

Evolución, genética y experiencia

Reflexiones acerca de la biología
de la conducta



- 2.1** Reflexiones acerca de la biología de la conducta: de las dicotomías a las relaciones e interacciones
- 2.2** Evolución humana
- 2.3** Fundamentos de genética
- 2.4** Evolución de la conducta: interacción de factores genéticos y experiencia
- 2.5** Genética de las diferencias psicológicas humanas

Todos tendemos a pensar del modo que nos ha sido inculcado por nuestro *Zeitgeist*¹, el clima intelectual general de nuestra cultura. Es por ello que este capítulo adquiere una especial importancia para el lector. Verá que es el producto intelectual de un *Zeitgeist* que

suscita un modo de pensar sobre las bases biológicas de la conducta que no concuerda con los hechos. El objetivo principal de este capítulo es ayudarle a que su pensamiento acerca de la biología de la conducta esté en consonancia con la ciencia psicobiológica actual.



Reflexiones acerca de la biología de la conducta: de las dicotomías a las relaciones e interacciones

Tendemos a no prestar atención a las sutilezas, incoherencias y complejidades de nuestra existencia, y a pensar en términos de simples dicotomías, mutuamente excluyentes: verdadero-falso, bueno-malo, atractivo-poco atractivo, etc. Lo que atrae de esta forma de pensar es su simplicidad.

Hay dos tipos de preguntas que se suelen hacer sobre la conducta, las cuales son un ejemplo de la tendencia a pensar en ella en términos de dicotomías: (1) ¿Es orgánico o psicógeno? (2) ¿Es heredado o aprendido? Se ha comprobado que ambas preguntas no están bien orientadas; sin embargo, figuran entre las que se hacen con más frecuencia en clase de biopsicología. Por eso aquí insistimos en ello.

¿Es orgánico o psicógeno?

La idea de que los procesos humanos caen dentro de una de dos categorías, orgánico o psicógeno, surgió en el siglo XVII de un conflicto entre la ciencia y la Iglesia Católica. Durante gran parte de la historia de la civilización occidental, la verdad era aquello que la Iglesia decretaba como tal. Después, en torno al año 1400, las cosas empezaron a cambiar. Las hambrunas, plagas y ejércitos saqueadores que azotaron repetidamente Europa durante la Edad Media amainaron y el interés se volvió hacia el arte, el comercio y la erudición —este fue el período del *Renacimiento* (de 1400 a 1700)—. Algunos eruditos renacentistas no estuvieron conformes con seguir los dictados de la Iglesia; en vez de ello empezaron a estudiar los hechos directamente, observándolos, y así surgió la ciencia moderna.

Gran parte del conocimiento científico que se acumuló durante el Renacimiento estaba en desacuerdo con los dogmas de la Iglesia. Pero el prominente filósofo francés René Descartes resolvió el conflicto. Descartes (1596-1650) propuso una filosofía que, en cierto sentido, asignaba una parte del universo a la ciencia y otra a la Iglesia. Argumentó que el universo se compone de dos elementos: (1) la materia física, que se comporta conforme a las leyes de la na-

turalaleza y por lo tanto es un objetivo de estudio apropiado para la investigación científica, y (2) la mente humana (el alma, el yo o el espíritu), que carece de sustancia física, controla la conducta humana, no obedece a leyes naturales y por lo tanto es el terreno apropiado de la Iglesia. Se asumió que el organismo humano, incluyendo el cerebro, era algo totalmente físico, al igual que lo eran los animales.

El **dualismo cartesiano**, como se llegó a conocer a la filosofía de Descartes, fue tolerado por la Iglesia Católica, y así la idea de que el cerebro humano y la mente son entidades distintas fue aceptada por una gran mayoría. Pese a que han transcurrido siglos de avances científicos, ha persistido hasta nuestros días. La mayor parte de las personas entienden ahora que la conducta humana tiene una base fisiológica, pero muchos siguen aferrados al postulado dualista de que hay una clase de actividad humana que de algún modo va más allá del cerebro humano (Searle, 2000).

¿Es heredado o aprendido?

La tendencia a pensar en términos dicotómicos se extiende al modo de pensar acerca del desarrollo de las capacidades comportamentales. Durante siglos, los eruditos han discutido si los humanos y otros animales heredan sus capacidades comportamentales o las adquieren mediante aprendizaje. Habitualmente se hace referencia a esta discusión como el **debate herencia-ambiente** [o naturaleza-crianza].

La mayor parte de los primeros psicólogos experimentales norteamericanos eran acérrimos defensores del factor medio ambiente (aprendizaje) en el debate herencia-ambiente (de Waal, 1999). Esta cita tan frecuente de John B. Watson, el padre del *conductismo*, es un ejemplo del grado de dicho convencimiento:

No tenemos ninguna prueba auténtica de la herencia de los rasgos [comportamentales]. Tendría plena confianza en el pronóstico final favorable de un bebé sano, de buena constitución, educado con esmero, aunque descienda de una larga estirpe de pillos, asesinos ladrones y prostitutas. ¿Quién tiene alguna prueba de lo contrario?

... Denme una docena de niños sanos, de buena constitución, y mi propio mundo específico donde criarlos y les ga-

¹ Literalmente, espíritu de los tiempos (*N. del T.*).

rantizo que puedo tomar a cualquiera de ellos, al azar, y formarle para que llegue a ser un especialista en cualquier campo que yo elija: médico, abogado, artista, empresario o, sí, incluso mendigo o ladrón. (Watson, 1930, pp. 103-104)

Al mismo tiempo que la psicología experimental echaba raíces en Norteamérica, la **etología** (el estudio del comportamiento animal en el hábitat natural) se convertía en el enfoque dominante del estudio de la conducta en Europa. La etología europea, a diferencia de la psicología experimental norteamericana, se centró en el estudio de las **conductas instintivas** (conductas que presentan todos los miembros afines de una especie, incluso aunque parezca que no han tenido la posibilidad de aprenderlas) y resaltó el papel de lo innato, o los factores hereditarios, en el desarrollo de la conducta. Puesto que no parece que las conductas instintivas sean aprendidas, los primeros etólogos supusieron que eran por completo de carácter hereditario. Estaban equivocados, pero también lo estaban los primeros psicólogos experimentales.

Inconvenientes de pensar en la biología de la conducta en términos de las dicotomías tradicionales

La polémica orgánico frente a psicógeno y la de herencia frente a medio ambiente se basaban en modos de pensar incorrectos acerca de la biología de la conducta; un nuevo tipo de preguntas está dirigiendo el auge actual de la investigación biopsicológica (Churchland, 2002). ¿En qué consiste el error de estas antiguas formas de pensar sobre la biología de la conducta y cuál es el nuevo enfoque?

Reflexión crítica

La idea orgánico o psicógeno se encuentra con problemas No mucho después de que la Iglesia Católica autorizara oficialmente el dualismo mente-cerebro de Descartes, comenzó a ser atacado por la opinión pública.

En 1747, Julien Offroy de la Mettrie publicó una nota anónima que escandalizó a Europa La Mettrie huyó a Berlín, donde se vio obligado a vivir en el exilio el resto de su vida. ¿Su delito? Había defendido que el pensamiento es un producto del cerebro —un agravio peligroso, para el modo de ver de sus coetáneos—. (Corsi, 1991, contraportada).

Hay dos tipos de pruebas en contra de la *idea orgánico o psicógeno* (psicógeno aquí se refiere a la suposición de que algunos aspectos de las funciones psicológicas humanas son tan complejos que no es posible que sean producto de un cerebro físico). El primer tipo está compuesto por las muchas evidencias de que incluso los cambios psicológicos más complejos (p.ej., cambios de la consciencia de sí

mismo, de la memoria o de la emoción) pueden estar causados por lesiones o por estimulación de partes del cerebro (véase Kosslyn y Andersen, 1992). El segundo tipo de pruebas está compuesto por las numerosas evidencias de que algunas especies no humanas tienen capacidades que en un principio se suponía que eran estrictamente psicológicas y, por lo tanto, estrictamente humanas (véanse Clayton, Bussey y Dickinson, 2003; Hauser, 2000). Los dos casos siguientes ilustran estos dos clases de pruebas. Ambos tratan de la consciencia de sí mismo, que en gran medida se considera el sello distintivo de la mente humana (véase Damasio, 1999).

El primer caso es el de «el hombre que se cayó de la cama», escrito por Oliver Sacks (1985). Éste —el paciente, no Sacks— padecía **asomatognosia**, una falta de consciencia de partes del propio cuerpo. La asomatognosia, por lo general, afecta a la parte izquierda del cuerpo y suele deberse a una lesión del *lóbulo parietal derecho* (véase la Figura 2.1). El segundo caso describe la investigación de G. G. Gallup (1983) sobre la existencia de consciencia de sí mismo en los chimpancés (véanse Parker, Mitchell y Boccia, 1994 y la Figura 2.2).

