

CAPÍTULO 16: FILOGENIA DEL SISTEMA NERVIOSO

Introducción

La selección natural ha ido modelando toda una gran variedad de comportamientos permitiendo que los animales explotásemos distintos recursos del medio ambiente de una forma determinada, esto es, ocupásemos nuestro nicho ecológico.

El comportamiento es consecuencia de la actividad del sistema neuroendocrino y las variaciones de aquél son consecuencia de éste. La psicobiología se ocupa de comprender el comportamiento humano, de sus motivaciones y objetivos. De la misma manera que el estudio comparado del comportamiento nos ayuda a comprendernos, al tiempo que nos permite entender su funcionamiento y la tarea que realiza cada una de sus partes.

El desarrollo del sistema nervioso ha ido parejo al de la conducta, las variaciones en determinadas partes de él han propiciado la aparición de nuevos comportamientos o capacidades y el estudio comparado nos puede ayudar a descubrir la función de cada una de las partes que componen nuestro sistema nervioso.

Por muy parecidas que resulten ser algunas especies actuales a otras ancestrales, la selección natural también ha actuado sobre ellas, si bien es cierto que algunas condiciones ambientales han podido ser mantenidas a lo largo del tiempo; por otro lado, la antigüedad filogenética no implica que el diseño del sistema nervioso sea anticuado, hay diferencias en el diseño del sistema nervioso en base a la poseer una variedad mayor o menor de comportamientos.

En el contexto de la psicobiología el objetivo de la anatomía comparada es cotejar uno y otro tipo de estructuras en diferentes animales para con ellos comprender la historia evolutiva de nuestro sistema nervioso y de nuestro comportamiento.

La adquisición de las propiedades básicas del procesamiento de la información.

Las bacterias son organismos unicelulares que carecen de núcleo. Las bacterias tienen una relación activa y adaptativa con el medio ambiente, equivalente a la de los animales, ésta se puede llevar a cabo sin necesidad de sistema nervioso y para mostrar que los elementos básicos que permiten a las neuronas recibir y procesar información para generar respuestas adaptativas ya están presentes en organismos filogenéticamente tan antiguos como las bacterias.

Escherichia Coli (E. Coli) es una bacteria que habita en nuestro tracto intestinal ayudándonos a digerir los alimentos que ingerimos. Ella siente,

recuerda e investiga su medio ambiente, como si realmente fuese un animal. Si observamos a esta bacteria en un medio en el que hemos colocado distintas concentraciones de glucosa, veremos que la bacteria se mueve propulsada por sus flagelos desde las zonas en las que no hay o hay muy poca concentración de azúcar hacia las que hay mayor concentración. Este comportamiento es posible gracias a 3 circunstancias:

1. Dispone de un receptor (proteína de membrana) en su cubierta celular que detecta glucosa, también posee otros 10 o 12 tipos distintos que son específicos para diferentes moléculas que la bacteria puede encontrar en su medio ambiente (aminoácidos, otros nutrientes o toxinas).

2. Cada uno de esos receptores provoca una respuesta en el interior celular que desencadena la 3ª de las circunstancias que la bacteria necesita para poner de manifiesto su comportamiento,

3. Un cambio en la actividad de sus flagelos que le hace dirigirse hacia la zona de mayor concentración de la sustancia detectada, alejarla de ella si es tóxica, o nadar cambiando continuamente de dirección si el medio no le proporciona ningún tipo de señal.

Cuando la *E. Coli* nada a favor del gradiente o en contra del mismo, esta poniendo de manifiesto que además de ser capaz de detectar información del mundo exterior y responder a ella, que también existen mecanismos que permiten memorizar y a su vez compararla con la actual; su causa puede estar relacionada con el hecho de que la sensibilidad de los receptores sensoriales es modulada mediante un mecanismo bioquímico que modifica su estructura durante un corto periodo de tiempo, en función del pasado reciente que haya experimentado la bacteria. (respuesta distinta si ha estado expuesta que si no lo ha estado).

La *E. Coli* es capaz de integrar la información que le puedan proporcionar distintos receptores, ajustando la respuesta a sus necesidades nutricionales concretas en ese momento; ella regulará la actividad de los flagelos, los elementos motores a través de los cuales la bacteria exhibe su comportamiento, su respuesta adaptativa.

Otras bacterias, *Halobacterium salinarium*, en la que además de los receptores mencionados en la *E. Coli*, existe un fotopigmento, sensible a la luz naranja. La activación de este pigmento, al incidirle un haz de luz de la longitud de onda apropiada, hace que la bacteria se mueva en la dirección de la fuente luminosa.

Ambas bacterias son capaces de emitir un comportamiento, su conducta puede ser muy parecida a la que efectúan organismos pluricelulares dotados de sistema nervioso, debido a que: 1) Poseen receptores sensibles a distintas señales procedentes del mundo exterior, 2) mecanismos para procesarlas, compararlas cualitativa y temporalmente con otras, y 3) emitir respuestas que les permiten interactuar activa y adaptativamente con su medio ambiente.

Por lo tanto, en las bacterias ya encontramos la manifestación de un comportamiento. Cuyas similitudes con la neurona son: receptores parecidos a los bacterianos (además de otros diferentes), integran la información procedente de sus receptores a través de mecanismos bioquímicos que se ponen en funcionamiento cuando los receptores son activados, y finalmente en función de la integración de las señales recibidas, pueden emitir respuesta (aunque a las neuronas no les hace moverse).

Recibir información, procesarla y emitir una respuesta que asegure la supervivencia del organismo parecen ser propiedades inherentes al nivel celular que se manifiesta también en el resto de los niveles biológicos hasta llegar al del organismo.

El tejido especializado en el procesamiento de la información

La aparición de células eucariotas, es decir, células con una membrana nuclear que separa el material genético del resto del citoplasma, junto con la presencia de orgánulos, como las mitocondrias, que permiten un aprovechamiento más eficiente de los recursos energéticos, propiciaron la aparición de los organismos pluricelulares y heterótrofos, los **metazoos**, en los que distintas poblaciones celulares se especializan en funciones concretas que benefician al conjunto del organismo. Estas especializaciones pasaron por el desarrollo de las propiedades comentadas en las bacterias y ese fue muy posiblemente el origen de las **primeras neuronas**. Desde ese momento la diversificación conductual de los animales creció considerablemente y con ello las posibilidades de interacción activa con el medio ambiente.

Los metazoos más primitivos son los poríferos, a este *phylum* pertenecen las esponjas marinas; (Fig. 16.2) éstas pasan los días filtrando agua a través de sus poros para que las células que revisten la cavidad interna puedan atrapar las sustancias nutritivas que lleguen disueltas. Presentan un cuerpo constituido por dos capas en las que existen pocas especializaciones (epidermis y endodermis). Algunas células de naturaleza **neuroepitelial** son sensibles a estímulos táctiles y químicos. Su actividad provoca que el cuerpo del animal se contraiga y cierre sus poros (máximo despliegue comportamental).

La red nerviosa difusa

El *phylum* de los **celentéreos** es un paso en complejidad de organización y comportamental; este grupo lo constituyen animales como las hidras de agua, las anémonas de mar (Fig. 16.3), los corales y las medusas. Sus cuerpos tienen **simetría radial** y podemos decir que en ellos aparecen células especializadas que forman tejidos (nervioso, fibras musculares, glándulas y

células sensoriales). Los componentes necesarios para llevar a cabo una interacción activa y adaptativa con el medio ambiente.

