pequeña parte de este grupo, es posible presentar algunas generalizaciones sobre las principales características de los sistemas nerviosos de los invertebrados. Excepto para los dos primeros puntos, estas características no se dan en el sistema nervioso de los vertebrados:

1. La gran mayoría de los invertebrados tienen una estructura básica que consiste en un sistema nervioso central y un sistema nervioso periférico.
2. Los invertebrados más complejos tienen un "cerebro" (ganglio que concentra mayor masa neural en la región anterior), y las comparaciones entre especies de diferentes niveles de desarrollo evolutivo revelan que los invertebrados más altamente evolucionados muestran un incremento del control cerebral sobre los ganglios posteriores (con menores niveles de control).
3. En los invertebrados más simples, el tipo más común de célula nerviosa es la neurona monopolar.
4. Cualquier ganglio perteneciente a un sistema nervioso de invertebrado posee una estructura característica: una capa externa que consiste en cuerpos celulares monopolares y un centro interno que consiste en las extensiones de los cuerpos celulares que constituyen un denso neurópilo.
5. Muchos ganglios de invertebrados incluyen típicamente algunas grandes neuronas identificables.
6. Los grandes axones de muchos sistemas nerviosos de invertebrados se hallan comúnmente como elementos de circuitos de huida rápida.

7. Durante la metamorfosis en los invertebrados se producen frecuentemente cambios a gran escala en las estructuras del sistema nervioso.
8. En muchos invertebrados el sistema nervioso se construye alrededor del tubo digestivo.

EL ENCÉFALO DE LOS VERTEBRADOS

El mundo animal incluye de 10.000 a 20.000 especies de vertebrados. Los anatomistas han examinado los encéfalos de muchas clases de estos animales, y se hace evidente que los vertebrados con cuerpos mayores tienden a poseer encéfalos mayores. Aparte del tamaño, todos los vertebrados tienen encéfalos con las mismas subdivisiones importantes. Las principales diferencias entre los vertebrados se dan en términos de tamaños relativo y absoluto de diversas regiones del encéfalo.

Una comparación entre el encéfalo humano y el de una rata ilustra las similitudes y las diferencias básicas (Figura 5).

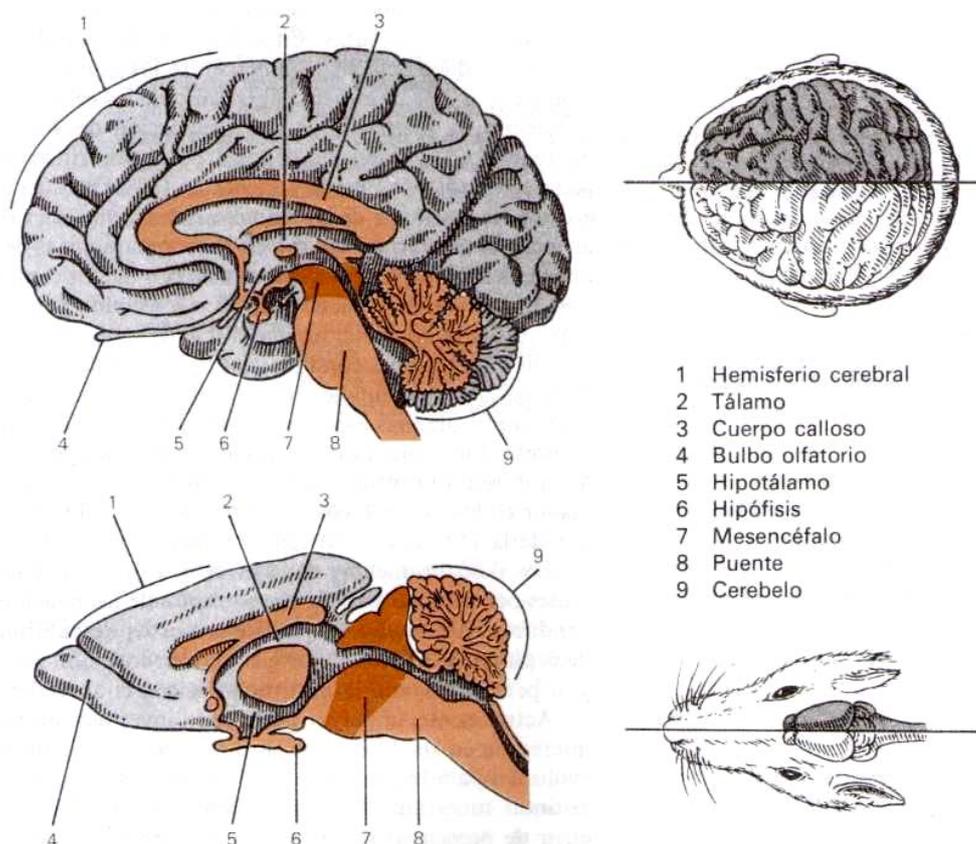


Figura 5. Comparación de las estructuras del encéfalo humano y de la rata en cortes sagitales del hemisferio derecho. El encéfalo de la rata ha sido ampliado unas seis veces en las dimensiones lineales en relación al encéfalo humano. Adviértase que los hemisferios cerebrales son proporcionalmente mucho mayores en el encéfalo humano, mientras que la rata posee proporcionalmente mayores bulbos olfatorios y mesencéfalo.

Puede verse que cada una de las estructuras marcadas en el encéfalo humano tiene su contrapartida en el encéfalo de la rata. Esta comparación podría ampliarse a un detalle mucho mayor, descendiendo hasta los núcleos y los tractos. Incluso pequeñas estructuras del encéfalo de una especie se encuentran en correspondencia exacta en los encéfalos de otras especies. Los tipos de neuronas son también similares a través de los mamíferos. Lo mismo ocurre con la organización de la corteza cerebelosa y de la corteza cerebral.

Las diferencias entre los encéfalos humanos y los de otros mamíferos son principalmente cuantitativas, es decir, se refieren a los tamaños absoluto y relativo del encéfalo completo, las regiones encefálicas y las células del encéfalo. El encéfalo de un ser humano adulto pesa sobre los 1.400 gramos (g), mientras que el de una rata adulta pesa poco menos de 2 g. En cada caso el encéfalo representa aproximadamente el 2% del peso corporal total. Los hemisferios cerebrales ocupan en los humanos una proporción mucho más grande del encéfalo que en la rata. Debido a su tamaño, la corteza cerebral humana desarrolla surcos y cisuras de modo que el resto del encéfalo pueda estar rodeado de muchísima superficie cortical. La corteza cerebral de la rata, por su parte, es lisa y sin cisuras. La rata posee bulbos olfatorios proporcionalmente mucho mayores que los humanos. Esta diferencia está probablemente relacionada con el uso mucho mayor por parte de la rata del sentido del olfato. El tamaño de las neuronas también difiere significativamente entre los humanos y las ratas. En el caso de las grandes neuronas de la corteza motora, la diferencia en volumen entre los humanos y la rata es una proporción de 30 a 1. Con respecto al tamaño de las células de Purkinje de la corteza cerebelosa, la diferencia es una proporción de 4 a 1. Además, hay grandes diferencias en la extensión de los árboles dendríticos en humanos y ratas. Un reciente estudio de Purves y Lichtman (1985) mostró que los árboles dendríticos de las neuronas de un ganglio del sistema nervioso simpático varían de acuerdo al tamaño del cuerpo en las comparaciones de diferentes especies. Los animales más pequeños tienen células con menor cantidad de dendritas, quizás como resultado de la menor inervación recibida por las neuronas en comparación con la que reciben animales más grandes.