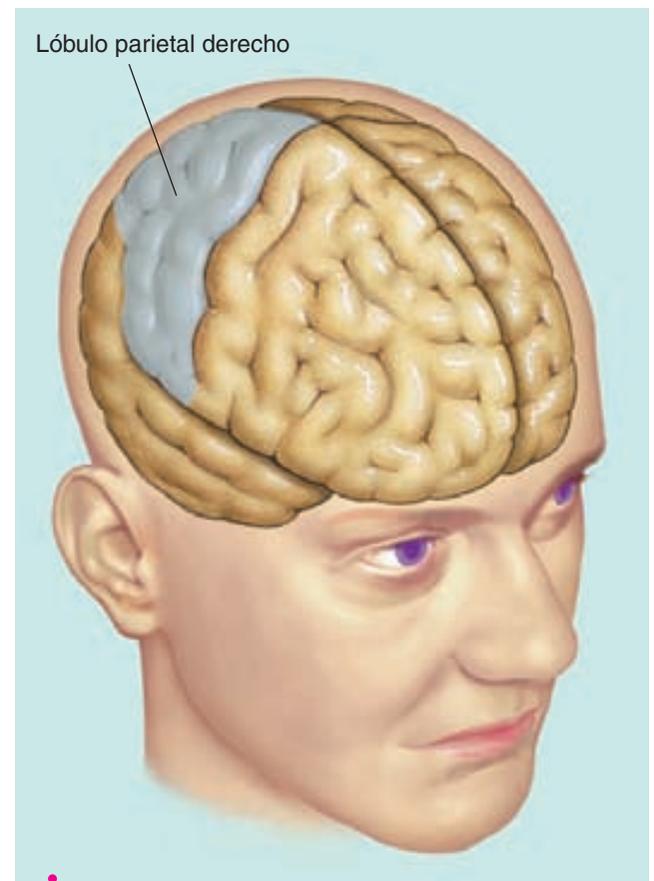


FIGURA 2.1 La asomatognosia suele deberse a una lesión del lóbulo parietal derecho.



FIGURA 2.2 Las reacciones de los chimpancés a su propia imagen indican que tienen conciencia de sí mismos. En esta foto se ve cómo reacciona el chimpancé ante una mancha de tinta roja brillante inodora que se le pintó en el arco de la ceja estando anestesiado. (Fotografía de Donna Bierschwale, cortesía del *New Iberia Research Center*.)

El caso del hombre que se cayó de la cama

Se sintió bien durante todo el día y se quedó dormido al anochecer. Cuando despertó también se sentía bien, hasta que se movió en la cama. Entonces encontró, como dijo, «la pierna de alguien» en la cama —¡una *pierna humana amputada*, algo horrible!—. Al principio se quedó atónito, sentía asombro y repugnancia... [Luego] se le ocurrió algo... Estaba claro que una de las enfermeras... había robado una pierna de la sala de operaciones y la había metido bajo las sábanas de su cama para gastarle una broma... *Cuando la tiró fuera de la cama, por alguna razón él se fue detrás —y ahora la tenía pegada a él—.*

«¡Mire eso!», gritó... «¿Ha visto alguna vez algo tan horripilante, tan horrible?»...

«¡Calma! le dije. ¡Tranquilo, no se preocupe!»

«¿...Por qué...?» dijo irritado, agresivo.

«Porque es *su* pierna», le contesté. «¿No reconoce su propia pierna?»...

...«¡Ah, doctor!», dijo. «¡Me está engañando! Usted está compinchado con esa enfermera...»

«Escuche», le dije. «Creo que usted no se encuentra bien. Por favor, déjenos llevarle de nuevo a la cama. Pero quiero hacerle una última pregunta. Si esto —esta cosa— *no* es su pierna izquierda... ¿entonces, dónde está su pierna izquierda?»

Implicaciones clínicas

Una vez más se puso pálido —tan pálido que creí que iba a desmayarse—. «No lo sé», dijo. «No tengo ni idea. Ha desaparecido. Se ha ido. No la encuentro por ninguna parte.»

(Reproducido con autorización de Simon & Schuster Adult Publishing Group de *El hombre que confundió a su mujer con un sombrero y otros relatos clínicos*, por Oliver Sacks. Copyright © 1970, 1981, 1983, 1984, 1985 por Oliver Sacks).

El caso de los chimpancés y el espejo

Un organismo es consciente de sí mismo en la medida en que puede mostrarse capaz de convertirse en objeto de su propia atención... Una de los modos de comprobar la capacidad de un organismo de convertirse en objeto de su propia atención es enfrentarle a un espejo.

...Puse delante de un espejo uno por uno a una serie de chimpancés adolescentes, criados en grupo... Invariablemente, su primera reacción ante el espejo fue responder como si estuvieran viendo a otro chimpancé... Sin embargo, al cabo de unos dos días, ... empezaron a usar el espejo para acicalarse y explorar partes de su cuerpo que nunca habían visto antes y, paulatinamente, empezaron a hacer pruebas con el reflejo de su imagen haciendo muecas, mirándose de arriba abajo y adoptando posturas extrañas, mientras seguían los resultados en el espejo...

De modo que, en un intento de aportar una prueba más convincente de que se reconocían a sí mismos, diseñé una prueba con menor grado de intromisión y más rigurosa... Se anestesió a los chimpancés... les pinté con cuidado por encima del arco de una ceja y la mitad superior de la oreja opuesta con una tinta de color rojo brillante, soluble en alcohol e inodora...

Cuando se recuperaron de la anestesia... se les volvió a situar delante del espejo como prueba determinante de reconocimiento de sí mismos. Al ver sus caras pintadas en el espejo, todos los chimpancés respondieron dirigiéndose reiteradamente a las marcas, intentando tocar y examinar las zonas marcadas de sus cejas y orejas al tiempo que observaban la imagen en el espejo. Además, dedicaron más del triple de tiempo a observar el espejo... Varios chimpancés hicieron también notables intentos de examinar visualmente estas marcas faciales y de oler los dedos con los que las habían tocado. Supongo que el lector reaccionaría de forma muy parecida si al despertarse una mañana viese motas rojas en su cara.

(De «Hacia una psicología comparada de la mente», por G. G. Gallup, Jr., *American Journal of Primatology* 2: 237-248, 1983.)

La idea herencia o medio ambiente se encuentra con problemas

La historia de la idea herencia o medio ambiente puede resumirse parafraseando a Mark Twain: «Los informes de su muerte se han exagerado mucho». Cada vez que se ha desacreditado, ha vuelto a surgir en una forma algo modificada. En primer lugar, se comprobó que, además de la genética y el aprendizaje, hay otros factores que influyen en el desarrollo de la conducta. Se demostró que también influyen factores tales como el medio ambiente fetal, la alimentación, el estrés y la estimulación sensorial. Esto llevó a ampliar el concepto de medio ambiente de modo que incluyera una serie de factores relacionados con la experiencia, además del aprendizaje. De hecho, hizo que la dicotomía herencia o medio ambiente pasara de referirse a «factores genéticos o aprendizaje» a aludir a los «factores genéticos o la experiencia».

Luego se argumentó de modo convincente que la conducta siempre se desarrolla bajo el control conjunto de la herencia y del medio ambiente (véanse Johnston, 1987; Rutter, 1997), y no bajo el control de uno o de otro. Frente a este descubrimiento, muchos simplemente sustituyeron un tipo de ideología herencia o medio ambiente por otra similar. Dejaron de preguntarse: «¿Es genético o es resultado de la experiencia?» y empezaron a plantearse: «¿En qué medida es genético y en qué medida es resultado de la experiencia?»

Al igual que las primeras versiones de la pregunta herencia o ambiente, la versión de «cuánto es genético» y «cuánto es resultado de la experiencia» básicamente está mal planteada. El problema es que se basa en la premisa de que los factores genéticos y los relacionados con la experiencia [factores ambientales] se combinan de forma aditiva —que una capacidad comportamental, como la inteligencia, se genera combinando o mezclando tantas partes de genética y tantas de experiencia, en lugar de por la interacción de la genética y la experiencia—. Una vez que hayamos aprendido más sobre cómo interaccionan los factores genéticos y la experiencia, podremos apreciar mejor lo absurdo de esta suposición. Pero mientras tanto, permítaseme ilustrar su inconsistencia mediante una metáfora inmersa en una anécdota:

El caso de la estudiante que reflexionaba

Una de mis alumnas me contó que había leído que la inteligencia consiste en un tercio de genética y dos tercios de experiencia, y se preguntaba si eso era cierto. Debí quedarse extrañada cuando empecé mi respuesta describiendo una experiencia en los Alpes. «Estaba subiendo tranquilamente por la pendiente de una

cima cuando oí un ruido inesperado. Delante de mí, dándome la espalda, había un hombre joven sentado al borde de un precipicio tocando un extraño instrumento musical. Me senté detrás de él sobre una gran roca a pleno sol, tomé mi almuerzo y compartí con él su experiencia. Luego me levanté y bajé de la cima, sin molestarle».

Reflexión crítica

Le planteo la siguiente pregunta a mi alumna: «¿Si yo pretendiera llegar a comprender mejor esta música, sería acertado empezar por preguntarme cuánto de ella provenía del músico y cuánto del instrumento?»