El tejido nervioso de los celentéreos está formado por neuronas grandes que se distribuyen espacialmente formando una **red nerviosa difusa** que se despliega por todo el cuerpo animal (Fig. 16.4). Las características que despliega por todo el cuerpo animal son: **1)** estar compuesta por células nerviosas bipolares y multipolares distribuidas sin orden particular por todo el cuerpo animal; **2)** las prolongaciones de las neuronas aún no tienen una diferenciación funcional clara en la que puedan distinguir axones y dendritas; **3)** las neuronas generan impulsos nerviosos que, en contraste con lo que ocurre en el resto de sistemas nerviosos, se transmiten por la red en todas las direcciones por igual, no existiendo, polaridad entre los contactos sinápticos. Una estimulación de cualquier punto del cuerpo del animal puede desencadenar una acción en todo su sistema efector (músculos y glándulas); **4)** las neuronas están muy próximas a los órganos efectores; y **5)** en la red difusa no existe ningún tipo de especialización regional y cuando se separa cualquier parte del animal ésta responde ante los estímulos de igual manera que cuando se halla en el animal intacto.

El **potencial de acción** es uno de los logros de la red difusa, propiedad indispensable para el desarrollo de sistemas nerviosos grandes. En los celentéreos aparecen también células neuroepiteliales sensibles a estímulos táctiles (**mecanorreceptores**), químicos (**quimiorreceptores**) y electromagnéticos (**fotorreceptores**). En el *phylum* de los celentéreos existen especies con avances en el diseño del tejido nervioso que permiten un repertorio conductual amplio, en el que podemos destacar la aparición del movimiento, la depredación, la conducta agresiva y la sexual.

LOS CELENTÉREOS: LOS INVENTORES DEL MOVIMIENTO Y LA DEPREDACIÓN

En los más simples, como la **hidra**, en la zona cercana a la boca se puede observar una mayor densidad neuronal que en el resto del cuerpo, lo que permite dar lugar a reflejos locales especializados que se ponen en funcionamiento como consecuencia de la estimulación de los tentáculos y permiten al animal ingerir alimento. Surge así la depredación controlada.

La **anémona** es otro de los inventores en el mundo pluricelular, ésta presenta dos grupos de músculos, unos longitudinales y otros transversales, que le permiten, a través del control del tejido nervioso, contraer su cuerpo, contorsionarse o saltar ante el ataque de una estrella de mar por ejemplo. Despliegan comportamiento territorial y agresivo compitiendo con otros congéneres por un determinado sustrato donde asentarse.

Las **medusas** son los primeros nadadores pluricelulares, tienen un sistema nervioso en el que la red comienza a dejar de ser difusa; efectivamente existe una red nerviosa difusa, pero también aparecen las primeras agrupaciones neuronales que forman un anillo nervioso, esbozo de los futuros ganglios nerviosos. Además de quimiorreceptores y mecanorreceptores, ya encontramos fotorreceptores, denominados *ocelos*, que guían sus movimientos detectando cambios en la intensidad lumínica y receptores del equilibrio que le ayudan a estabilizar su cuerpo en el agua. Las medusas también son depredadoras. (Ver Figs. A y B pág. 670)

El sistema ganglionar: Primer nivel de organización del tejido nervioso

En el *phylum* de los **anélidos** aparece la agregación neuronal, característica de organización del tejido nervioso de las lombrices de tierra

y las sanguijuelas; la agregación neuronal proviene de la diversificación conductual que se fue dando a partir de las agrupaciones neuronales simples de las medusas. Éstas presentan una capacidad locomotriz mayor que la de los celentéreos.

Los Ganglios

Los anélidos son organismos pluricelulares de cuerpo cilíndrico y simetría bilateral que en su fase embrionaria ya presentaban tres capas celulares (ectodermo, mesodermo, endodermo) y celoma. Además, poseen una organización metamérica, esto es, un cuerpo segmentado en unidades llamadas metámeros. El sistema nervioso de este grupo presenta una organización general también segmentada, metamérica que perdura en los vertebrados.

En estos animales el sistema nervioso se organiza en **ganglios**, masas neurales compactas que favorecen un contacto más rápido entre las células nerviosas y un mayor grado de integración de la información. En la parte rostral, por encima de la boca, se sitúan un par de ganglios de los que surge una cuerda nerviosa (doble en los anélidos filogenéticamente más antiguos y simple en los modernos) que recorre longitudinalmente el cuerpo formando un cordón nervioso ventral que conecta el par de ganglios alojados en cada metámero.

Los ganglios están formados por los somas neuronales, sus dendritas y axones, así como las prolongaciones nerviosas procedentes de otros ganglios. Los somas neuronales se sitúan en la periferia del ganglio, mientras que sus fibras forman un **neuroepitelio** central donde se realizan los contactos sinápticos. Los ganglios de metámeros adyacentes están conectados por haces nerviosos llamados **conectivos**, mientras que las fibras que comunican los ganglios de cada segmento se denominan **comisuras**. De los ganglios salen los nervios que conectan con los músculos, las glándulas y los órganos sensoriales.

Las neuronas de estos ganglios suelen presentar una sola dendrita (unipolares) que se ramifica hacia el neuropilo o hacia los receptores sensoriales alojados en el metámero. De esta dendrita también sale el axón que se dirige (según función) hacia el neuropilo, fibras musculares y glándulas, hacia el ganglio situado en el mismo metámero o, por medio de conectivos, hacia los ganglios alojados en otros segmentos.

El nivel de organización del sistema nervioso de los anélidos se puede dividir en dos partes: **SNP** y **SNC**. El **SNC** está formado por el sistema ganglionar que procesa la información del exterior y controla el SNP. El **SNP** está formado por los receptores sensoriales y los nervios a través de los cuales el SNC recibe su información y la envía a los músculos y las glándulas. (Fig. 16.5)

La encefalización

El tamaño de los ganglios no es similar en todos los metámeros, esto es debido a 2 causas: **1)** El tamaño está directamente relacionado con la cantidad de funciones que realice el ganglio; **2)** La tendencia filogenética a crear unidades funcionales mayores que las metaméricas a través de la fusión de dos o más de estas unidades. En el sistema nervioso se da la **fusión** respectivos ganglios, circunstancia muy notable en los ganglios situados en la parte anterior, rostrales, cercanos a la boca del animal (Fig. 16.6) (la que antes entra en contacto con el mundo exterior, en la recepción a distancia de los estímulos ambientales). Ello permite al animal descubrirlos sin necesidad de entrar en contacto directo con la fuente estimular (el caso de los quimiorreceptores (olfato), receptores auditivos y fotorreceptores (visión)). La velocidad de procesamiento, junto con la integración de la información procedente de distintos receptores sensoriales, propició la fusión de los correspondientes ganglios permitiendo una relación más estrecha y eficaz de las neuronas involucradas, favoreció el que se convirtieran en los organizadores de buena parte del comportamiento del animal a través del control del resto de ganglios. Por la similitud anatómica y funcional con el encéfalo de vertebrados (agrupación neuronal rostral encargada de la coordinación y regulación de otros centros nerviosos), a estos ganglios se les denomina **ganglios cerebrales** o **encefálicos**. Al proceso general que a lo largo de la filogenia ha ido acumulando progresivamente mayor cantidad de neuronas en la parte anterior del cuerpo de distintas especies animales, se le llama **encefalización**.

El sistema ganglionar también aparece en los *phyla* de los artrópodos y moluscos, que tienen un sistema organizado de esta forma. La encefalización de los invertebrados alcanza su máximo grado en los insectos y los cefalópodos. En estos *phyla* se produce un considerable desarrollo de los órganos sensoriales, apareciendo receptores especializados para el tacto, la audición, la visión, la propiocepción y el equilibrio. Por otro lado, la actividad motora se incrementa gracias a la aparición de apéndices articulados (patas y alas) en artrópodos y el pie, los tentáculos y el manto en moluscos. La relación con esta actividad en la mayoría de invertebrados existen axones de gran calibre, dispuestos longitudinalmente a lo largo del cuerpo del animal, que permiten una conducción rápida de los impulsos nerviosos. Los invertebrados carecen de mielina por lo que la transmisión rápida del impulso nervioso sólo puede ser conseguida, incrementando el diámetro del axón; este incremento tiene un coste energético considerable y no es una estrategia implantada con carácter general en el SNC de los invertebrados. Estos axones intervienen en situaciones de alarma, que permiten al animal desplegar una conducta de escape en un corto espacio periodo de tiempo (coletazo de la langosta,

propulsión a chorro del pulpo o la rápida huida de la cucaracha) (cuadros 16.2 y 16.3 y Fig. 16.7). A estos axones se les denomina **axones gigantes**.