Las adaptaciones conductuales han sido relacionadas en algunos casos con diferencias en los tamaños relativos de las estructuras del encéfalo. Para poner un ejemplo, algunas especies de murciélago encuentran su camino y localizan su presa por el oído; otras especies de murciélago dependen casi enteramente de la visión. El centro auditivo del mesencéfalo (el colículo inferior) es mucho mayor en los

murciélagos que dependen del oído, mientras que los que dependen de la vista tienen un centro visual mayor (colículo superior).

Los descubrimientos de la investigación comparada proporcionan importantes perspectivas para la comprensión de las relaciones entre el encéfalo y la conducta en humanos. Discutiremos estos descubrimientos en varios puntos de capítulos posteriores, por ejemplo, en conexión con los procesos sensoriales y la percepción, con la motivación y con el aprendizaje y la memoria.

Actualmente, la mayor parte de la investigación biológica comparada está interesada en las diferencias en el mundo animal, que reflejan el largo esfuerzo evolutivo para la adaptación. Los diferentes animales, con historias evolutivas distintas muestran diferentes soluciones a los dilemas de la adaptación. En lugar de preocuparse por la alegada supremacía evolutiva de nuestra especie, los que estudian anatomía y conducta comparadas, intentan ilustrar cómo se relacionan las diferencias corporales con las diferencias y especializaciones conductuales. La Figura 6 proporciona algunos ejemplos. Muestra que las adaptaciones a nichos ecológicos concretos están relacionadas con diferencias en la estructura del encéfalo. Como regla general, el tamaño relativo de una región es una buena guía de la importancia de la función de la región para la adaptación de la especie. En este sentido, «más es mejor», pero incluso un tamaño encefálico pequeño es compatible con algunas conductas complejas (Mann, Towe y Glickman, 1988). La comprensión de cómo estas diferencias en el tamaño y la estructura del encéfalo promueven especializaciones conductuales nos ayudará a comprender las bases neurales de la conducta humana. Por ejemplo, el tamaño de algunas regiones de los lóbulos temporales humanos parece relacionarse con la función del lenguaje.

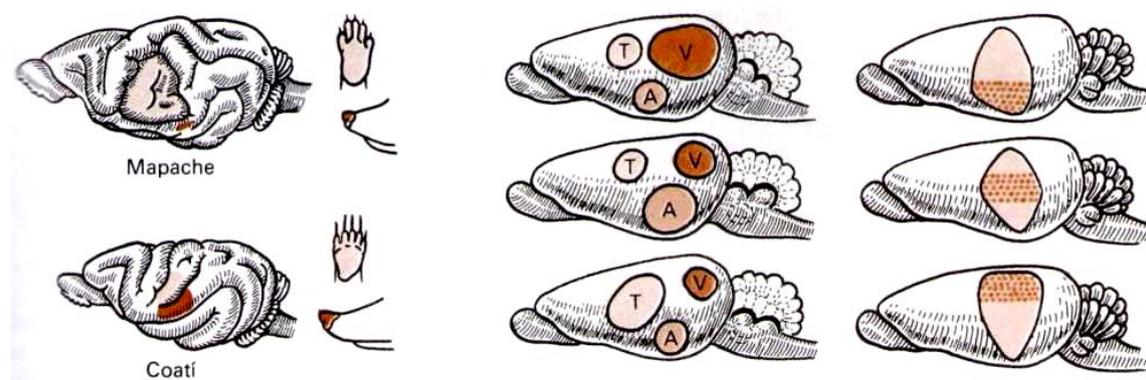


Figura 6. Diversidad de organización de la corteza cerebral en relación con diferencias en las funciones conductuales. La columna izquierda muestra los encéfalos del mapache norteamericano y de su pariente centroamericano el coatí. El coatí emplea el olfato tanto como el tacto. La corteza del mapache contiene una amplia zona representando la pata anterior, pero una estrecha zona olfatoria, mientras que en la corteza del coatí, el olfato posee una gran representación así como la pata anterior. La columna media muestra

esquemáticamente los diferentes tamaños de las representaciones corticales en animales que enfatizan la visión (parte superior), audición (medio) y el tacto (inferior). Adviértase también que en el mesencéfalo, el colículo superior (centro visual del mesencéfalo) es grande en los animales visuales, mientras que el colículo inferior (centro auditivo del cerebro medio) es grande en los animales que dependen del oído; esta diferencia se observa en murciélagos que emplean principalmente la visión frente a otros que emplean fundamentalmente la audición. La columna derecha ilustra las distintas extensiones de las zonas táctiles de acuerdo a si un animal percibe fundamentalmente con su boca y hocico (arriba), sus manos (medio) o su cola (abajo).

EVOLUCIÓN DEL ENCÉFALO DE LOS VERTEBRADOS

Durante el curso de la evolución las características del sistema nervioso han cambiado progresivamente. Una característica especialmente prominente durante los últimos cien millones de años ha sido una tendencia general al incremento del tamaño del encéfalo de los vertebrados, y los encéfalos de nuestros ancestros humanos han mostrado un incremento de tamaño especialmente espectacular en los últimos dos millones de años. ¿Cómo se ha relacionado entonces la evolución del encéfalo con cambios en la capacidad conductual?

Para aprender sobre la evolución del encéfalo sería útil poder estudiar los encéfalos de animales fósiles. Pero, desafortunadamente, los encéfalos no se fosilizan. Dos métodos de análisis han resultado útiles. Uno supone emplear la cavidad craneal de un cráneo fósil para realizar un molde del encéfalo que una vez ocupó ese espacio. Estos moldes (llamados endomoldes) proporcionan una buena indicación del tamaño y la forma del encéfalo.

El otro método consiste en estudiar los animales hoy presentes, eligiendo especies que muestren varios grados de similitud (o diferencias) con animales ancestrales. Aunque ningún animal moderno es un ancestro de ninguna otra forma viviente, está claro que algunas especies presentes se asemejan a formas ancestrales más que otras. Por ejemplo, las ranas actuales son mucho más similares a los vertebrados de hace 300 millones de años de lo que lo son los mamíferos (ver el registro histórico de los vertebrados en la Figura 7). Entre los mamíferos algunas especies, como la zarigüeya, se parecen a mamíferos fósiles de hace 50 millones de años más que otros como el perro. Los anatomistas que estudian los encéfalos de las especies vivas pueden obtener información mucho más detallada de ellos que de los endomoldes, debido a que pueden investigar la estructura interna del encéfalo: sus núcleos, tractos de fibras y los circuitos formados por las conexiones de sus neuronas.