«Eso sería una tontería», dijo. «La música procede de ambos; no tiene sentido preguntarse cuánto proviene del músico y cuánto del instrumento. De alguna manera, la música es el resultado de la interacción entre ambos. Debería preguntarse acerca de la interacción».

«¡Eso es!», dije. «Ahora comprendes porqué...»

«No me diga nada más», me interrumpió. «Comprendo lo que quiere decir. La inteligencia es el resultado de la interacción entre los genes y la experiencia, y no tiene sentido tratar de descubrir cuánto proviene de los genes y cuánto de la experiencia».

«Y esto puede aplicarse a cualquier otro rasgo comportamental», añadí.

Varios días después la alumna irrumpió en mi despacho, buscó en su bolso y sacó un objeto conocido. «Creo que éste es su misterioso instrumento musical», dijo. «Es una guaira² peruana». Ella tenía razón... una vez más.

La intención de esta metáfora, por si el lector lo ha olvidado, es poner de manifiesto por qué no tiene sentido tratar de comprender la interacción entre dos factores preguntándose cuánto contribuye cada factor. No habríamos de preguntarnos cuánto contribuye el músico y cuánto la guaira al sonido de la guaira; ni cuánto contribuye el agua y cuánto la temperatura a la evaporación; ni cuánto contribuye el macho y cuánto la hembra a la cópula. Del mismo modo, no deberíamos preguntarnos cuánto contribuyen los factores genéticos y cuánto los relacionados con la experiencia al desarrollo de la conducta. En cada caso, la respuesta está en conocer la naturaleza de la interacción (véanse Lederhendler y Schulkin, 2000; Newcombe, 2002; Rutter y Silberg, 2002). La importancia de pensar de este modo interactivo acerca del desarrollo le resultará evidente al lector en el Capítulo 9, que se centra en los mecanismos de desarrollo neural. De cualquier manera, por el momento le basta con comprender que las neuro-

² Guaira o zampona: flauta peruana (*N. del T.*).

nas se activan mucho antes de haberse desarrollado por completo y que el curso posterior de su desarrollo (p.ej., la cantidad de conexiones que establecen, o si sobreviven o no) depende en gran parte de su actividad, la cual está desencadenada en gran medida por las experiencias externas.

Un modelo de la biología de la conducta Hasta aquí en este apartado hemos examinado por qué se tiende a pensar acerca de la biología de la conducta en términos de dicotomías, y hemos visto algunas de las razones por las que

este modo de pensar no es el adecuado. Revisemos ahora el modo de pensar sobre la biología de la conducta que han seguido muchos biopsicólogos (véase Kimble, 1989). Éste se ilustra en la Figura 2.3. Al igual que otras ideas notables, es sencilla y lógica. El modelo se reduce a la sencilla premisa de que toda conducta es resultado de la interacción entre tres factores: (1) la dotación genética del organismo, que es producto de su evolución; (2) su experiencia; y (3) su percepción de la situación actual. Examine detenidamente el lector este modelo y considere sus implicaciones.

Reflexión crítica

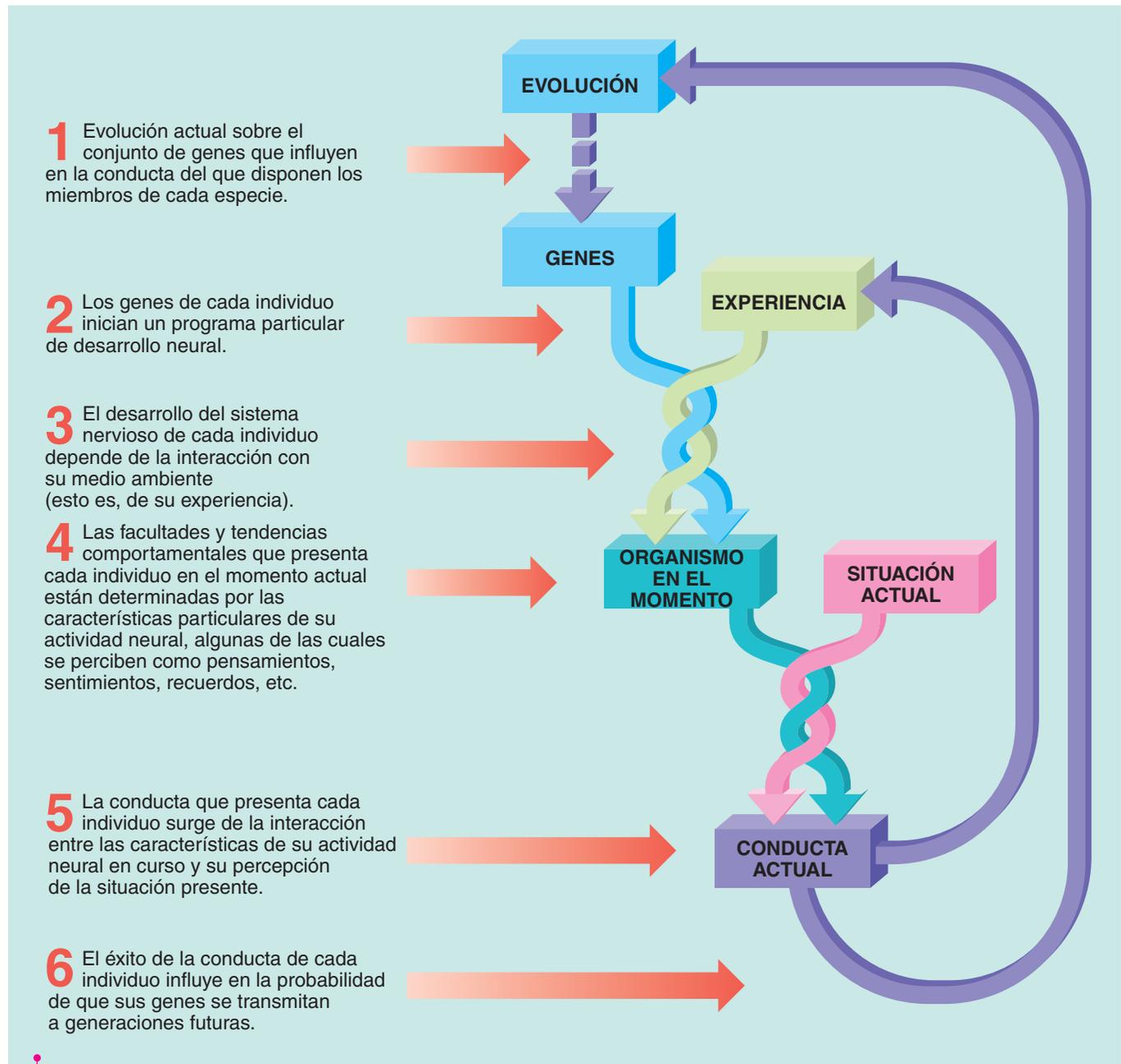


FIGURA 2.3 Esquema que ilustra la idea que tienen muchos biopsicólogos de la biología de la conducta.

Los tres apartados siguientes del presente capítulo versan sobre tres elementos de este modelo de conducta: la evolución, la genética y la experiencia en el desarrollo de

la conducta. El apartado final se ocupa de la genética de las diferencias psicológicas.



2.2 Evolución humana

La biología moderna comenzó en 1859 con la publicación de la obra *Sobre el origen de las especies*, de Charles Darwin. En esta magnífica obra, Darwin describió su teoría de la evolución, —la teoría, por excelencia, que ha ejercido más influencia en las ciencias biológicas—. Darwin no fue el primero en sugerir que las especies **evolucianan** (sufren cambios graduales sistemáticamente) a partir de especies ya existentes, pero sí fue el primero que acumuló una gran cantidad de pruebas a favor de ello y el primero que apuntó cómo tiene lugar la evolución.

Darwin presentó tres tipos de datos para apoyar su afirmación de que las especies evolucionan: (1) documentó la evolución de los registros fósiles a través de estratos geológicos cada vez más recientes; (2) describió las sorprendentes semejanzas estructurales que existen entre las especies vivas (p.ej., la mano humana, el ala del pájaro y la garra del gato), las cuales sugerían que habían evolucionado a partir de antepasados comunes, y (3) señaló los cambios más importantes que se habían llevado a cabo en plantas y animales domésticos mediante programas de crianza selectiva. Sin embargo, la prueba más convincente de evolución procede de la observación directa del proceso evolutivo. Por ejemplo, Grant (1991) observó la evolución de los pinzones de las Islas Galápagos —una población estudiada por el propio Darwin— tras sólo una temporada de sequía. En la Figura 2.4 se representan estos cuatro tipos de pruebas.