Las neuronas con axones gigantes son el eslabón final de circuitos reflejos conectados a través de sinapsis eléctricas. Éstas tienen la ventaja de ser muy rápidas y permiten sincronizar en muy poco tiempo a grupos de neuronas para que den una respuesta conjunta. Sin embargo tienen el inconveniente de no poder ser moduladas (propiedad exclusiva de las sinapsis químicas).

Perspectivas del Sistema Nervioso de los invertebrados

Se piensa que el diseño del sistema nervioso de los invertebrados tiene serias dificultades para incrementar el desarrollo alcanzado en insectos y cefalópodos, debido a dos limitaciones: 1) el **tamaño corporal** que pueden alcanzar estos organismos y 2) la **velocidad de transmisión del impulso nervioso** que son capaces de alcanzar sus neuronas.

1 **Tamaño corporal**: la adquisición de repertorios conductuales plásticos, es decir, aquellos que permiten adaptarse al animal a un amplio conjunto de cambios ambientales, están directamente relacionados con una mejora de su éxito reproductivo;

2 **La velocidad de transmisión del impulso nervioso**: el despliegue de este tipo de comportamientos necesita de un sustrato nervioso cuyo tamaño permita la creación de los circuitos que integren la información multisensorial, permitan el desarrollo de procesos de aprendizaje y el almacenamiento de lo aprendido (memoria).

La **Capacidad de adaptación conductual** a las condiciones ambientales está directamente relacionada con el tamaño del encéfalo. Los datos apuntan a una relación directa entre el peso corporal medio de una determinada especie y el de su encéfalo. El exoesqueleto de los artrópodos da protección mecánica al tiempo que soporta sobre el que anclar los músculos que permiten el movimiento del animal. El exoesqueleto también supone una desventaja, a la hora de aumentar el tamaño corporal ya que para que el animal incremente su tamaño primero debe desprenderse del esqueleto y construir uno nuevo, mayor. (resumen Pág.681)

El tubo neural: Sistema de organización del tejido nervioso.

Los vertebrados, consiguen mayor desarrollo encefálico, por un lado, poseen un **esqueleto interno** que permite el desarrollo de cuerpos grandes y ello lleva parejo un incremento de la masa muscular y un mayor control nervioso sobre ella que propicia un desarrollo del SNC. Por otro lado, salvo los vertebrados no mandíbulados (peces como lampreas), disponen de células especializadas que recubren los axones de sus neuronas con una **vaina de la mielina** que hace posible que el impulso nervioso pueda

transmitirse a grandes distancias y a gran velocidad y aísla los axones evitando crear interferencias entre ellos, al tiempo que ahorra energía ya que el coste energético de la transmisión a lo largo de axones mielinizados no es ningún obstáculo que la maquinaria metabólica de la neurona pueda atender. Las neuronas de los vertebrados pueden enviar mensajes a gran escala; las células nerviosas de los invertebrados están limitadas. El esqueleto interno y la mayor velocidad de transmisión, eliminan las limitaciones en el incremento del SN, y han hecho posible, entre otros factores, el gran desarrollo del encéfalo de los vertebrados.

Los vertebrados pertenecemos al *phylum* de los **cordados**, de este también forman parte los urocordados, como la ascidia, (16.8) y los cefalocordados como el **anfioxo** (16.9), ambos sin esqueleto. La característica de este *phylum* es la presencia de la **notocorda** o cuerda dorsal; estructura que es fundamental para la inducción del tejido nervioso durante el desarrollo embrionario y para la formación de la columna vertebral. Una hipótesis no corroborada plantea que posiblemente las larvas de alguna especie de urocordados, habrían mantenido sus características larvarias hasta la etapa adulta sin transformarse en organismos sedentarios adheridos al fondo marino, dando lugar a los animales que habrían originado los vertebrados.

El **SNC de los vertebrados** (a diferencia de los invertebrados), se sitúa dorsalmente dentro de una cavidad protegida por el tejido óseo (el cráneo y la columna vertebral). Al igual que el SNC de algunos invertebrados, presenta simetría bilateral y es segmentado (evidente solo en la medula espinal del adulto) En fases embrionarias también es visible en distintas vesículas encefálicas.

El **SNP de vertebrados** tiene una **organización ganglionar** que recuerda al SNC de los invertebrados.

El diseño más básico del sistema nervioso de los vertebrados puede que fuese similar al del anfioxo (Fig.16.9), es decir, un tubo neural dorsal en el que habría una **polarización rostrocaudal** poco marcada y una **especialización funcional dorsoventral** (como la de la medula espinal y el tronco del encéfalo en todos los vertebrados - sensorial la parte dorsal y motora la ventral - . Las actuales lampreas podrían tener un SN similar al de los primeros vertebrados; estos peces (Fig. 16.10) disponen de una clara polarización rostrocaudal al presentar en el extremo rostral un encéfalo distinguible que consta de tres vesículas: **encéfalo anterior** (telencéfalo y diencéfalo el **encéfalo medio** (mesencéfalo) y entre este y la medula espinal, el **encéfalo posterior** (metencéfalo y mielencéfalo). Los mayores y más importantes cambios ocurridos a lo largo de la filogenia del sistema nervioso de vertebrados se han producido en el encéfalo anterior.

La Médula espinal y el Encéfalo Posterior

La médula espinal y el encéfalo posterior son bastante constantes en todos los vertebrados. Sin embargo presentan variaciones derivadas de las adaptaciones puntuales que las distintas especies han realizado a lo largo de la filogenia. Es el caso por ejemplo, de las variaciones de la longitud de la **médula espinal**, (Fig.16.11) que en algunas especies ocupa toda la columna vertebral mientras que en otras se reduce a las vértebras cervicales; la presencia o ausencia de un *filum terminale*; las intumescencias (ensanchamientos de la médula) cervical y lumbar que aparecen en los tetrápodos son consecuencia de la inervación asociada a las extremidades; el aumento del **tronco del encéfalo**, (Fig. 16.12) por distintos motivos en distintas especies. En el encéfalo posterior se encuentra también el **cerebelo**, estructura que, junto con los hemisferios cerebrales, es la más variable en los vertebrados (implicación en el mantenimiento del equilibrio, la suavidad y la coordinación de la actividad motora, el aprendizaje motor, etc.)

EL CEREBELO UN BUEN MODELO PARA ESTUDIAR LOS CAMBIOS ADAPTATIVOS DEL SNC.

El cerebelo, junto con los hemisferios cerebrales, es la estructura encefálica más variable de la historia de los vertebrados. El cerebelo paulatinamente ha ido integrando mayor cantidad de información sensorial (vestibular, somatosensorial, visual y auditiva) mejorando el mantenimiento del equilibrio en el espacio, la suavidad y la coordinación de la actividad motora y el aprendizaje motor de los vertebrados.

El lóbulo floculonodular, junto con la lingula del vermis, constituyen el **arquicerebelo**. Esta es la región que primero aparece en la filogenia y está íntimamente relacionada con el sistema vestibular y desde un punto de vista funcional se denomina **vestibulocerebelo**. El arquicerebelo está relacionado con el mantenimiento del equilibrio en el espacio, los reflejos oculares y el tono muscular.