Sin embargo, debe tenerse cuidado de no interpretar los registros evolutivos como si fuesen una secuencia lineal. Adviértase que las principales clases de vertebrados de la Figura 7 representan diferentes líneas o radiaciones evolutivas

que han ido surgiendo separadamente desde hace al menos 100 millones de años. Así, un desarrollo evolutivo particular puede no haber estado disponible para los mamíferos incluso aunque se diera antes de que apareciera el primer mamífero. Por ejemplo, entre los tiburones (que se encuentran entre los peces cartilagosos en la Figura 7) algunas formas avanzadas evolucionaron tiempo atrás desarrollando encéfalos mucho más grandes que los de los tiburones primitivos. Pero esto no pudo justificar los grandes encéfalos de los mamíferos. La línea de descendencia que llevó a los mamíferos se había separado de la de los tiburones antes de que evolucionasen los tiburones de encéfalos grandes.

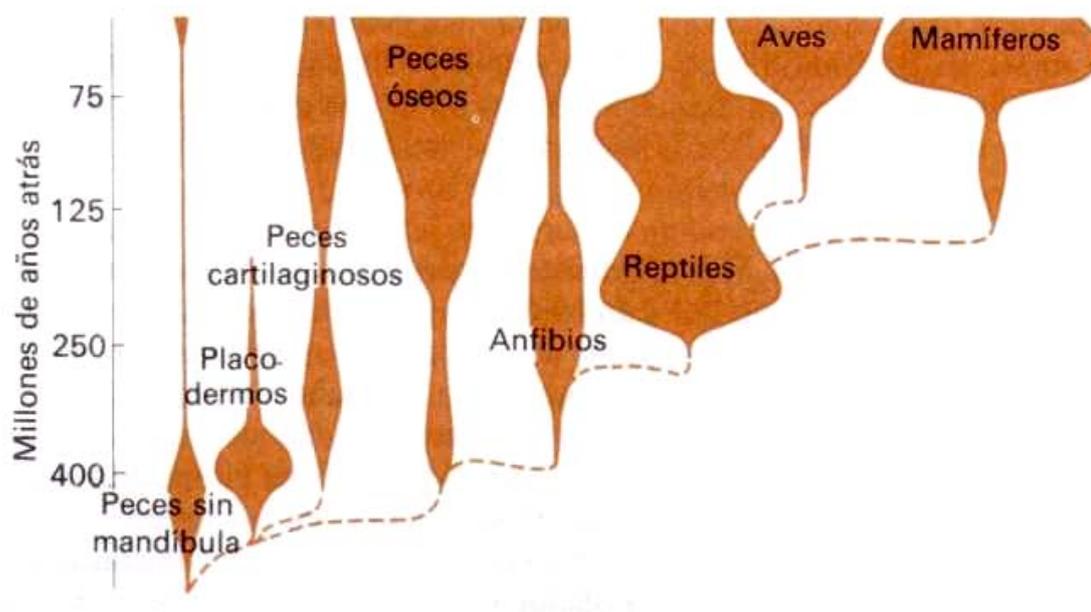


Figura 7. Perfil general del registro histórico de los vertebrados. Para cada clase de vertebrados, el grosor de la vía es proporcional al número de especies conocido en cada uno de los períodos geológicos. (Adaptado de G. G. Simpson, *The meaning of evolution*, 2.^a ed. New Haven: Yale University Press, 1967).

Las diversas líneas evolutivas han descubierto independientemente muchos trucos para la supervivencia. Para establecer el hecho de que una característica ha sido probablemente heredada de un ancestro común, se debe demostrar que se posee en común por la mayoría de los miembros de las clases que derivaron de ese ancestro. Todavía son pocas las especies de cada clase que han sido estudiadas en detalle, por lo que las conclusiones deben verse como tentativas, aunque algunas se consideran de valor (Northcutt, 1981).

Cambios en el encéfalo de los vertebrados a través de la evolución

La investigación reciente muestra que incluso los vertebrados vivos más primitivos, las lampreas (un tipo de pez sin mandíbulas), tienen un encéfalo más complejo de lo que cabría suponer. Las lampreas no sólo tienen una estructura neural básica de médula espinal, encéfalo posterior y mesencéfalo, sino que también poseen un diencéfalo y un telencéfalo (Figura 8). Su telencéfalo tiene hemisferios cerebrales y otras subdivisiones que se hallan en el cerebro de los mamíferos. Todas las regiones encefálicas mencionadas aquí existen en el encéfalo de todos los vertebrados.

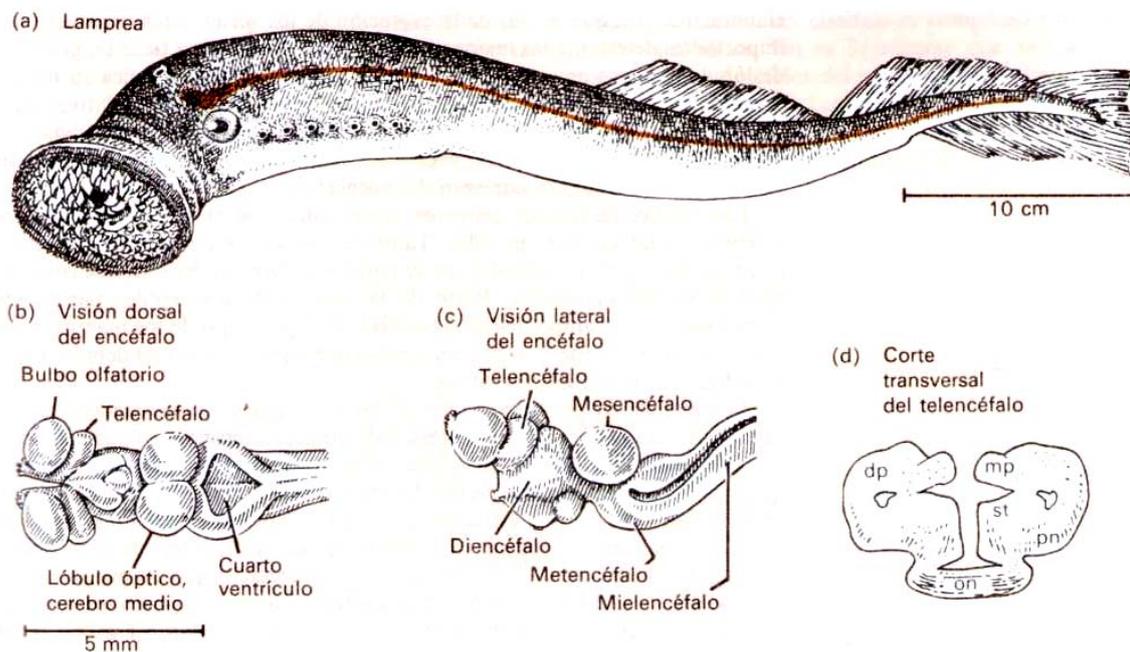


Figura 8 (a) Una lamprea, el vertebrado vivo más primitivo. Las lampreas pertenecen al orden de los peces sin mandíbulas. La localización del encéfalo y la médula espinal se muestra en marrón, **(b) Visión dorsal del encéfalo de una lamprea.** El encéfalo muestra todas las divisiones principales encontradas en los encéfalos de los vertebrados más avanzados, **(c) Visión lateral del encéfalo de las lampreas,** **(d) Corte transversal del telencéfalo de la lamprea.** La parte principal del telencéfalo, el pallium, no está separada en corteza y sustancia blanca y los hemisferios no están unidos por un cuerpo calloso (pd = pallium dorsal, pm = pallium medial, no = nervio óptico, np = núcleo preóptico y st = estriado).