Darwin defendió que la evolución ocurre mediante **selección natural**. Hizo notar que los miembros de cada especie varían considerablemente en su estructura, fisiología y conducta, y que los rasgos hereditarios que se asocian con índices elevados de supervivencia y de reproducción son los que tienen más probabilidad de transmitirse a las generaciones posteriores. Argumentó que la selección natural, cuando se repite generación tras generación, desemboca en la evolución de las especies mejor adaptadas para sobrevivir y reproducirse en sus respectivos nichos ecológicos. Darwin llamó a este proceso *selección natural*, con el fin de resaltar su similitud con las prácticas de crianza selectiva artificiales empleadas por los criadores de animales domésticos. Al igual que los criadores de caballos crían caballos más rápidos cruzando selectivamente los más rápidos de la reserva con la que cuentan, la naturaleza crea animales más aptos cruzando selectivamente los más aptos. La **aptitud**, en el sentido darwiniano, es la capacidad

de un organismo para sobrevivir y contribuir con sus genes a la siguiente generación.

La teoría de la evolución se oponía a diversos puntos de vista dogmáticos arraigados en el *Zeitgeist* del siglo XIX, de modo que inicialmente se topó con obstáculos. Aunque todavía quedan vestigios de esta resistencia, prácticamente ninguno procede de quienes aceptan lo evidente (véase Mayr, 2000):

No existe una oposición significativa en el ámbito de la ciencia biológica a la idea de evolución por selección natural. Ésta requiere lógicamente el principio de selección natural; aunque, por supuesto, hay quien ha argumentado que esto es una tautología más que una ley empírica... El desarrollo subsiguiente de relevantes nuevas áreas de la biología, como la genética y la bioquímica, no ha hecho más que reforzar la conclusión de Darwin de que los hechos convierten en «ineludible» la creencia en la teoría de la evolución por selección natural. (Daly y Wilson. 1983, p. 7).

Evolución y conducta

Algunas conductas desempeñan una función evidente en la evolución. Por ejemplo, la capacidad de encontrar comida, de esquivar a los depredadores o de defender a las propias crías obviamente aumentan la capacidad del animal para transmitir sus genes a generaciones posteriores.

Perspectiva evolutiva

Otras conductas desempeñan una función menos evidente, pero no menos importante (véanse, p.ej., Bergman *et al.*, 2003; Dunbar, 2003; Silk, Alberts y Altmann, 2003). Dos ejemplos de ello son la dominancia social y la conducta de cortejo.

Dominancia social Los machos de muchas especies establecen una *jerarquía de dominancia social* estable mediante combates con otros machos. En algunas especies, estos combates suelen entrañar lesiones físicas; en otras, entrañan fundamentalmente posturas y gestos amenazantes hasta que uno de los dos combatientes se echa atrás. El macho dominante normalmente gana los combates contra todos los otros machos del grupo; el macho número dos normalmente gana los combates contra los otros machos, excepto contra el dominante, y así sucesivamente en sentido descendente en la jerarquía. Una vez establecida la jerarquía, las hostilidades disminuyen, ya que los machos

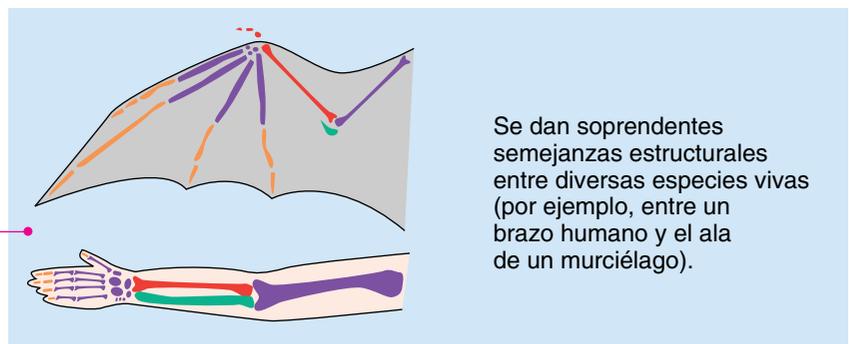
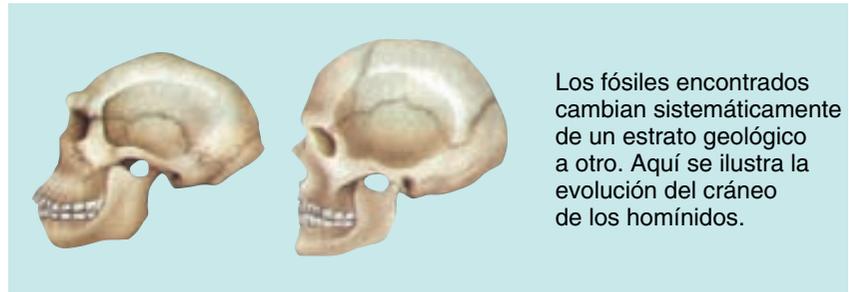


FIGURA 2.4 Cuatro tipos de pruebas que apoyan la teoría de que las especies evolucionan.

de posición baja en el rango aprenden a evitar o a someterse rápidamente a los machos dominantes. Puesto que la mayor parte de las peleas tiene lugar entre machos que compiten por una posición alta en la jerarquía social, los machos de posición baja pelean poco; así pues, los niveles más bajos de la jerarquía por lo general sólo se reconocen con imprecisión.

¿Por qué la dominancia social es un factor importante en la evolución? Una razón es que, en algunas especies, los machos dominantes copulan más que los no dominantes, y por lo tanto son más eficaces en cuanto a transmitir sus características a las generaciones posteriores. McCann (1981) estudió el efecto de la dominancia social en la fre-

cuencia con que copulaban 10 elefantes marinos machos que convivían en la misma playa de cría. La Figura 2.5 ilustra cómo estos enormes animales se desafían entre ellos, levantándose para ganar estatura y empujándose con el pecho. Normalmente, el más pequeño de los dos se echa atrás; si no lo hace, se entabla una feroz batalla con mordeduras en el cuello. McCann observó que el macho dominante consumaba alrededor del 37% de las cópulas durante el estudio, mientras que el infortunado número 10 de la jerarquía sólo el 1% (véase la Figura 2.5).

Otra razón por la que la dominancia social es un factor importante en la evolución es que, en ciertas especies, las hembras dominantes tienen más posibilidades de en-

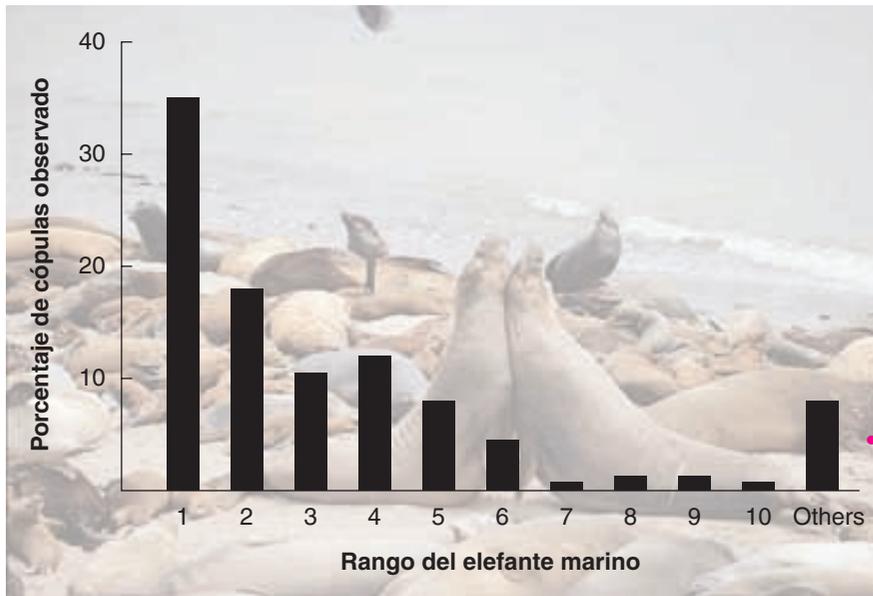


FIGURA 2.5 Dos enormes elefantes marinos machos se desafían uno a otro. El elefante marino macho dominante copula más frecuentemente que los que están más abajo en la jerarquía de dominio. (Adaptado de McCann, 1981.)

gendar una descendencia más numerosa y más sana. Por ejemplo, Pusey, Williams y Goodall (1997) encontraron que los chimpancés hembra situados en las posiciones más altas de la jerarquía tenían más descendencia; y que ésta tenía una mayor probabilidad de llegar a la madurez sexual. Atribuyeron estas ventajas al hecho de que los chimpancés hembras de posiciones altas tenían más posibilidades de seguir teniendo acceso a zonas ricas en alimentos.

Conducta de cortejo En muchas especies, la cópula se precede de una compleja serie de señales de cortejo. El macho se acerca a la hembra y le da muestras de su interés. Su señal (que puede ser olfativa, visual, auditiva o táctil) puede provocar una señal por parte de la hembra, lo cual a su vez provoca otra respuesta del macho, y así sucesivamente hasta que sucede la cópula. Pero no es probable que ocurra la cópula si uno de los miembros de la pareja no reacciona adecuadamente a las señales del otro.