El **paleocerebelo** constituido por el lobulillo central, la úvula, la pirámide y el vermis, esta división del cerebelo esta relacionada con el control de los músculos axiales del tronco. Por esta relación con la médula, esta división filogenética forma parte funcionalmente del **espinocerebelo**. La parte del paleocerebelo alojada dentro del lóbulo anterior esta relacionada con la coordinación de los músculos caudales del tronco y alojadas en el lóbulo posterior o medio con su parte rostral. La división más reciente es el **neocerebelo** formado por los hemisferios cerebelares y el vermis medio (Fig. A). Aunque el origen filogenético es reciente, la parte intermedia es funcionalmente espinocerebelar, ya que esta relacionada con el paleocerebelo. Con la musculatura axial del tronco y extremidades. Las proporciones restantes de neocerebelo se denominan, desde el punto de vista funcional, como pontocerebelo, o cerebrotocerebelo, ya que están relacionadas con los núcleos pontinos que reciben aferencias directas de la corteza cerebral.

Esta división cerebelar interviene en la coordinación de los músculos de las extremidades, particularmente con los grupos distales, concretamente la parte distal de los hemisferios, localizada en el lóbulo anterior, está asociada con la coordinación de las extremidades inferiores y localizada en el lóbulo medio con las extremidades anteriores.

El desarrollo del cerebelo a lo largo de la filogenia guarda una estrecha relación con las actividades motoras que van desplegando los animales y con el desarrollo de la musculatura corporal, así como con la aparición de extremidades y de otras estructuras filogenéticamente más recientes representan un punto alto en este desarrollo, decae en anfibios para volver a empezar su desarrollo hasta mamíferos, adquiriendo en el hombre un alto grado de complejidad, en estrecha relación con el variado repertorio motor de nuestra especie. (Mirar Fig. B, C, D).

El encéfalo medio

La parte dorsal del mesencéfalo está formada por el colículo superior y el inferior (en vertebrados no mamíferos al colículo superior se le denomina *tectum* - techo óptico - y al inferior *torus semicircularis*). Estas estructuras están relacionadas en todos los vertebrados con la información visual y auditiva, respectivamente. Al **colículo superior** llegan fibras procedentes de la retina y es el centro visual primario en todos los vertebrados menos en

los mamíferos (la relevancia que pueda suponer la información visual par un vertebrado no mamífero esta estrechamente relacionada con el tamaño del techo óptico (Fig. 16.13). El *torus* en los peces, el **colículo inferior** en mamíferos, recibe información directa de los centros del encéfalo posterior relacionados con los órganos de la línea lateral (Fig. 16.14) y en los tetrápodos de los equivalentes centros auditivos. También por el tamaño de esa estructura podemos hacernos una idea de la importancia que representa para un animal la información auditiva, ya que estará más desarrollada, Ej. Ranas.

En peces y anfibios, el techo óptico recibe, además de la información visual, fibras procedentes de otros sistemas sensoriales, convirtiendo a esta región en un importante centro de iniciación del comportamiento a través de los axones descendentes que le conectan con los centros motores de la médula espinal, involucrados en la natación, y con los centros motores del tronco del encéfalo, que controlan el movimiento de las mandíbulas y los músculos oculares.

El encéfalo anterior: el Diencefalo

El encéfalo anterior esta formado por el diencefalo y los hemisferios cerebrales. El **hipotálamo** es la parte más desarrollada del diencefalo en peces y anfibios (por el menor desarrollo de otras áreas), el hipotálamo está relacionado con el mantenimiento de la homeostasis, las conductas agonísticas, la conducta sexual y la conducta reproductora. Entre sus funciones homeostáticas hay que destacar la **termorregulación**, aspecto que aparece en la filogenia del los vertebrados en aves y mamíferos. Por el contrario, los peces, anfibios y reptiles dependen de fuentes caloríficas externas y se denominan **poiquiloterms**.

El fenómeno de la termorregulación parece ser uno de los principales hitos de la evolución del SNC de los vertebrados ya que su consecución involucra a diversos núcleos hipotalámicos y otras regiones tales como el tálamo y los hemisferios cerebrales, cuya actividad es fundamental para la localización y selección de alimentos energéticamente idóneos. De esta forma, se puede mantener la tasa metabólica necesaria para que permanezca constante la temperatura corporal.

En el extremo dorsal del diencefalo se encuentra el epítálamo, en él se halla el denominado complejo pineal, cuerpo pineal, glándula pineal o epífisis, según el vertebrado que se trate. Esta estructura es la única región par, esta relacionada con la conducta de regulación de la temperatura y los ciclos circadianos. Su origen está ligado al desarrollo de fotorreceptores alojados en la zona parietal del cráneo. Estos son sensibles a los cambios en la intensidad lumínica y constituyen el denominado "**tercer ojo**" u **ojo parietal** de muchos peces. (Fig. 16.15) El ojo parietal esta conectado con la epífisis y la habénula y no existe en el resto de vertebrados. En el resto de aves y

mamíferos, el cuerpo pineal se transforma en la **glándula pineal**, cuya función consiste, en segregar la hormona melatonina con una ritmicidad circadiana (24h) determinada por el ciclo de luz - oscuridad. La información visual no le llega a la glándula pineal a través del ojo parietal, sino indirectamente a través de las eferencias que recibe de el núcleo hipotalámico supraquiasmático, conectado directamente con los fotorreceptores alojados en la retina de los ojos frontales.

El **tálamo** es una compleja estación interpuesta entre el mundo sensorial contralateral y los hemisferios cerebrales. Es la zona del diencefalo que más cambios presenta en tamaño y complejidad entre las especies de vertebrados. En la mayoría de peces y anfibios es relativamente pequeño (3 núcleos que proyectan a la corteza cerebral y reciben información del sistema auditivo (en anfibios adultos), información relacionada con el órgano de la línea lateral (en peces y renacuajos) y del sistema somatosensorial. En reptiles, aves y mamíferos, el tálamo es más grande y presenta numerosas agrupaciones neuronales con importantes funciones de coordinación sensorial y motora.

El encéfalo anterior: Los Hemisferios Cerebrales

En las lampreas la función de los hemisferios cerebrales es procesar la información olfativa procedente de los bulbos olfatorios para controlar su comportamiento depredador y reproductor. Gradualmente a lo largo de la filogenia, la información ascendente, principalmente del tálamo va adquiriendo más relevancia y provoca la expansión de los hemisferios cerebrales. Esta circunstancia hace que el procesamiento de la información olfativa pierda importancia relativa por el incremento de las áreas de los hemisferios cerebrales dedicadas a las aferencias procedentes de otros sistemas sensoriales. La **expansión de los hemisferios cerebrales** es la marca distintiva de la evolución del encéfalo de los vertebrados y alcanza su máximo exponente en aves y mamíferos.

Las estructuras subcorticales de los hemisferios cerebrales, como los **ganglios basales**, también van modificando su estructura y función, regulando los nuevos repertorios motores que van apareciendo. Otra estructura, la **amígdala**, mantendrá bastante inalterada su función, ayudándonos a detectar y responder a las situaciones que comprometan nuestra integridad antes de que la estructura filogenéticamente más reciente, la **neocorteza**, nos haga tomar conciencia del riesgo. También contribuirá a que no se nos olvide cualquier situación que nos haya producido una emoción intensa, buena o mala. Son funciones importantes para la supervivencia y el éxito reproductivo, que la evolución las ha mantenido como equipaje imprescindible para el discurrir de la vida de los vertebrados.

La corteza cerebral

El carácter diferencial del sistema nervioso de los mamíferos es la neocorteza. Su antecedente puede que sea el telencéfalo dorsolateral de anfibios (Fig. 16.16 A), el cual se sitúa cerca del ventrículo y presenta una capa de células periventriculares que reciben información olfativa, y desde el tálamo, visual, auditiva y somatosensorial. En reptiles (Fig. 16.16B) ya existe una corteza cerebral bien definida, laminada (3 capas), que se extiende por la zona medial y lateral de los hemisferios. En mamíferos, únicamente la **corteza piriforme (paleocorteza)** y la **formación hipocampal (arquicorteza)** muestran *tres capas*, el resto de la corteza de los mamíferos presenta 6 capas y constituye la más reciente adquisición filogenética del SN: la **neocorteza o isocorteza**. (Fig. 16.16C)

La **organización laminar** parece ser la más sofisticada forma de organización neuronal del SN y la neocorteza, es su máximo exponente. Basada en la distribución de células y las fibras en capas separadas lo que permite un procesamiento organizado de la información que llega a las distintas regiones corticales. La **organización columnar** introduce una nueva dimensión en el procesamiento de la información que realiza esta región encefálica.