Las diferencias en los encéfalos de las especies de vertebrados no radican en sus subdivisiones básicas, sino en sus tamaños relativos y en su grado de elaboración. ¿En qué etapas de la evolución de los vertebrados llegaron a ser importantes determinadas regiones del encéfalo? La lamprea tiene un gran par de lóbulos ópticos en el mesencéfalo, lo que probablemente indica su mayor nivel de integración visual. También en la rana el tamaño relativamente grande de los colículos ópticos en el mesencéfalo es el centro principal del encéfalo para la visión.

En las aves y los mamíferos la compleja percepción visual requiere un agrandamiento del telencéfalo.

Los reptiles fueron los primeros vertebrados que exhibieron hemisferios cerebrales relativamente grandes. También fueron los primeros vertebrados que tuvieron corteza cerebral, pero su corteza no presentaba estratos, como lo hace la de los mamíferos. Parte de la corteza de los reptiles parece ser homóloga al hipocampo de los mamíferos. El hipocampo de los mamíferos se llama **paleocorteza** (de la raíz griega paleo que significa “viejo”) debido a que es antiguo en el sentido evolutivo.

Los mamíferos primitivos, tales como la zarigüeya, tienen una cantidad relativamente grande de paleocorteza y de otras estructuras agrupadas bajo el nombre de **sistema límbico**. Este sistema se denomina con un nombre griego que significa “borde” o “periferia” debido a que el sistema límbico constituye un borde alrededor de las estructuras encefálicas subyacentes. Es importante señalar que el sistema límbico se relaciona con varios fenómenos cognitivos, como la emoción y la motivación, así como con el aprendizaje y la memoria.

Todos los mamíferos tienen una **neocorteza** con seis capas. En los mamíferos más avanzados la neocorteza constituye más de la mitad del volumen del encéfalo. En muchos primates, como los grandes póngidos y los humanos, la neocorteza está profundamente arrugada, con lo que una gran cantidad de superficie cortical recubre el encéfalo. En los mamíferos más avanzados la corteza es la principal responsable de muchas funciones complejas, como la percepción de objetos. Por ejemplo, las regiones del encéfalo que son responsables de las funciones perceptivas en los animales filogenéticamente más antiguos (tales como los lóbulos ópticos del mesencéfalo, en la lamprea, o en la rana), están relacionados en los mamíferos modernos con centros reflejos visuales o estaciones de paso en la vía de proyección a la corteza. Pero como sabemos, la neocorteza no sólo está relacionada con la percepción, sino también con las funciones cognitivas complejas.

Evolución del tamaño del encéfalo

A menudo se dice que el encéfalo incrementó su tamaño con la aparición de cada tipo sucesivo de vertebrados mostrado en la Figura 7. Sin embargo, ésta es una generalización cuestionable. Por una parte, hay excepciones entre los representantes actuales de las diversas clases (por ejemplo, las aves aparecieron más tarde que los mamíferos pero no tienen mayores encéfalos). Por otra parte, la generalización surge de la forma antigua de ver la evolución de los vertebrados

como una serie lineal de complejidad creciente más bien que como una serie de radiaciones sucesivas.

En realidad, hay una variación considerable en el tamaño del encéfalo dentro de cada línea de evolución si comparamos animales de tamaño corporal similar. Por ejemplo, dentro de la antigua clase de peces sin mandíbula, el pez bruja, considerado como el miembro más avanzado de esta clase, posee un encéfalo anterior cuatro veces mayor que el de la lamprea, de tamaño corporal similar. El incremento del tamaño del encéfalo en relación con la capacidad conductual ha sido estudiado más a fondo en la línea de los mamíferos.

Sin embargo, el estudio del tamaño del encéfalo es complicado debido al amplio rango de tamaños encefálicos. No es de esperar que animales que difieren en tamaño corporal tengan encéfalos del mismo tamaño. Pero exactamente ¿qué relación guardan el tamaño del encéfalo y el del cuerpo? Se ha encontrado una relación general en las especies actuales que ha sido aplicada con éxito también a las especies fósiles. Esta función volverá a ser útil en el descubrimiento de relaciones entre el encéfalo y las capacidades conductuales, como veremos más adelante.

Relación entre el tamaño del encéfalo y el tamaño del cuerpo

Los humanos creíamos que nuestros propios encéfalos eran los mayores de todos, pero esta creencia fue eliminada en el siglo XVII cuando se comprobó que el encéfalo del elefante pesaba tres veces más que el nuestro. Posteriormente se vio que los encéfalos de ballena eran incluso mayores.

La Tabla 1 muestra pesos de encéfalos y pesos corporales de ciertos mamíferos adultos:

Mamíferos vivos	Peso aproximado del encéfalo (g)	Peso aproximado del cuerpo (g)	Peso aproximado del encéfalo como porcentaje del peso del cuerpo	Encefalización Factor k
Musaraña	0,25	7,5	3,33	0,06
Ratón	0,5	24	2,08	0,06
Oveja	100	40.000	0,25	0,08
Leopardo	135	48.000	0,28	0,10
Oso malayo	400	45.000	0,89	0,32
Chimpancé	400	42.000	0,95	0,30
Humano	1.400	60.000	2,33	0,95
Elefante indio	5.000	2.550.000	0,20	0,27
Homínidos fósiles (estimados)				
Australopithecus (4 a 6 millones de años atrás)	450	50.000	0,90	0,33
Homo habilis (1,75 millones de años atrás)	550	50.000	1,10	0,41
Homo erectus (0,7 millones de años atrás)	950	50.000	1,90	0,70

Fuente: Los datos de la mayor parte de animales provienen de Crile y Quiring (1940); los datos de los homínidos fósiles provienen de Jerison (1973).

Estos descubrimientos confundieron a los pensadores que daban por seguro que los seres humanos eran los animales más inteligentes y además debían poseer los encéfalos mayores. Como una forma de sobrellevar esta dificultad, propusieron que el peso del encéfalo debería expresarse como una fracción del peso corporal (ver columna 3 de la Tabla 1). En función de esto, los humanos son superiores a los elefantes, las ballenas y a todos los demás animales de tamaño corporal grande o moderado. Pero un ratón tiene aproximadamente la misma razón de peso del encéfalo y peso corporal que el hombre, y la pequeña musaraña supera a un humano sobre esta medida. De este modo nos maravillamos de la cantidad de encéfalo que se necesita para controlar y servir a un cuerpo de un tamaño determinado. Examinemos esta cuestión.

Miremos los pesos de encéfalos y cuerpos de la Tabla 1. ¿Se observa algún patrón? Cuando consideramos una muestra grande de animales y los valores trazados en la Figura 9, entonces aparecen algunas generalidades.