Se piensa que las señales de cortejo promueven la evolución de nuevas especies. Permítasenos explicarlo. Una **especie** es un grupo de organismos que desde el punto de vista reproductor están aislados de otros organismos; es decir, los miembros de una especie sólo pueden tener una descendencia fértil si se emparejan con miembros de la misma especie. Una nueva especie comienza a bifurcarse de otra ya existente cuando hay algún obstáculo que dificulte la reproducción entre una parte de la población de la especie existente y el resto de la especie (Peterson, Soberón y Sánchez Cordero, 1999). Una vez que se ha formado una barrera reproductora semejante, esta parte de la población evoluciona independientemente del resto de la especie hasta que la fecundación cruzada resulta imposible.

La barrera reproductora puede ser geográfica. Por ejemplo, unos cuantos pájaros pueden volar juntos a una isla desierta, donde muchas generaciones de su descendencia se reproducen entre ellos y evolucionan formando una especie aparte. Otra posibilidad —para volver al punto de partida—, es que la barrera reproductora sea comportamental. Algunos miembros de una especie pueden establecer pautas de cortejo diferentes, y éstas pueden crear una barrera reproductora entre ellos y el resto de sus **congéneres** (miembros de la misma especie).

Desarrollo de la evolución humana

Estudiando los registros fósiles y comparando las especies actuales, los seres humanos hemos mirado hacia atrás en el tiempo y hemos reunido las piezas de la historia de la evolución de nuestra especie —aunque todavía se siguen discutiendo algunos detalles—. En este apartado se resume la evolución humana, tal como se entiende hoy en día.

Evolución de los vertebrados Los organismos acuáticos multicelulares complejos aparecieron por primera vez en la tierra hace unos 600 millones de años (Vermeij, 1996). Unos 150 millones de años después evolucionaron los primeros cordados. Los **cordados** son animales con tronco nervioso dorsal (nervios de gran tamaño que discurren a lo largo del centro de la espalda o *dorso*); representan 1 de las 20 o más amplias categorías, o *tipos*, en que los zoólogos agrupan a las especies animales. Los primeros cordados con huesos vertebrales para proteger su tronco nervioso dorsal aparecieron unos 25 millones de años más tarde. Los huesos vertebrales se denominan *vértebras*, y los cordados que las poseen, **vertebrados**.

Los primeros vertebrados fueron peces óseos primitivos. Hoy en día existen siete clases de vertebrados: tres clases de peces, más los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos.

Evolución de los anfibios Hace unos 410 millones de años, los primeros peces óseos se aventuraron fuera del agua. Los peces que pudieron sobrevivir en tierra durante cortos períodos de tiempo tenían dos grandes ventajas: podían escapar de las charcas de aguas estancadas a las aguas frescas vecinas, y podían beneficiarse de las fuentes de alimento terrestres. Las ventajas de la vida en tierra fueron tantas que la selección natural transformó las aletas y las branquias de los peces óseos en patas y pulmones respectivamente —y fue así como se desarrollaron los primeros **anfibios** hace unos 400 millones de años—. Los anfibios (p.ej., las ranas, los sapos y las salamandras) necesitan vivir en el agua durante su fase de larva; sólo los anfibios adultos pueden sobrevivir en tierra.

Evolución de los reptiles Hace unos 300 millones de años evolucionaron los reptiles (lagartos, serpientes y tortugas) a partir de los anfibios. Los reptiles fueron los primeros vertebrados que ponían huevos recubiertos de cáscara y que tenían el cuerpo cubierto de escamas secas. Estas dos adaptaciones redujeron el grado de dependencia de los reptiles respecto a los hábitat acuáticos. Un reptil no tiene que pasar las primeras etapas de su vida en el medio ambiente acuático de un estanque o un lago; en lugar de ello, las pasa en el ambiente acuoso de un huevo recubierto de cáscara. Y una vez que ha salido del cascarón, el reptil puede vivir lejos del agua ya que sus escamas secas reducen en gran medida la pérdida de agua a través de su piel permeable.

Evolución de los mamíferos Hace unos 180 millones de años, en plena era de los dinosaurios, surgió una nueva clase de vertebrados a partir de una línea de pequeños reptiles. Las hembras de esta nueva clase alimentaban a sus crías con la secreción de unas glándulas especiales llamadas *glándulas mamarias*, razón por la cual a los miembros de esta línea se les dio el nombre de **mamíferos**. Con el tiempo, los mamíferos dejaron de poner huevos; en lugar de ello las hembras gestaban sus crías en el medio ambiente líquido del interior de sus cuerpos hasta que estaban suficientemente maduras para nacer. El *ornitorrinco* es una especie superviviente de mamífero que pone huevos.

El hecho de pasar la primera etapa de la vida dentro de la madre resultó ser muy útil para sobrevivir; aportó la seguridad a largo plazo y la estabilidad ambiental necesarias para que se lleven a cabo los complejos procesos de desarrollo. Hoy en día, existen 14 órdenes diferentes de mamíferos. El orden al que pertenecemos nosotros es el de los

primates. Los seres humanos —con nuestra humildad característica—, llamamos así a nuestro orden por el término latino *primus*, que significa «el primero» o «el más importante». Existen cinco familias de primates: prosimios, monos del Nuevo Mundo, monos del Viejo Mundo, simios y homínidos. En la Figura 2.6 aparecen ejemplos de estas cinco familias de primates.

Se cree que los *simios* (gibones, orangutanes, gorilas y chimpancés) evolucionaron a partir de una línea de monos del Viejo Mundo. Al igual que los monos del Viejo Mundo, los simios tienen brazos largos y pies prensiles especializados para desplazarse por los árboles; y tienen pulgares oponibles que no son lo suficientemente largos para resultar muy útiles en manipular objetos con precisión (véase la Figura 2.7 en la página 32). Sin embargo, al contrario que los monos del Viejo Mundo, los simios no tienen cola y pueden andar erguidos cortas distancias. Los chimpancés son los parientes vivos más próximos de los seres humanos: aproximadamente un 99% del material genético es idéntico en las dos especies (véanse O'Neill, Murphy y Gallagher, 1994).

Surgimiento del género humano La familia de los primates que incluye a los seres humanos es la de los **homínidos**. Simplificando, esta familia se compone de dos géneros: *Australopithecus* y *Homo* (*Homo erectus* y *Homo sapiens*). No obstante, los seres humanos (*Homo sapiens*) son la única especie de homínidos supervivientes. La *taxonomía* (clasificación) de la especie humana se ilustra en la Figura 2.8 en la página 32.

Los fósiles y las pruebas genéticas de la evolución humana son en la actualidad tema de extenso debate entre expertos (véanse Cann, 2001; Wong, 2003). Sin embargo, la mayoría opina que los australopitecos evolucionaron hace unos seis millones de años en África a partir de una línea de simios (*australo* significa «del sur» y *pithecus*, «simio»). Se cree que varias especies de *Australopithecus* vagaron por las llanuras de África durante unos cinco millones de años antes de llegar a extinguirse (véase Tattersall y Matternes, 2000). Los australopitecos medían sólo 1,3 metros y tenían encéfalos pequeños; pero el análisis de los huesos de su pelvis y de sus piernas indica que su postura era erguida como la nuestra. Cualquier duda sobre su postura erguida se disipó ante el descubrimiento de las huellas fosilizadas que se muestran en la Figura 2.9 en la página 32 (Agnew y Demas, 1998).

Se cree que la primera especie *Homo* evolucionó a partir de una especie de *Australopithecus* hace unos dos millones de años (Wood y Collard, 1999). La característica más distintiva de la originaria especie *Homo* era su gran cavidad cerebral (de aproximadamente 850 cm³), mayor que la del *Australopithecus* (unos 500 cm³) pero menor que la de los seres humanos modernos (unos 1.330 cm³). La originaria especie *Homo* utilizaba fuego y herramientas (véase



FIGURA 2.6 Ejemplos de cinco familias de primates diferentes.

Ambrose, 2001), coexistió en África con varias especies de *Australopithecus* durante aproximadamente medio millón de años hasta que éstos se extinguieron, y empezaron a emigrar en gran número de África hacia Europa y Asia hace 1,7 millones de años (véase Vekua *et al.*, 2002).

Unos 200.000 años atrás (Pääbo, 1995), la primitiva especie *Homo* fue reemplazada gradualmente en el registro fósil por los seres humanos modernos (*Homo sapiens*). A pesar de que los tres atributos primordiales de los seres hu-

manos —encéfalo grande, posición erguida y manos libres con pulgares oponibles— se han manifestado durante cientos de miles de años, extrañamente la mayoría de los logros humanos son recientes. La producción artística (p.ej., las pinturas rupestres y las tallas) no apareció hasta hace unos 40.000 años, la ganadería y la agricultura no se establecieron hasta hace unos 10.000 años (véase p.ej., Denham *et al.*, 2003), y la escritura no se inventó hasta hace unos 3.500 años.



FIGURA 2.7 Comparación de los pies y manos de un ser humano y un primate.



FIGURA 2.8 Taxonomía de la especie humana.



FIGURA 2.9 Huellas fosilizadas de homínidos Australopithecus que atravesaron a zancadas las cenizas volcánicas africanas hace unos 3,6 millones de años. Dejaron un rastro de 70 metros. Eran dos adultos y un niño; el niño a menudo caminaba sobre las huellas de los adultos.