LA EVOLUCIÓN PARALELA DE LOS HEMISFERIOS CEREBRALES DE AVES Y MAMÍFEROS.

Las aves y los mamíferos son las dos clases de vertebrados en las que más se desarrollan los hemisferios cerebrales como consecuencia de la invasión de las fibras talámicas. Estas aferencias aportan información somatosensorial, auditiva y visual que desencadenan en desarrollo de las zonas filogenéticamente más recientes de los hemisferios cerebrales de estos animales. El desarrollo de estas áreas sigue estrategias distintas en ambos grupos. Mientras que en mamíferos aparece una estructura fuertemente laminada, la neocorteza; en aves el incremento de los hemisferios se hace siguiendo el patrón de agrupación neuronal no organizada de otras regiones encefálicas, apareciendo los núcleos neoestriado y hiperestriado.

A pesar de las diferencias citoarquitectónicas entre aves y mamíferos (nuclear frente a laminar), funcionalmente manifiestan una sorprendente similitud fruto de un proceso de evolución paralela a través del cual. Se ha seguido la misma estrategia de diferenciación sobre sustratos distintos. Parece ser que estas diferencias en los hemisferios cerebrales de aves y mamíferos son debidas a que las neuronas constituyen las regiones filogenéticamente recientes de aves y mamíferos son consecuencia de la actividad mitótica de distintas regiones periventriculares durante el desarrollo embrionario. (Mirar Fig. A, B, D)

Paralela a esta organización laminar y columnar de la corteza cerebral, las células que la componen van adquiriendo mayores grados de especialización. Las **células piramidales** (Fig. 16.17) el tipo celular más característico de la corteza cerebral que sólo se encuentra en reptiles y mamíferos (Fig. 16.18). En estos últimos es donde mayor grado de especialización morfológica presentan estas neuronas como consecuencia de la mayor regionalización de las aferencias que reciben. Estas características hacen posible que en la neocorteza se creen circuitos locales muy especializados, auténticos sustratos de las conductas más complejas.

La neocorteza es una región funcionalmente heterogénea ya que presenta **especializaciones locales** relacionadas con la tarea que realiza (sensorial, motora, asociativa) y con la información sensorial que procesa (olfativa, somatosensorial, auditiva y visual.). El tamaño de la neocorteza es muy

limitado en los mamíferos filogenéticamente antiguos como el erizo y el murciélago (insectívoros). Sin embargo en otros grupos, como los primates y cetáceos, su desarrollo es mayor. Se estima que por cada centímetro cuadrado que se incrementa la superficie cortical, un millón de nuevas neuronas se incorporarán a esta región encefálica.

Dentro de la neocorteza el tamaño de las **áreas sensoriales** es muy variado y está relacionado con el nicho ecológico que ocupa cada especie particular. Por ejemplo, la rata es un animal nocturno, y por eso, tiene como desarrollado el sistema visual, lo cual correlaciona con la poca superficie cerebral encargada de procesar las señales visuales. Sin embargo, el tacto en la rata es un elemento fundamental para desenvolverse por la noche (Fig. 16.20). Un componente de la información táctil procede de las vibrisas de sus bigotes, por ello, el área somatosensorial correspondiente, esta muy desarrollada en las ratas. En nuestro caso, la boca junto con las manos, representan los órganos táctiles primarios y ocupan una importante parcela de nuestra corteza somatosensorial.

La **corteza motora** primaria no varía mucho en las diferentes especies de mamíferos debido a que está relacionada con la musculatura corporal y su control. Existen grandes diferencias en el tamaño relativo de las áreas de la corteza motora primaria en las que se representan las distintas regiones corporales que se encargan del control de determinados músculos relacionados con el tipo de comportamiento que el animal despliega.

Las regiones corticales que no reciben información sensorial ni están involucradas en el control motor directo son las **áreas corticales de asociación**. Su función principal es integrar la información sensorial recibida por las distintas regiones corticales y subcorticales, participando en el inicio y control de los comportamientos elaborados que responden de una forma más plástica a los cambios ambientales. Es en éstas áreas donde se da mayor incremento de tamaño en primates (Fig. 16.21) causante del desarrollo de sus encéfalos. En humanos representa el 84% de la neocorteza y son responsables del gran volumen de nuestro encéfalo. El tamaño de la corteza somatosensorial o motora no esta relacionado directamente con el tamaño del cuerpo. Los lóbulos prefrontales y parietales están constituidos por este tipo de corteza. La corteza parietal integra la información visual, auditiva y táctil. En los humanos esta relacionada con el lenguaje. Los lóbulos prefrontales intervienen en la toma de decisiones, en el establecimiento de la prioridad temporal de las secuencias conductuales, en la definición de objetivos e integración de distintos esquemas para generar planes de acción y, junto con la amígdala u otras estructuras subcorticales, en las emociones y los sentimientos.

Resumen Pág. 703

Factores que pueden estar involucrados en el desarrollo del encéfalo

En nuestra especie y en muchas otras, percibimos los cambios en nuestro medio ambiente gracias al sistema nervioso. Él nos permite hacer frente a las variaciones que los recursos y los riesgos experimentan en el espacio y el tiempo; recibe la información a través de los sentidos, la procesa y genera respuestas adaptativas que amortiguan el efecto de los cambios ambientales.

El comportamiento juega un papel muy importante en la adaptación de los organismos al ambiente, por ello, desde que apareció, el sistema nervioso viene experimentando una gran presión selectiva que ha incrementado su tamaño y organización para, desplegar nuevas conductas adaptativas. Los organismos con circuitos neuronales más numerosos y complejos pueden efectuar un mejor procesamiento de la información, aumentar su capacidad sensorial detectando mejor los cambios ambientales y mejorar el control motor para huir o atacar, defender el territorio, reproducirse o manipular diestramente objetos. El aumento de los sistemas de integración permite filtrar mejor la información sensorial, codificarla, almacenarla y recuperarla, posibilitando un mejor uso de la experiencia.

El tamaño del Encéfalo

Cuando los recursos son escasos, su distribución es muy variable, se tiene altos requerimientos de energía y se debe sobrevivir durante largos periodos de tiempo, los encéfalos de los organismos son usualmente grandes y complejos.

En 1973 Harry Jerison descubre que cuando los pesos corporales son representados frente a los pesos encefálicos, los animales de un grupo particular quedan comprendidos dentro de un polígono bien defendido. (Fig. 16.22)

Principios que pueden ayudar a entender el desarrollo del sistema nervioso a lo largo de la filogenia:

- 1) los encéfalos crecen a medida que aumenta el peso corporal, lo que implica que al comparar los pesos de los encéfalos de diferentes animales debemos tener en cuenta sus pesos corporales;
- 2) los animales homeotermos, aves y mamíferos, presentan los mayores encéfalos para cada peso corporal.
- 3) La expansión de los encéfalos no sólo ocurre en mamíferos sino también en diferentes clases de vertebrados, como por ejemplo, rayas y tiburones.