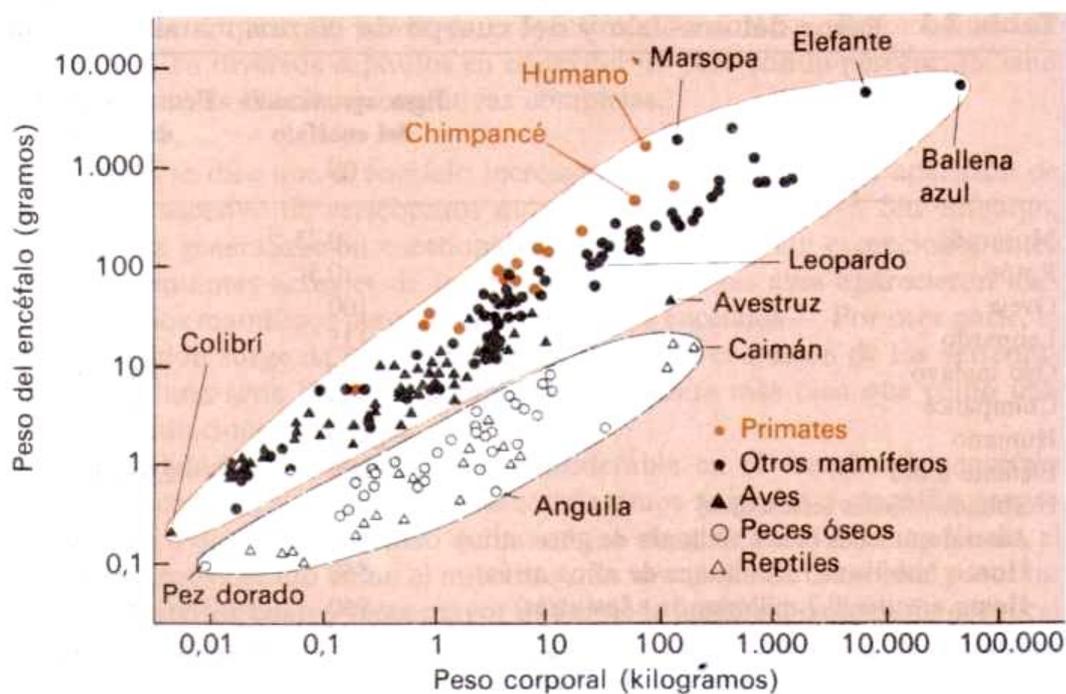


Figura 9. Tamaño del encéfalo representado en relación al tamaño del cuerpo para unas 200 especies de vertebrados vivos. Los datos para los mamíferos y las aves caen dentro del área marrón superior y los datos para los reptiles y los peces caen dentro del área marrón más clara. (Adaptado de Jerison, 1973; basado ampliamente en datos de Crile y Quiring, 1940).

Todas las puntuaciones de la relación peso del encéfalo-peso del cuerpo caen dentro de una de las dos zonas diagonales (una para los vertebrados superiores y otra para los inferiores). Puesto que ambas escalas son logarítmicas, el gráfico incluye una gran variedad de tamaños de animales, y las desviaciones de la regla

general tienden a ser minimizadas. Cada zona de la diagonal de la Figura 9 tiene una pendiente de dos tercios. Ésta pendiente refleja el hecho de que el peso del encéfalo es proporcional al peso corporal elevado a dos tercios. Formalmente expuesto: $E = kP^{2/3}$ donde E = peso del encéfalo, P = al peso del cuerpo y k es una constante para una especie que varía entre clases y especies de animales. La constante k es mayor para los animales que han evolucionado más recientemente de lo que lo es para los animales más cercanos a las formas antiguas. En otras palabras, los vertebrados complejos tienen típicamente un tamaño encefálico que es diez veces mayor para un tamaño corporal dado de lo que lo es el tamaño del encéfalo de los vertebrados más simples.

Adviértase que las puntuaciones de la relación del peso del encéfalo-peso corporal para los vertebrados complejos no caen exactamente en la línea diagonal que pasa por el centro de la parte media de la elipse. Algunas están localizadas arriba de la diagonal) como es el caso de los humanos, marsopas y cuervos). Otros están por debajo de la diagonal (tales como las avestruces y las zarigüeyas –o comadreas-). El valor de la constante k para una especie dada está relacionado con la distancia vertical desde su posición hasta la diagonal del gráfico. Así, aunque 0,07 es el valor medio de k para los vertebrados complejos, podemos encontrar el valor particular de k para cada especie. En estos términos, los seres humanos tienen la razón más alta que cualquier otra especie. Puede verse en el gráfico que la puntuación para los humanos está localizada más allá de la parte superior de la diagonal de lo que lo está la puntuación de ninguna otra especie. En la columna 4 de la Tabla 1 se dan los valores de k para las distintas especies.

El tamaño del encéfalo ha sido estudiado en muchas especies de mamíferos, tanto vivientes como fósiles. Estos estudios han proporcionado pistas sobre las presiones de selección que han llevado a encéfalos grandes. Primero veremos cómo ha evolucionado el tamaño del encéfalo observando el nicho ecológico, y especialmente la forma de obtención de alimento. Después tomaremos el tamaño del encéfalo entre los ancestros relativamente directos de los humanos modernos.

Tamaño del encéfalo y dieta

En el seno de varias familias de mamíferos, las especies que comen hojas o hierba tienen encéfalos que son relativamente más pequeños que aquellos de otras especies que tienen fuentes de alimento distribuidas, menos densas y uniformemente, tales como frutas o insectos. Esta relación se da entre familias de roedores, insectívoros (como musarañas o topes) y lagomorfos (como conejos y picas) (Clutton-Brock y Harvey, 1980). Esto es también cierto para los primates

(Mace, Harvey y Clutton-Brock, 1981). En el orden de los murciélagos, que incluye varios cientos de especies, los encéfalos relativamente grandes han evolucionado de diferentes maneras. Cuando el tamaño del cuerpo se mantiene constante, las especies de murciélagos que comen principalmente frutos o néctar, o fundamentalmente de sangre tienen pesos del encéfalo que son alrededor del 70% mayores que los de las especies que viven fundamentalmente capturando insectos en vuelo. Buscar frutos y valorar su calidad requiere la integración de la información de varios sentidos, mientras que las especies que capturan insectos en vuelo dependen enteramente del oído. Eisenberg y Wilson (1978) argumentan que los mayores encéfalos se encuentran entre aquellas especies de murciélagos cuyas estrategias de alimentación están "basadas en la localización de cantidades relativamente grandes de comida rica en energía que son impredecibles en su distribución temporal y espacial".

El encéfalo de los homínidos

Otra aproximación a las relaciones evolutivas entre encéfalo y conducta procede del estudio de los homínidos, esto es, los primates de la familia Hominidae, de los cuales los humanos (*Homo sapiens*) son la única especie viviente. Esta aproximación es atractiva por la luz que arroja sobre nuestros ancestros lejanos, y nos ayuda a comprender cómo el cuerpo se adapta al ambiente a través de la selección natural.