Reflexiones acerca de la evolución humana

En la Figura 2.10 se representan las principales ramas de la evolución de los vertebrados. Al examinarla, hay que considerar la evolución en perspectiva y tener en cuenta los ocho puntos siguientes, con frecuencia malinterpretados, sobre la evolución:

Reflexión crítica

1. El proceso evolutivo no avanza en una única línea. Aunque se suele pensar en una «escalera» o escala evolutiva, sería mucho más adecuado emplear la metáfora de un denso arbusto.

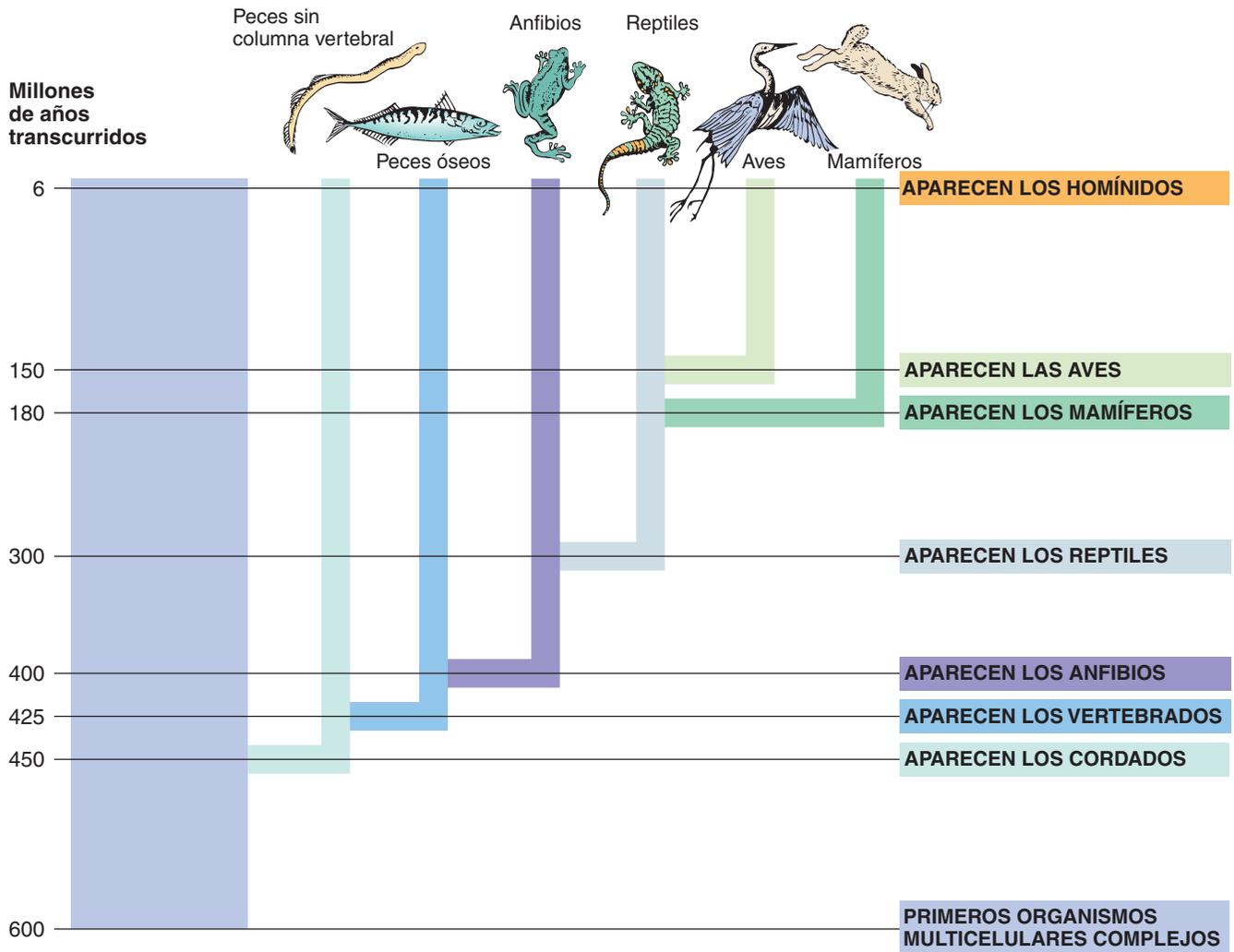


FIGURA 2.10 Evolución de los vertebrados.

- Los seres humanos tenemos pocos motivos para reclamar la supremacía evolutiva. Somos la última especie superviviente de una familia (la de los homínidos) que ha existido tan sólo durante un momento fugaz del tiempo de la evolución.
- La evolución no siempre se desarrolla lenta y gradualmente. Cambios repentinos del entorno pueden desencadenar rápidos cambios evolutivos (es decir, en unas cuantas generaciones) (véase Becker, 2002) o por mutaciones genéticas adaptativas (véase Elena, Cooper y Lenski, 1996). Si la evolución humana ocurrió de forma gradual o de forma repentina sigue siendo motivo de intenso debate entre los *paleontólogos* (los que estudian científicamente los fósiles) —véase Kerr (1996)—. Más o menos al mismo tiempo que los homínidos evolucionaban, hubo un repentino enfriamiento de la tierra que llevó a una disminución de las selvas y un aumento de los pas-

tizales en África. Puede que esto acelerara la evolución humana.

- Pocos frutos de la evolución han sobrevivido hasta nuestros días —sólo han perdurado las puntas del arbusto evolutivo—. Menos del uno por ciento de las especies conocidas existe todavía.
- La evolución no progresa hacia una perfección predeterminada —la evolución es un diablillo, no un arquitecto—. Los aumentos de la capacidad de adaptación se dan mediante cambios en programas de desarrollo existentes; y los resultados, aunque representan mejoras en su contexto ambiental particular, nunca son un diseño perfecto (véase Nesse y Williams, 1998). Por ejemplo, el hecho de que el esperma de mamífero no se desarrolle eficazmente a la temperatura corporal llevó a la evolución del escroto —el cual no es precisamente una solución perfecta para un problema de diseño—.

6. No todas las conductas ni las estructuras existentes son adaptativas. A menudo la evolución ocurre mediante cambios en los programas de desarrollo que desembocan en varias características relacionadas, de las cuales puede que sólo una sea adaptativa — los productos secundarios incidentales evolutivos que no contribuyen a la adaptación se denominan *spandrels*³—. Asimismo, las conductas y estructuras que en un momento fueron adaptativas pueden llegar a ser no adaptativas, o incluso desadaptativas, si cambia el medio ambiente. El ombligo del ser humano es un *spandrel*: no tiene una función adaptativa y no es más que un subproducto del cordón umbilical.
7. No todas las características adaptativas existentes evolucionaron para desempeñar su función actual. Algunas características, llamadas **exaptaciones**, evolucionaron para cumplir una función y más tarde fueron reclutadas para realizar otra (Buss *et al.*, 1998; Tattersall, 2001). Por ejemplo, las alas de los pájaros son exaptaciones —se trata de extremidades que en un principio evolucionaron con el fin de servir para caminar—.
8. El hecho de que haya semejanzas entre las especies no significa necesariamente que éstas tengan un origen evolutivo común. A las estructuras que son similares porque tienen un origen evolutivo común se llaman **homólogas**; a las que son similares pero no tienen un origen evolutivo común se denominan **análogas**. Las semejanzas entre estructuras análogas son el resultado de la **evolución convergente**, la evolución en especies no relacionadas de soluciones similares para los mismos requerimientos ambientales. Decidir si una semejanza estructural es análoga u homóloga depende de un cuidadoso análisis de la semejanza. Por ejemplo, el ala de un pájaro y el brazo de un ser humano tienen en común su estructura esquelética básica subyacente, lo cual sugiere un antepasado común (*véase* Burke y Feduccia, 1997); por lo contrario, el ala de un pájaro y el ala de una abeja tienen pocas semejanzas estructurales, aunque desempeñan la misma función.

Evolución del encéfalo humano

Los primeros estudios sobre el encéfalo humano se centraron en su tamaño. Estos estudios estaban motivados por la idea de que existe una estrecha relación entre el ta-

maño del encéfalo y la capacidad intelectual; supuesto que rápidamente se encontró con dos problemas. En primer lugar, se ha demostrado que los seres humanos modernos, a quienes los seres humanos modernos consideran las más inteligentes de las criaturas, no son los que tienen el encéfalo más grande. Con encéfalos que pesan aproximadamente 1.350 gramos, los seres humanos se sitúan muy por debajo de las ballenas y los elefantes, cuyos encéfalos pesan entre 5.000 y 8.000 gramos (Harvey y Krebs, 1990). En segundo lugar, se ha encontrado que el tamaño del encéfalo de intelectuales célebres (p.ej., Einstein) era común y corriente, en verdad no parejo al de su gigantesco intelecto. Ahora resulta obvio que, a pesar de que los encéfalos de los seres humanos adultos sanos varían considerablemente de tamaño —entre unos 1.000 y 2.000 gramos—, no hay una relación clara entre el tamaño cerebral y la inteligencia.