El incremento de cuerpo parece ser un elemento que provoca el desarrollo del encéfalo pues en general los animales con cuerpos más grandes tienen encéfalos más voluminosos. A finales del siglo XIX se estableció lo que entonces se denomina cociente de encefalización (CE),

que es la relación que existe entre el peso medio actual del encéfalo de una especie determinada (P_a) y el que cabría esperar de acuerdo con su peso corporal (P_e) ($CE = P_a/P_e$) (el tamaño esperado se calcula a través de un análisis de regresión. (Fig. 16.23). Encefalización por encima de lo esperado (superior a 1) por ejemplo, gato, hombre, etc. y los que se encuentran por debajo del valor esperado (inferior a 1). Y cuando el cociente de encefalización corresponde con su peso corporal es igual a 1.

Nuestra especie tiene un índice de encefalización superior a 7, esto quiere decir, que nuestro encéfalo es 7 veces más grande de lo que nos correspondería por el tamaño de nuestro cuerpo.

El hecho de que los cuerpos grandes tiendan a tener encéfalos voluminosos guarda relación directa con la necesidad de coordinar y regular mayor cantidad de glándulas, órganos y músculos. Sin embargo, el que el tamaño del encéfalo de determinadas especies se desvíe de que cabría esperar de acuerdo con sus pesos corporales, nos está indicando que el tamaño de sus encéfalos están contribuyendo variables distintas al peso corporal que son la causa de la diferencia con el valor esperado. Hay distintas hipótesis que involucran diferentes estrategias evolutivas, factores fisiológicos, factores ecológicos y factores etológicos.

Estrategias Evolutivas

El tamaño del encéfalo puede ser consecuencia de dos estrategias evolutivas encaminadas a aumentar la aptitud inclusiva. 1) prima la inversión en muchos descendientes frente a la inversión en cuidados postnatales y 2) prima la inversión en cuidados postnatales frente a la inversión en el número de descendientes. Las circunstancias por las que hay pasado una determinada especie han sido las que han determinado que la selección natural primase un tipo u otros de estrategia y, parece ser, que la actuación de la selección natural en una o otra dirección ha favorecido el desarrollo o no de grandes encéfalos.

Selección r la selección que favorece la inversión en muchos hijos y pocos cuidados.

Selección k la selección que favorece la inversión en muchos cuidados frente a la inversión en el número de descendientes.

La selección k favorece los desarrollos ontogénicos lentos, grandes cuerpos, una vida larga, más episodios reproductivos, pequeñas camadas y gran inversión de recursos en cada descendiente. La actuación prolongada de ésta promueve que los individuos de la especie que la han experimentado sean grandes, más longevos, tengan un desarrollo lento en el tiempo y mayor tiempo de interacción entre los adultos y las crías, lo cual facilita la oportunidad de largos periodos de aprendizaje.

La selección r favorece los desarrollos ontogénicos rápidos, la acción continuada de esta hace que longevidad sea pequeña, alcanzan enseguida la

madurez sexual y tienen menos episodios reproductivos. Ello lleva aparejado menos tiempo para aprender, y por tanto la necesidad de utilizar programas conductuales con un fuerte determinismo genético y poca plasticidad.

Factores Fisiológicos

La **termorregulación**, influyó en el desarrollo del encéfalo. La termorregulación es la posibilidad de mantener la temperatura corporal en un valor constante, es idóneo para el correcto funcionamiento de la maquinaria metabólica del organismo e independiente, dentro de unos márgenes amplios, de las fluctuaciones ambientales, permitió eliminar o relativizar el efecto de otra variable ambiental, la temperatura y ocupar nuevos nichos ecológicos.

La homeostasis térmica obliga a mantener de forma constante una tasa metabólica alta (oxígeno consumido por gramo de peso corporal) y ello lleva implícito cambios en la frecuencia de la ingestión del alimento, en la calidad de la comida, en la masticación, en la respiración y en el comportamiento. Se piensa que estas circunstancias fueron las que ejercieron una presión selectiva que contribuyó al desarrollo de estructuras encefálicas que resolviesen el problema de localizar eficientemente las fuentes constantes de alimentos, aprender a buscarlas y recordar su localización.

La termorregulación esta estrechamente asociada al tamaño corporal, ya que, los cuerpos grandes mantienen mejor la temperatura que los pequeños. Tanto aves como mamíferos han solucionado este problema a través del comportamiento parental, suministrar cuidados y alimentos a las crías hasta que puedan valerse por si mismas.

La expansión del encéfalo aporta el sustrato para el despliegue de esos comportamientos y el almacenamiento de lo aprendido durante las primeras etapas de la vida, ya que la observación de los padres puede ser fundamental para un adecuado aprendizaje de los cuidados parentales a dispensar a la siguiente generación. Es difícil encontrar cual es la causa que primero desencadenó el incremento del encéfalo, seguramente fueron un cúmulo de causas las que propiciaron dicho incremento (Fig. 16.24). Los animales homeotermos tienen encéfalos más grandes que los poiquilotermos.

Los cerebros grandes son ventajosos, pero son costosos en términos de tiempo que se requieren para desarrollarlos y de la energía necesaria para mantenerlos. Su lento desarrollo hace necesario el auxilio de los progenitores durante un largo periodo de tiempo. El tamaño relativo del encéfalo de un recién nacido es mayor que el de un adulto. Asimismo, durante las primeras etapas postnatales de vida se deben invertir muchos recursos en el desarrollo de los árboles dendríticos neuronales, de los axones, la mielinización de éstos y la formación de sinapsis. Ello supone gran coste para las madres ya que la lactancia, en especies de mamíferos de pequeño tamaño, puede suponer la ingesta del triple de comida de una dieta

normal. La composición nutricional de la leche materna influye en el adecuado desarrollo del sistema nervioso de las crías.

En los primates se ha observado que existe una relación inversa entre el tamaño del encéfalo y del estómago e intestinos. Ello es debido a que el sistema metabólico de los primates no permite incrementar el tamaño de un órgano sin detraer los requerimientos energéticos de otro órgano. La reducción del estómago e intestinos a lo largo de la filogenia va asociada a un funcionamiento más eficaz de estos (Fig. 16.25)

Factores Ecológicos

El motor de la tendencia a un mayor desarrollo encefálico quizá haya sido la presión selectiva ejercida hacia la ocupación de nuevos nichos ecológicos, ya que existe una relación directa entre el tamaño y complejidad del encéfalo y el grado de ocupación de aquellos. Las especies con grandes cerebros presentan un mayor grado de ocupación de nuevos y diversos nichos ecológicos.

Cuando la competencia dentro de un nicho aumenta, aquellos organismos que puedan ganarse la vida de una forma distinta a como lo hacen los demás lograrán muy posiblemente aumentar su aptitud inclusiva. Una de las consecuencias de la evolución es la diversificación del número de nichos ecológicos una especie puede ocupar. El aumento de la masa encefálica ha favorecido la diversificación comportamental, y ella a su vez, han permitido aumentar la cantidad de respuestas que se pueden dar ante los retos ambientales. La mayoría de los primates tienen una vida arborícola que ya está presente en los prosimios. Este tipo de vida es posible gracias al desarrollo de una visión binocular que les permite evaluar con exactitud la posición en el espacio de las ramas antes de asirse a ellas para evitar caer al suelo en su deambular por las copas de los árboles. La destreza manual, consecuencia de un desarrollo de las correspondientes zonas corticales es, otra consecuencia de la presión selectiva pareja a la vida arborícola que con el tiempo permitió a nuestra especie ejercitar habilidades artísticas como la pintura, la música o la escritura.

El tamaño del encéfalo en los primates correlaciona con otros factores ecológicos como la longevidad, el tamaño del grupo, el tamaño del territorio, tasa metabólica basal y el patrón de alimentación. (Tabla 16.1)

El carácter adaptativo de la longevidad en relación al desarrollo del encéfalo viene dado por diversos factores, uno de ellos es debido a que al vivir más, aquellos animales que tengan la posibilidad de destinar parte de su encéfalo a aprender y memorizar la experiencia acumulada que una larga vida ofrece, tendrán más posibilidades de supervivencia, y con ello de aumentar su aptitud inclusiva.