Las características estructurales y conductuales que consideramos propias de los humanos no se desarrollaron simultáneamente. Nuestro gran encéfalo es fruto de un desarrollo relativamente tardío. De acuerdo con las estimaciones, el tronco y los brazos de los homínidos alcanzaron su forma presente hace aproximadamente 10 millones de años. (Adviértase que el período temporal de la evolución humana y las dataciones de varios fósiles han sido alteradas por métodos recientes de datación. No todas las autoridades concuerdan en estas fechas; las considerarían solamente aproximadas.) Los homínidos comenzaron a caminar sobre los dos pies hace al menos 3 millones de años. Las herramientas de piedra más antiguas datan de hace 2,5 millones de años. Los utilizados de herramientas eran hombres-simio bípedos llamados Australopitecinos, criaturas con un volumen encefálico de aproximadamente 450 centímetros cúbicos (cc), más o menos el tamaño que posee el encéfalo del chimpancé moderno. Hacían bastas herramientas de piedra, lo que no hacen los chimpancés, y las empleaban en la caza y en la ruptura de huesos de animales para comer. Con el uso de herramientas sus mandíbulas y dientes se hicieron más pequeños que los de los simios y más parecidos a los de los seres

humanos. Pero el encéfalo no creció. Un volumen cerebral de 450 cc era suficiente para la vida de los Australopitecinos. Además, esta fue una especie con éxito que permaneció relativamente sin cambios unos 2 millones de años.

Los yacimientos sugieren que estos tempranos homínidos vivían en pequeños grupos nómadas de 20 a 50 individuos. Los machos cazaban, y las hembras recolectaban alimentos vegetales. Esta vida de caza y recolección era un nuevo estilo de vida que fue continuado por los homínidos posteriores (algunas implicancias de este estilo de vida combinado con el incremento en el tamaño del encéfalo se relacionan con la selección sexual en humanos).

Hace unos tres cuartos de millón de años, los Australopitecinos fueron reemplazados por el *Homo erectus*. Esta criatura, que tenía un encéfalo mucho mayor (casi 1.000 cc) hacía herramientas de piedra elaborada, usaba el fuego y mataba grandes animales. El *Homo erectus* no solamente tenía un encéfalo mayor que su predecesor, sino también un rostro más pequeño. Estas características continuaron en el desarrollo del humano moderno, *Homo sapiens*. Los fósiles y las herramientas del *Homo erectus* se encuentran a lo largo de tres continentes, mientras que las de los Australopitecinos sólo aparecen en África. Puede ser que el *Homo erectus* represente un nivel de capacidad y de adaptación cultural que compartían los homínidos para expandirse a nuevos nichos ambientales y rebasar barreras que mantuvieron a los homínidos más primitivos en zonas más estrechas.

La evolución del encéfalo y la capacidad conductual incrementada avanzaron rápidamente desde los Australopitecinos hasta los humanos modernos (Figura 10). Cuando el *Homo sapiens* apareció, hace aproximadamente 200.000 años, el volumen del encéfalo había alcanzado el nivel actual, alrededor de 1.400 cc. Así, después de permanecer virtualmente sin cambios a través de aproximadamente dos millones de años de uso de instrumentos por los Australopitecinos, el encéfalo casi triplicó su volumen en el siguiente millón y medio de años.

El encéfalo humano parece estar actualmente en una meseta de tamaño. Los cambios recientes en el estilo de vida humano [como la aparición del lenguaje (hace quizás sólo 40.000 años), la introducción de la agricultura y la ganadería (hace aproximadamente 10.000 años) y la vida urbana (la última hace pocos miles de años)] han sido realizados y asimilados por un encéfalo que no parece haber alterado su tamaño desde que el *Homo sapiens* apareció.

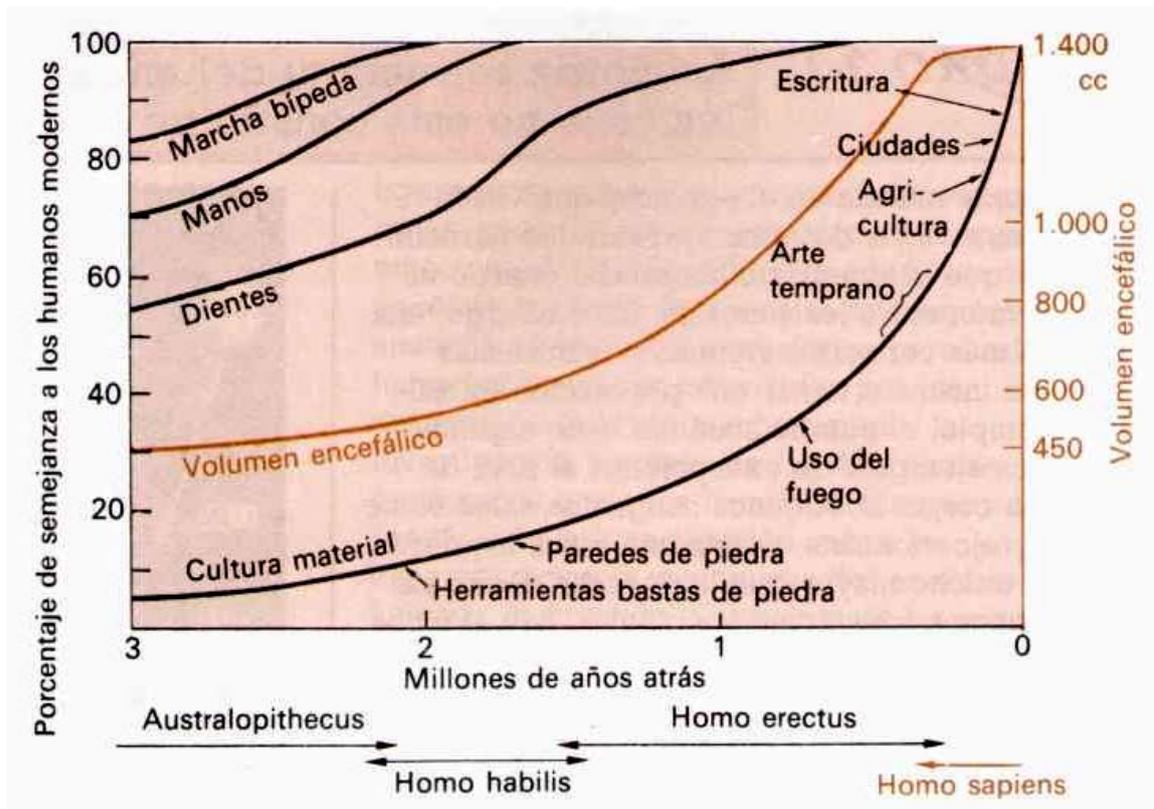


Figura 10. Aspectos de la evolución de los homínidos. (Adaptado de Tobías, 1980).

Un cambio en cualquier órgano durante la evolución indica que había una presión del ambiente para su modificación y que el cambio confería ventajas respecto a la supervivencia de la especie. Un cambio rápido, como el tamaño del encéfalo de los homínidos, sugiere que proporcionaba grandes ventajas para la supervivencia. ¿Podemos entonces explicar de qué forma la evolución del encéfalo humano acompañó e hizo posibles ciertos cambios en la conducta humana?