Un problema evidente al relacionar el tamaño del encéfalo con la inteligencia es el hecho de que los animales más grandes suelen tener encéfalos más grandes, supuestamente porque los cuerpos más grandes necesitan más tejido cerebral para controlarlos y regularlos. Así pues, el hecho de que los hombres más grandes por lo general tengan encéfalos más grandes que los hombres pequeños, de que los hombres suelen tener encéfalos más grandes que las mujeres, y de que los elefantes tengan encéfalos más grandes que los seres humanos no indica algo concreto sobre la inteligencia relativa de estas poblaciones. Este problema llevó a proponer que el peso del encéfalo, expresado como porcentaje del peso total del cuerpo, podría ser una medida más fiable de la capacidad intelectual. Esta medida permite a los seres humanos (con un 2,33%) recuperar su legítima posición por delante de los elefantes (con un 0,2%), pero también permite que tanto los seres humanos como los elefantes sean superados por el gigante intelectual del reino animal, la musaraña (con un 3,33%).

Un modo más razonable de abordar el estudio de la evolución cerebral ha sido comparar la evolución de diferentes regiones cerebrales (Finlay y Darlington, 1995; Killacky, 1995). Por ejemplo, ha sido útil considerar por separado la evolución del **tronco del encéfalo** y la del **cerebro** (entendiendo aquí por éste, los hemisferios cerebrales). En términos generales, el tronco del encéfalo regula actividades reflejas que son decisivas para la supervivencia (p.ej., la frecuencia cardíaca, la respiración y la glucemia), mientras que el cerebro está implicado en procesos adaptativos más complejos tales como el aprendizaje, la percepción y la motivación.

La Figura 2.11 es una representación esquemática del tamaño relativo del tronco del encéfalo y del cerebro en varias especies que son descendientes vivas de especies a partir de las cuales han evolucionado los seres humanos. En ésta figura se destacan tres aspectos importantes de la evolución del encéfalo humano. El primero es que ha

³ En biología evolutiva, *spandrel*, término introducido por Lewontin y Gould (1979) en su crítica a las teorías de adaptación de los sociobiólogos; podría traducirse al castellano como «enjuta»: espacio entre los arcos que sostienen una bóveda al que se le atribuye una función secundaria (*N. del T.*).

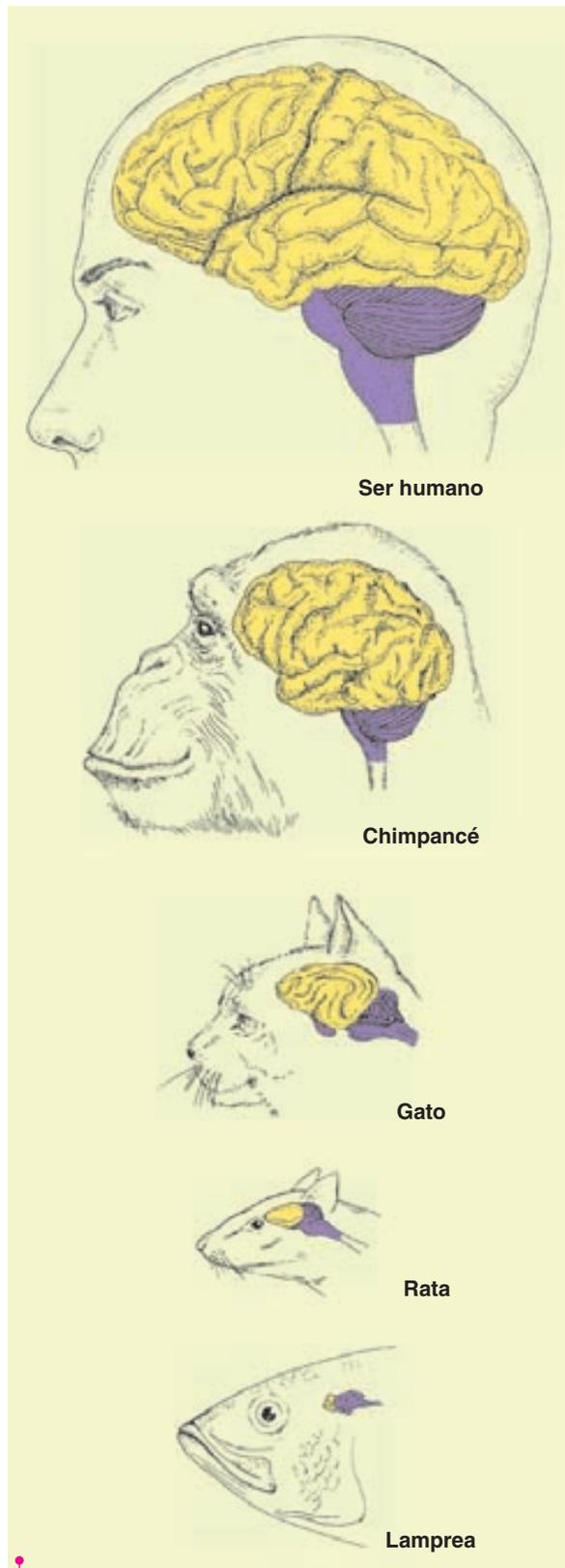


FIGURA 2.11 Encéfalos de animales de diferente edad evolutiva. El cerebro se representa en beige y el tronco del encéfalo en azul.

aumentado de tamaño a lo largo de la evolución; el segundo, que la mayor parte del aumento de tamaño concierne al cerebro; y el tercero, que ha habido un incremento en la cantidad de **circunvoluciones** —pliegues de la superficie cerebral—, lo cual ha aumentado considerablemente el volumen de la corteza cerebral (la capa más externa del tejido cerebral).

Sin embargo, las semejanzas entre los encéfalos de distintas especies relacionadas son más significativas que las diferencias. Todos los encéfalos están compuestos por neuronas, y las estructuras neurales que forman el encéfalo de una especie casi siempre pueden encontrarse en los encéfalos de especies relacionadas. Por ejemplo, en la *corteza parietal* de los seres humanos, de los monos y de los gatos se han encontrado neuronas que responden a la cantidad de objetos que hay en una muestra de ellos, independientemente de cuáles sean los objetos (véanse Dehaene, 2002; Nieder, Freedman y Miller, 2002).

Psicología evolucionista: comprender los vínculos de apareamiento

Muchos psicólogos han adoptado el enfoque evolucionista. Por supuesto, un nuevo campo de la psicología, al que se ha llamado *psicología evolucionista*⁴, se ha constituido en torno suyo. La psicología evolucionista trata de entender la conducta humana considerando las presiones que llevaron a su evolución. Parte del trabajo más interesante y controvertido en este campo se ha centrado en preguntas acerca de las diferencias sexuales en la elección de pareja, preguntas que quizá el lector esté planteándose en su propia vida (véase Geary, 1999).

En la mayoría de las especies, el apareamiento es totalmente promiscuo. La promiscuidad es un plan de apareamiento en el que los miembros de ambos sexos copulan indiscriminadamente con muchas parejas diferentes durante cada período de apareamiento. Aunque este tipo de cópula indiscriminada es el modo predominante de reproducción (véase Small, 1992), los machos y las hembras de algunas especies establecen *vínculos de apareamiento* (relaciones de apareamiento duraderas) con miembros del otro sexo.

La mayoría de los mamíferos tienden a establecer vínculos de apareamiento. ¿Por qué? Una influyente teoría, propuesta originalmente por Trivers (1972), atribuye la evolución del establecimiento de estos vínculos en los mamíferos al hecho de que sus hembras paren una cantidad relativamente pequeña de crías indefensas y que se

⁴ La disciplina de psicología evolucionista (*evolutionary psychology*), a diferencia de la que en español se denomina psicología evolutiva (*developmental psychology*), busca comprender la conducta del ser humano desde el enfoque de la biología evolutiva. Puede considerarse una versión moderna de la sociobiología (N. del T.).

Perspectiva evolutiva

desarrollan lentamente. Como resultado, para los mamíferos macho resulta adaptativo permanecer con las hembras que portan su descendencia y favorecer que ésta se desarrolle satisfactoriamente. Un mamífero macho que se comporta así, tiene más posibilidades de traspasar sus características hereditarias a las generaciones venideras. Por consiguiente, la selección natural ha promovido la evolución en los mamíferos macho de la tendencia a vincularse con las hembras con las que han copulado. De igual modo, existe una presión de selección sobre los mamíferos hembra para comportarse de manera que induzca a los machos a vincularse con ellas, ya que esto aumenta sus posibilidades de transmitir sus propias características hereditarias a las generaciones futuras. En muchas especies, los vínculos de apareamiento duran toda la vida.