Los monos capuchinos tienen grandes encéfalos en relación con su peso corporal. Los estudios han mostrado que su mortalidad es menor que la de

otras especies de monos con las que comparten el hábitat. Estos monos sobreviven a circunstancias adversas probablemente gracias a los individuos de más edad, por la que la experiencia acumulada en su larga vida en el bosque, proporciona fuentes alternativas de alimento al resto del grupo.

La longevidad parece estar estrechamente relacionada con el éxito reproductivo. En primates, en aquellas especies en las que sólo las madres cuidan de las crías, las hembras presentan mayor longevidad que los machos. En las especies que los machos colaboran en el cuidado de las crías, la longevidad de estos aumenta y se iguala a la de las hembras.

La longevidad permite aumentar el número de camadas y el tiempo que se puede dedicar a su cuidado. La longevidad en si misma no es un factor que promueva el desarrollo encefálico, sino es coayudante.

Los **hábitos alimenticios**, si parecen haber ejercido una presión selectiva directa sobre el tamaño del encéfalo. Por ejemplo. Los primates que comen hojas (*florívoros*) tienen proporcionalmente encéfalos más pequeños que los que comen fruta (*frugívoros*) o los *insectívoros*, llegando a tener algunos frugívoros encéfalos el doble de grandes que los florívoros con el mismo peso corporal. (Fig. 16.26). Esto es debido a que alimentarse de fruta es más complicado que hacerlo con hojas. Por lo que ellos ejerce una presión selectiva para el desarrollo de los sistemas sensoriales (visual, gustativo, olfativo y somatosensorial), de almacenamiento de la información y de las áreas asociativas que lleven a cabo la integración de toda esta información para dar la respuesta adecuada. La alimentación frugívora requiere una memoria espacial considerable para generar mapas cognitivos que permitan gestionar eficientemente la utilización de unos recursos que se distribuyen de forma variada en el tiempo y en el espacio.

La relación entre el tipo de comida y el tamaño del encéfalo no solo se da en primates. En los murciélagos también ocurre: los que se alimentan de fruta, néctar o sangre presentan encéfalos mayores que los que se alimentan de insectos. (Fig. 16.27).

Las **interacciones ecológicas entre distintas especies** también han supuesto una presión selectiva importante en relación con el desarrollo del encéfalo y los sistemas sensoriales. El oído es un ejemplo de ello. Las características anatómicas del sistema auditivo en anfibios, reptiles y en aves, limitan su capacidad. Ej.: se emiten sonidos a distinta frecuencia para poder comunicarse sin ser oídos, así como también la posibilidad de escuchar en diferentes frecuencias para localizar mejor a sus presas por ejemplo.

Otro ejemplo de este tipo de interacción lo representa la evolución paralela e interdependiente del incremento del tamaño del encéfalo de carnívoros y herbívoros. El desarrollo de mejores habilidades de huída de una presa, ejerce una presión selectiva sobre las habilidades sensoriomotoras de los depredadores y un incremento en la eficiencia del

depredador, favorecerá la extinción de las presas, o las consiguientes mejoras en su encéfalo que le aseguren una respuesta adecuada. Estas interacciones pueden ser la causa de un incremento paulatino del encéfalo de estos animales.

Factores Etológicos

La mayoría de las especies de primates establecen complejas **interacciones sociales** (Fig. 16.28) y es quizá esta circunstancia una de las que más ha contribuido al desarrollo de su encéfalo. Una forma de evaluar el componente social es a través del **tamaño del grupo** en el que habitualmente vive una determinada especie. Los datos obtenidos señalan que el tamaño del grupo predice el 46% de las variaciones en el tamaño de la neocorteza en primates. La vida en grupo requiere desarrollar inteligencia social para una interacción adecuada con los otros individuos. También implica el reconocimiento de los miembros del grupo a distancia, lo cual lleva parejo el desarrollo de áreas encefálicas involucradas en el reconocimiento de los rostros y en el almacenamiento de esa información. El grado de desarrollo de estas habilidades está asociado a la aptitud inclusiva de sus componentes.

El **juego** es otro componente importante en los mamíferos: la interacción de los jóvenes con su ambiente sirve para estimular el desarrollo y poner a prueba la circuitería del encéfalo que permitirá al adulto localizar, identificar y acceder a los nuevos recursos y ambientes. Nuestra especie es de las pocas que sigue jugando en la edad adulta. Las interacciones sociales también parecen ser la causa del gran desarrollo del encéfalo en los cetáceos. De todas las peculiaridades de las ballenas y delfines, la organización social y las interacciones que establecen entre los miembros de un grupo (Fig. 16.29) pueden ser la explicación del gran desarrollo de sus encéfalos que, por otro lado, los aproxima bastante al del hombre, siendo las especies con más altos índices de encefalización después de nosotros.

El encéfalo en los homínidos

Los humanos tenemos el índice de encefalización más alto de todos los mamíferos (superior a 7). Los análisis genéticos (Fig. 16.30) han puesto de manifiesto que los chimpancés (incluidos los bonobos) son nuestros parientes más próximos con los que compartimos un antepasado común. La separación entre el antepasado común, se produjo hace 7 - 4.5 millones de años.

Son los homínidos más alejados en el tiempo de los que podemos saber el tamaño de su encéfalo a partir del volumen de su cavidad craneal. *A. afarensis* poseía un encéfalo sólo ligeramente mayor que el del chimpancé (380 - 485gr), es decir, unas 3 - 4 veces menor que del hombre actual. Los

homínidos de ésta especie vivían en bosques y su alimentación era muy similar a la de los chimpancés con la salvedad de que incorporan raíces en su dieta. Su diferencia más notable es que su postura era bípeda. (No parece que hubiese reestructuración encefálica.

La primera especie de nuestro género (*homo*) apareció hace 1.9 - 1.6 millones de años. Se le puso el nombre de *homo habilis*. La aparición de esta especie se asocia a la extinción del género *australopithecus*.

Los individuos del género *Homo* tienen encéfalos cuyos pesos oscilan entre los 600 g que presentaba el *H.Habilis* y los 1000g que presentaba el *H. Erectus*, pasando por su antecesor, los 800 g, del *H. Ergaster*. La altura de estos homínidos era muy parecida a la nuestra o incluso mayor, su cara era menos simiesca. Estos homínidos presentaban un patrón de las cisuras corticales semejante al nuestro, lo cual implica que habían experimentado una reestructuración importante de sus encéfalos, sobre todo en la región de los lóbulos frontales que les hace poseer ya un encéfalo más parecido al nuestro que al de los chimpancés. Esta circunstancia les capacitaba para el desarrollo de habilidades mentales que conferían mayor plasticidad a su conducta.

Cambios en el Sistema Digestivo y la Alimentación

La calidad de la dieta es fundamental para el desarrollo de encéfalos grandes. Parece ser que en el *H. Ergaster* se produce un cambio en su sistema digestivo ligado a una modificación en el tipo de dieta (incorporación de proteínas de origen animal) que hizo más nutritiva la alimentación de estos homínidos.

Creación de Herramientas

Los representantes del género *Homo* intervenían con anticipación y propósito sobre su medio ambiente para elaborar y utilizar herramientas que les permitían paliar sus características anatómicas. Este comportamiento es todo un síntoma de la aparición de cambios significativos relacionados con el incremento de su encéfalo y la reestructuración encefálica. Los chimpancés utilizan a modo de herramientas los materiales que encuentran en el entorno. Sin embargo, este empleo o construcción de herramientas no parece implicar la capacidad de representación mental de objetos que no existen en la naturaleza, las características de elaboración de las herramientas de estos homínidos indican que su construcción ocurría con mucha antelación a su empleo. La capacidad de creación de herramientas, además de necesitar una mente capaz de representar el objeto final y anticipar su utilidad, requiere también de unos movimientos precisos controlados por los ganglios basales, lo cual implica que la reestructuración del encéfalo de los representantes del género *Homo* también afectó a estas regiones.