Como mencionamos antes, el encéfalo de los Australopitecinos se asemejaba al del chimpancé moderno en tamaño y forma. Está claro, sin embargo, que el chimpancé es un pariente más lejano de los humanos. Algunos investigadores (Kohne et al., 1972) han comparado las secuencias de ADN y las han interpretado, mostrando que nuestros ancestros divergieron de los del chimpancé hace 30 millones de años. Otro investigador (Sarich, 1971) interpreta que los datos de ADN, la albúmina y la hemoglobina indican que las líneas de humanos y chimpancés divergieron solamente entre 4 y 5 millones de años atrás. Incluso si tomamos como válida la estimación más reciente, los chimpancés han tenido todavía de 4 a 5 millones de años para evolucionar en su dirección mientras que los humanos lo hacían en la nuestra. Todas las especies que han sobrevivido hasta el presente han estado ocupadas durante eones en dirigir sus propias vidas y adaptarse a sus

propias circunstancias ambientales. ¿Podemos pensar en ellas como situadas alrededor para proporcionar una galería de cuadros de nuestros propios ancestros?

El hecho de que los homínidos realizaran herramientas de piedra al menos 2,5 millones de años atrás y de que los usasen en la caza también los distingue de los chimpancés, incluso con tamaños de encéfalo similares. Las observaciones de campo han mostrado que los chimpancés usan algunas herramientas (ramitas, ramas, hojas) pero no se les ha visto nunca modelar una piedra, ni siquiera bastamente. Capturan pequeñas presas ocasionalmente, pero no en la manera frecuente en que sugieren las colecciones de huesos de presas encontrados en asociación con las herramientas y los fósiles de los Australopitecinos. De este modo, los Australopitecinos fueron nuestros parientes más cercanos, y ulteriormente avanzaron hacia la cultura humana. Su organización encefálica probablemente también difería algo de la del chimpancé. Con estas reservas, veremos cómo difiere el encéfalo humano del encéfalo de los chimpancés.

Las prominentes diferencias entre la organización del encéfalo de Homo sapiens y chimpancé incluyen las siguientes:

1. El encéfalo humano muestra una mayor expansión de las áreas corticales motoras y sensoriales dedicadas a las manos.
2. El encéfalo humano y el del chimpancé se asemejan por poseer un sistema límbico que está implicado en la vocalización. Sin embargo, el encéfalo humano muestra, además, amplias regiones corticales dedicadas a la producción y la percepción del habla.
3. En lo que se refiere al habla, la destreza manual y otras funciones, el cerebro humano muestra importantes especializaciones hemisféricas de función. En el chimpancé los dos hemisferios son más equivalentes funcionalmente (los ejemplos interesantes de asimetrías del sistema nervioso no están restringidos a los primates; ver Cuadro A).
4. Las regiones sensoriales primarias de la corteza son algo mayores en el hombre que en el chimpancé. Pero la expansión mayor de la corteza humana reside fuera de estas regiones sensoriales; esto es, en los humanos hay una amplia proporción del cerebro que está dedicada a procesamientos de información más variados y elaborados.

CUADRO A. Asimetría estructural del encéfalo: el lado derecho del encéfalo no está construido como el lado izquierdo.

Una rápida mirada en el espejo y una visión igualmente fugaz de otros vertebrados parecen sugerir que la simetría bilateral del cuerpo es algo común entre los animales. Sin embargo, una mirada más cercana a algunas criaturas más exóticas incitan a tomar una precaución inicial. Por ejemplo, el mundo acuático tiene algunos extraños ejemplos de excepciones al plan de simetría corporal. Algunos cangrejos, tales como el cangrejo violinista, tienen una pinza izquierda que es mucho mayor que la derecha. Entre los pleuronectos tales como las platijas (pertenecientes al mismo grupo que los lenguados), hay algunos ejemplos asombrosos de asimetría corporal que también incluye el encéfalo (Rao y Finger, 1984). Algunos pleuronectos adultos tienen los dos ojos al mismo lado de la cabeza. Esta singularidad estructural emerge durante el curso del desarrollo. Al principio, cuando el pez sale del huevo, tiene una forma simétrica similar a la ordinaria de un pez. Pero lentamente, según se desarrolla, un ojo migra a través de la parte superior de la cabeza.

Algunos pleuronectos tienen los dos ojos en la parte izquierda. Aunque en estos animales los dos ojos están a un lado de la cabeza, hay simetría en las regiones visuales del encéfalo.

Sin embargo, el sistema olfatorio revela una excepcional asimetría anatómica del encéfalo (Figura de Cuadro A). El receptor olfatorio derecho (ROD) y las vías, incluyendo el encéfalo, son claramente mayores que sus contrapartidas en el lado izquierdo.

La asimetría estructural en el encéfalo de otros vertebrados no humanos también ha sido descrita, aunque en una extensión algo limitada.

En algunos vertebrados inferiores como los anfibios, hay una marcada asimetría en la región del diencéfalo denominada núcleo habenular. El espesor de la corteza cerebral de la rata muestra algunas asimetrías: es mayor en el lado derecho que en el izquierdo pero solamente en las regiones corticales posteriores de los animales macho (Diamond, Dowling y Johnson, 1980). Los estudios con primates no humanos muestran asimetrías anatómicas en la región del lóbulo temporal, análogas a los descubrimientos similares de los humanos. Los estudios funcionales de los vertebrados no humanos revelan muchos ejemplos de lateralización. Aquí incluimos las observaciones de los efectos de lesiones del encéfalo. En secciones posteriores llamaremos la atención acerca de que un corte quirúrgico del nervio craneal hipogloso izquierdo de un pinzón macho adulto revierte en la pérdida del canto del pájaro. La lesión en el lado derecho tiene poco impacto en la conducta vocal del pinzón (Nottebohm, 1981).

En la conducta humana la lateralidad es algo común. La mayoría de nosotros, en todo el mundo, somos diestros en las tareas, incluyendo las actividades coordinadas delicadas, tales como la escritura manual o el uso de herramientas. En humanos son también evidentes pequeñas diferencias en la apariencia externa.

Observemos la mirada en el espejo y la sonrisa. Durante este gesto expresivo se observa una ligera asimetría facial, y algunos investigadores creen que esto es importante para la expresión emocional. Pero ¿qué hay del encéfalo humano? Aunque las diferencias anatómicas entre los hemisferios cerebrales humanos no fueron advertidas por los anatomistas durante mucho tiempo, la investigación reciente de las diferencias funcionales entre los hemisferios cerebrales ha reenfocado la investigación sobre las especializaciones anatómicas del encéfalo humano, incluyendo la asimetría de las estructuras.

Las asimetrías en la morfología del encéfalo humano se hallan ahora bien documentadas en varias partes del encéfalo. Algunas regiones del lóbulo temporal relevantes para la conducta verbal son mayores en el lado izquierdo del encéfalo humano (Galaburda et al., 1978). Hay una asimetría poco definida de la longitud y la anchura de los hemisferios cerebrales derecho e izquierdo. El extremo frontal es mayor en el derecho, mientras que algunas regiones parietales y occipitales son más amplias en el lado izquierdo del encéfalo (Chui y Damasio, 1980). Podemos añadir muchos otros descubrimientos que se suman a la conclusión de que la asimetría cerebral es una característica de los humanos. Las relaciones entre estos descubrimientos anatómicos y las actividades lateralizadas siguen siendo unas importantes cuestiones a investigar.

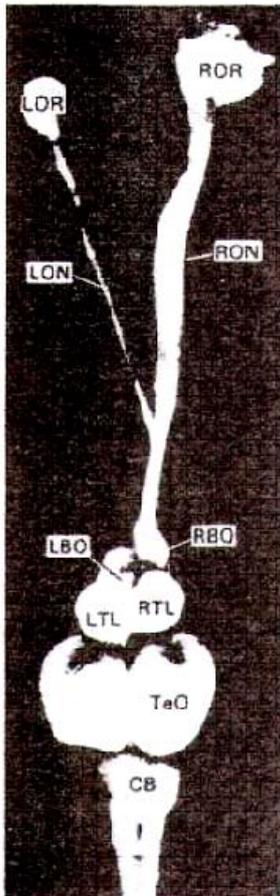


Figura de Cuadro A. Visión dorsal del encéfalo y los órganos olfatorios de la platija de invierno, mostrando la vasta asimetría del sistema olfatorio. El órgano olfatorio, su nervio, su bulbo y el telencéfalo del lado derecho son mayores que sus contrapartes contralaterales. (De P. D. P. Rao y T. E. Finger, 1984. *J. Comp. Neurol.* 63: 492-510).

De este modo, la expansión de las áreas corticales y la especialización hemisférica parecen haber hecho posible la cooperación social de los seres humanos para la búsqueda de plantas y la caza, así como su capacidad para fabricar herramientas y armas de mayor complejidad. Estas conductas que incrementaron las oportunidades humanas para la supervivencia, podían desarrollarse sólo después de que el encéfalo incrementara su tamaño y su complejidad. Así, la selección de conductas ventajosas también acarrió la selección de encéfalos más poderosos. Charles Darwin realizó esto cuando escribió:

En muchos casos el desarrollo continuado de una parte, por ejemplo el pico de un pájaro o los dientes de un mamífero, no ayudaría a las especies a obtener su alimento o alguna otra cosa; pero con el hombre podemos ver como que no hay un límite definido para el continuo desarrollo del encéfalo y las facultades mentales, en la medida en que esta facultad posee interés.

La ventaja en la supervivencia que se da en aquellos que poseen grandes encéfalos no se da sólo en los seres humanos o en los primates o en los mamíferos depredadores y las presas. Sería también limitado mantener, como George Bernard Shaw dijo en el diálogo citado al principio de su libro, que los encéfalos grandes son la especialidad de la línea de los mamíferos. Dentro de cada una de las líneas de evolución de los vertebrados hay variación en el tamaño relativo del encéfalo, teniendo usualmente las especies más evolucionadas los cocientes de encefalización mayores. Además, en cada línea de los vertebrados la parte dorsal del telencéfalo es la que se ha expandido y diferenciado en las especies más avanzadas. Como estas son las respuestas a las presiones de selección que más encontramos, pueden revelar las «reglas» de cómo el sistema nervioso se adapta y evoluciona (Northcutt, 1981).

EVOLUCIÓN DE LOS MENSAJEROS QUÍMICOS

Es posible que mucho antes de que evolucionaran las células nerviosas, los organismos tuvieran reguladas y coordinadas sus funciones y actividades por el uso de moléculas químicas que actuaran como mensajeros. El advenimiento de la señalización neural no reemplazó a los mensajeros químicos, sino que en su lugar extendió las posibilidades de comunicación química; esto es, la estimulación química de un extremo de una neurona lleva a un output de moléculas mensajeras químicas en terminales distantes de la neurona. Además, la señalización química aún existe en organismos con sistemas nerviosos complejos; tienen sistemas endócrinos cuyos mensajeros químicos están coordinados cercanamente con las señales neurales.

Aunque no podemos medir directamente los mensajeros químicos en los fósiles de los organismos primitivos, los organismos simples actuales que se asemejan a formas tempranas de vida emplean muchos mensajeros químicos, algunos de los cuales son similares a los de los organismos complejos. Por ejemplo, las células de levadura sintetizan moléculas de esteroides que se asemejan mucho a las células sexuales de los mamíferos. La hipótesis de que los mensajeros químicos son muy antiguos en la evolución se apoya en el hecho de que están muy extendidos. Por ejemplo, algunas moléculas peptídicas que los mamíferos emplean como neurotransmisores se encuentran también no sólo en los animales unicelulares como protozoos y amebas, sino también en otros organismos unicelulares como levaduras e incluso en las plantas superiores (Le Roith, Shiloach y Roth, 1982).

Debido a que los seres humanos y otros vertebrados emplean muchos de los mismos mensajeros químicos que los invertebrados, muchos estudios de la

neuroquímica y la conducta de los invertebrados han vuelto a ser relevantes para la comprensión de los sistemas nerviosos de los vertebrados.

RESUMEN. Aspectos fundamentales

1. Los estudios comparativos del sistema nervioso proporcionan comprensión de la evolución del encéfalo humano. También proveen una perspectiva para la comprensión de las adaptaciones conductuales típicas de la especie.
2. El sistema nervioso de los invertebrados varía en complejidad desde la organización en redes nerviosas de los celenterados hasta las estructuras bastante complejas de los pulpos. El sistema nervioso de los invertebrados más simples puede proporcionar un modelo simplificado para la comprensión del sistema nervioso de los vertebrados más complejos.
3. Algunas de las características distintivas de los sistemas nerviosos de los invertebrados incluyen grandes neuronas monopolares identificables y con grandes axones que componen frecuentemente los circuitos mediadores de las conductas de huida rápidas.
4. Las principales divisiones del encéfalo son las mismas en todos los vertebrados. Las diferencias entre estos animales son cuantitativamente grandes, como se refleja en las diferencias de los tamaños relativos de las células nerviosas y varias regiones del encéfalo.
5. Las diferencias de tamaño de las regiones del encéfalo entre varios mamíferos están frecuentemente relacionadas con formas distintivas de adaptación conductual.
6. Cuando se comparan animales fósiles y contemporáneos los cambios evolutivos en el tamaño del encéfalo son evidentes. El tamaño del encéfalo de una especie debe ser interpretado en términos de tamaño corporal. La regla general para los vertebrados es que el peso del encéfalo es proporcional a los dos tercios del peso corporal.
7. Algunos animales tienen encéfalos mayores de lo que se cabría esperar por la relación general entre los pesos del encéfalo y el cuerpo. Los humanos, en particular, tienen encéfalos mayores de lo que se esperaría de su tamaño corporal.
8. En cada línea de evolución de los vertebrados, hay una variación en el tamaño relativo del encéfalo, poseyendo las especies evolucionadas más recientemente los mayores cocientes de encefalización.
9. Probablemente las moléculas químicas se emplearon como mensajeros antes de que hubiesen sistemas nerviosos. Tales sustancias químicas son evidentes en muchas formas de vida y continúan como una parte importante de las señales de los sistemas nerviosos.