Cambios en la Reproducción

Se ha comprobado que las mujeres alcanzan la madurez sexual antes de lo que le corresponde a un primate de nuestro peso encefálico. Por otro lado, el periodo entre un nacimiento y otro se acorta en nuestra especie. Es posible que estas circunstancias ya se diesen en el género *Homo* y explicarían el crecimiento demográfico y su amplia distribución geográfica.

Si a estas circunstancias añadimos que el tamaño encefálico empieza a incrementarse y que el coste de los grandes encéfalos es muy elevado en tiempo y recursos, por muy eficiente que fuese el sistema digestivo de estos homínidos y a pesar del empleo de herramientas, difícilmente las hembras podrían sacar adelante a unos hijos con grandes encéfalos, grandes requerimientos alimenticios, a los que hay que dispensar muchos cuidados durante un periodo largo de tiempo y que además vienen al mundo poco espaciados en el tiempo. La única explicación pasa por considerar que estos homínidos vivían en grupos sociales.

Interacción Social

En el género *Homo*, parejo a su desarrollo encefálico, se produce una notable disminución del marcado **dimorfismo sexual** que mostraban *Australopithecus*, haciendo que la talla fuese más parecida entre ambos sexos. En los primates, las acusadas diferencias, entre sexos, están asociadas a una fuerte competencia por las hembras y una organización social poligínica. Además, los machos apenas contribuyen al cuidado de las crías. En las especies monógamas sin embargo, el dimorfismo sexual es muy reducido o inexistente y los machos colaboran en el cuidado de las crías. Por ello el menor dimorfismo encontrado en el género *Homo* ha sido interpretado como señal de que fuesen monógamos y viviesen en familias extendidas en las que participaban hermanos, tíos, abuelos.

La **aparición de la monogamia** parece que esta ligada, a su vez, a la mayor receptividad sexual de la mujer, ya que hace posible una relación sexual continua en el tiempo no ligada a la reproducción y estrecha los lazos emocionales entre la pareja. La relación monógama hace que el macho se involucre en el cuidado de las crías y ello estrecha los vínculos familiares. Se cree que estos cambios conductuales en el hombre fueron asociados a cambios en los niveles de determinadas hormonas (oxitocina y arginina - vasopresina) relacionadas con el comportamiento parental. Se considera que fue la interacción social resultante la que ejerció de presión selectiva que condujo hacia un encéfalo como el nuestro.

El grupo aporta ventajas a los individuos al tiempo que también hace la vida más complicada. Al cambiante entorno con el que se enfrenta el animal para evaluarlo, los animales sociales deben añadir el cambiante comportamiento de los compañeros de grupo, mucho menos previsible que un depredador o una presa, con los que también hay que competir por unos

recursos escasos. El balance que obtengan de la vida en grupo dependerá de su inteligencia social, de su habilidad para establecer alianzas, engañar, distinguir a los compañeros que ayudan de los egoístas. Todas estas habilidades correlacionan positivamente con la aptitud inclusiva, de ahí que la selección natural ejerza una presión selectiva que tienda a mejorarlas y ello pasa por el desarrollo de las correspondientes áreas corticales.

El Lenguaje

La interacción social lleva implícita la comunicación, y el lenguaje es un instrumento para ella. La habilidad que un individuo muestre para comunicarse con los compañeros redunda también en su éxito reproductivo, de ahí que la selección natural también haya ejercido una presión que ha propiciado el desarrollo de las regiones encefálicas involucradas en el lenguaje. Todos los antropoides se sirven de vocalizaciones para comunicarse con otros individuos de su misma especie. Pero su vocalizaciones, al igual que nuestros suspiros emotivos, están gobernadas por áreas encefálicas filogenéticamente más antiguas.

Las **asimetrías corticales** asociadas con el lenguaje (predominancia de un hemisferio cerebral en la ejecución y comprensión del lenguaje) se encuentran ya, aunque en menor medida, en gorilas y chimpancés, lo cual indica que el sustrato neural del lenguaje es herencia de un antecesor común de los antropoides y los humanos (Fig. 16.31) En chimpancés, la región de la corteza cerebral situada en la misma posición en que se encuentra nuestra área de Broca (relacionada con la actividad motora del lenguaje), parece estar involucrada en el seguimiento de los gestos con los que habitualmente se comunican estos simios. Por su parte, la que se corresponde anatómicamente con el área de Wernicke (área involucrada en la comprensión del lenguaje) parece estar relacionada con la comunicación verbal.

La aparición del lenguaje humano parece estar ligada exclusivamente a nuestra especie.

La inteligencia

Parece ser que las regiones encefálicas relacionadas con el lenguaje y éste en sí mismo, son en gran parte responsables de otra propiedad asociada al incremento del tamaño encefálico y a la versatilidad conductual: la inteligencia. La inteligencia tiene un alto grado de heredabilidad y no cabe duda que esta capacidad está ligada al éxito reproductivo. Por otro lado, su correlación con el tamaño encefálico es, a su vez, alta (en torno al 0.5) ello quiere decir que también la inteligencia fue un elemento sobre el que la selección natural actuó favoreciendo el incremento del tamaño del encéfalo. Es curioso señalar que desde hace 9.000 años. El tamaño de nuestro encéfalo parece estar disminuyendo (Fig. 16.32)

Determinar que conjunto de circunstancias concurren para hacer posible la aparición de nuestro encéfalo es un proceso aventurado. El fenómeno de **neotenia** (retención de características inmaduras en el estado adulto) que posiblemente originó los primeros vertebrados, parece también estar involucrado en el desarrollo experimentado por nuestra corteza cerebral. Los procesos de neotenia son consecuencia de cambios genéticos que propiciaron en nuestros ancestros: 1) El mantenimiento de una configuración craneana juvenil durante más tiempo, permitiendo, el desarrollo postnatal del encéfalo (Fig. 16.33); 2) periodos más largos de proliferación celular que llevaron paulatinamente a un mayor desarrollo de la neocorteza y 3) el mantenimiento más prolongado en el tiempo de la capacidad que tiene el SN para modificar su funcionamiento y morfología ante los cambios ambientales, es decir, la plasticidad neuronal necesaria para dar versatilidad al comportamiento, mediante la creación y reestructuración de nuevas sinapsis.

La Cultura

La cultura y todas sus manifestaciones surgen del encéfalo que la selección natural ha ido conformando a lo largo de la filogenia (Fig. 16.34). Nuestra capacidad de aprender, enseñar, compartir, convivir, crear, sentir y amar, están condicionadas y han sido posibles por la historia que nuestro encéfalo y el resto de nuestro cuerpo ha recorrido a lo largo del tiempo para llegar a este punto, intentar, por ejemplo, conocerse a sí mismo y al universo del que surgió.

Las redes sociales se han diversificado y plantean nuevos retos a nuestros encéfalos que, sin duda, suponen nuevas presiones selectivas para su evolución. Los datos referentes a la disminución del tamaño encefálico, pueden ser explicados si tenemos en cuenta que esa disminución ha discurrido en paralelo al desarrollo de nuestra cultura, la cuestión quizá deje de ser chocante: la sociedad actual efectivamente plantea nuevos retos pero, al mismo tiempo, el entramado social, sus instituciones sanitarias, educativas y asistenciales en general, hacen quizá que la vida, la supervivencia, sea más fácil, por lo que quizá no se necesiten encéfalos tan voluminosos.

La cultura es reflejo de nuestra historia evolutiva y esta condicionada por ella, cualquier cambio, hubiese llevado a otro tipo de cultura, otros valores. El encéfalo recoge todo nuestro devenir. Es la **educación**, la herramienta que transmite la cultura de generación en generación, nos permite adecuar nuestro comportamiento a esa vida social, tan fundamental para la evolución de nuestro encéfalo.