El modelo de vínculo de apareamiento más prevalente entre los mamíferos es la **poligamia**, un arreglo en el que un macho establece vínculos de apareamiento con más de una hembra. ¿Cómo evolucionó la poligamia en tantas especies de mamíferos? Las pruebas sugieren que evolucionó como el sistema predominante de apareamiento en los mamíferos porque los mamíferos hembra hacían una contribución mucho mayor que los machos a la crianza de su prole (Trivers, 1972). En los mamíferos, las madres llevan a sus crías en desarrollo en el interior de sus cuerpos, a veces durante muchos meses, y luego les amamantan y cuidan de ellos después de que hayan nacido. Por lo contrario, los padres de los mamíferos a menudo no contribuyen a la reproducción más que con el esperma. Una de las principales consecuencias de esta disposición parental unilateral es que las hembras de los mamíferos sólo pueden tener unos cuantos descendientes durante su vida, mientras que los machos pueden engendrar muchos descendientes.

Ya que cada mamífero hembra sólo puede tener unos cuantos descendientes, tiene que asegurarse de que sus características hereditarias van a transmitirse a futuras generaciones en la cantidad suficiente. En particular, es importante que se aparee con machos especialmente aptos. Aparearse con machos aptos aumenta la posibilidad de que su descendencia sea apta y pase sus genes, junto con los de su pareja, a la siguiente generación; también aumenta la probabilidad de que, por pequeño que sea el apoyo parental que su descendencia reciba del padre, será eficaz. Así pues, según la teoría actual, la tendencia a establecer vínculos de apareamiento sólo con los machos más aptos evolucionó en las hembras de muchas especies de mamíferos. Por lo contrario, dado que los mamíferos macho pueden engendrar tantos descendientes, ha habido poca presión evolutiva sobre ellos para que sean selectivos en su apareamiento —los machos de la mayoría de las especies de mamíferos establecerán vínculos de apareamiento con tantas hembras como puedan—. La consecuencia inevitable del apareamiento selectivo de los mamíferos hembra y del

apareamiento no selectivo de los mamíferos macho es la poligamia (véase la Figura 2.12).

La prueba más sólida a favor de la teoría que la poligamia evoluciona cuando las hembras contribuyen más que los machos a la reproducción procede de los estudios de **poliandria**. Ésta es un plan de apareamiento en el cual una hembra establece vínculos de apareamiento con más de un macho. La poliandria no se da en los mamíferos, sólo ocurre en especies en las que la contribución de los machos a la reproducción es mayor que la de las hembras. Por ejemplo, en una especie que se ajusta a la poliandria, el caballito de mar, la hembra deposita sus huevos en la bolsa del macho, él los fertiliza y las lleva consigo hasta que han madurado lo suficiente para valerse por sí mismas (véase Daly y Wilson, 1983).

La opinión actual es que tanto el aumento de talla corporal como la tendencia a entablar peleas evolucionaron en los machos de los mamíferos porque las hembras de los mamíferos tienden a ser más selectivas en su vínculo reproductor. Debido a la selectividad de las hembras, la competitividad entre los machos por las parejas para reproducirse se hace violenta, y sólo los contendientes que ganan transmiten sus genes. Por lo contrario, las hembras de la mayoría de las especies tienen pocos problemas en encontrar una pareja para reproducirse.

Aunque la mayoría de los mamíferos son polígamos, el 3% de las especies de mamíferos, incluidos los seres humanos, son básicamente monógamos. La **monogamia** es un modelo de vínculo de apareamiento en el que se establecen vínculos duraderos entre un macho y una hembra. A pesar de que la monogamia es el sistema de vínculo de apareamiento más frecuente en los seres humanos, es importante recordar que no es el sistema predominante en los mamíferos.



FIGURA 2.12 Los caballos, al igual que la mayoría de los animales, son polígamos. El semental se reproduce con todas las yeguas de la manada en virtud de sus victorias sobre otros machos.

Se piensa que la monogamia ha evolucionado en las especies de mamíferos en las que cada hembra puede producir más crías, o crías más aptas, si tiene una ayuda no dividida (véase Dewsbury, 1998). En tales especies, cualquier cambio en la conducta de la hembra que anime a un macho a unirse exclusivamente con ella incrementaría la probabilidad de que sus características hereditarias se transmitan a generaciones ulteriores. Un cambio conductual semejante es que cada hembra mantenga a otras hembras en edad de procreación lejos de su pareja. Esta estrategia es particularmente eficaz si una hembra no copula con un macho hasta que éste haya permanecido con ella durante un cierto tiempo. Una vez que hubo evolucionado esta pauta de conducta en las hembras de determinadas especies, la estrategia óptima de apareamiento en los machos cambiaría. Le sería difícil al macho unirse con muchas hembras, y la mejor oportunidad para el macho de tener una descendencia apta numerosa sería unirse con una hembra apta y dedicarle a ella y su descendencia la mayor parte de su esfuerzo reproductor. Por supuesto, en una relación monógama, es importante que los machos escojan hembras fértiles y que las hembras escojan machos que las protejan eficazmente a ellas y a su descendencia.

Conviene no perder de vista el hecho de que la importancia de la psicología evolucionista no reside en las muchas teorías que ha generado. Es fácil especular sobre cómo ha evolucionado una determinada conducta humana sin haber refutado nunca una teoría, ya que no se puede saber con certeza cómo ha evolucionado una conducta existente. Las buenas teorías sobre la evolución comportamental incorporan predicciones sobre las conductas que ocurren, de modo que las predicciones —y por lo tanto las teorías— puedan examinarse. Las teorías que no pueden someterse a prueba son poco útiles.

Reflexión crítica

Es fácil especular sobre cómo ha evolucionado una determinada conducta humana

La precedente teoría evolucionista de elección de pareja es una teoría que ha llevado a muchas predicciones sobre aspectos actuales de la elección de pareja en seres humanos. Buss (1992) ha confirmado varias de ellas; (1) Los hombres de la mayoría de las culturas valoran la juventud y el atractivo (ambos son índices de fertilidad) en sus parejas más de lo que lo hacen las mujeres; en contraposición, las mujeres valoran el poder y la capacidad de ingresos económicos más que los hombres. (2) El atractivo físico es lo que mejor predice qué mujeres se unirán con hombres de alto nivel profesional. (3) La principal estrategia de las mujeres para atraer a una pareja es aumentar su atractivo físico; la de los hombres, hacer alarde de su poder y sus recursos. (4) Los hombres son más propensos que las mujeres a ser adúlteros.

El anterior análisis de la psicología evolucionista —y otros similares— hace posible entender tres puntos clave. Primero, ilustra la capacidad del análisis evolucionista para procurar entendimiento de incluso los procesos psicológicos más complejos. Segundo, destaca que los seres humanos somos el resultado de unos 600 millones de años de adaptación. Y tercero, subraya el hecho de que los seres humanos estamos relacionados con todas las demás especies animales —en algunos casos, más estrechamente de lo que nos gustaría— (véanse Doss y Chapman, 1998; Whiten y Boesch, 2001).

Incluso nuestras esperanzas y deseos más íntimos son producto de la evolución. Es de suma importancia, sin embargo, tener en cuenta que las tendencias comportamentales que ha impuesto la evolución existen en los seres humanos sin que esto requiera que lo comprendamos o incluso que seamos conscientes de ello; y que todas las tendencias hereditarias son moduladas por la experiencia (véase Eagly y Word, 1999). Pensémoslo.

Reflexión crítica



2.3

Fundamentos de genética

Darwin no comprendió dos de los hechos clave en los que estaba basada su teoría de la evolución. No comprendió por qué los congéneres se diferencian unos de otros, ni cómo se transmiten de padres a hijos las características anatómicas, fisiológicas y comportamentales. Mientras Darwin cavilaba sobre estas cuestiones, en sus archivos había un manuscrito sin leer en el que estaban las respuestas. Le había sido enviado por un desconocido monje agustino, Gregor Mendel. Desafortunadamente para Darwin (1809-1882) y para Mendel (1822-1884), la trascendencia de las investigaciones de Mendel no se reconoció hasta la primera parte del siglo XX, mucho tiempo después de la muerte de ambos.

Genética mendeliana

Mendel estudió los mecanismos de la herencia en las plantas del guisante. Al diseñar sus experimentos, tomó dos sabias decisiones. Decidió estudiar los rasgos dicotómicos y decidió asimismo comenzar sus experimentos cruzando los descendientes de líneas reproductoras puras. Los **rasgos dicotómicos** son los que ocurren de una manera o de otra, pero nunca en combinación. Por ejemplo, el color de la semilla es un rasgo dicotómico de la planta del guisante: cada una tiene semillas o bien marrones o bien blancas. Las **líneas reproductoras puras** son líneas de reproducción en las que los miembros que se han cruzado siempre produ-

cen una descendencia con el mismo rasgo (p.ej., semillas marrones), generación tras generación.

En uno de sus primeros experimentos, Mendel estudió la herencia del color de la semilla: marrón o blanco. Empezó por cruzar la descendencia de una planta del guisante que procedía de una línea pura de semillas marrones con la de otra que procedía de una línea pura de semillas blancas. Toda la descendencia de este cruce tenía semillas marrones. A continuación, Mendel cruzó a estos descendientes de primera generación con los de otra y encontró que aproximadamente las tres cuartas partes de la segunda generación resultante tenían semillas marrones y aproximadamente un cuarto tenía semillas blancas. Mendel repitió este experimento varias veces con diversos pares de rasgos dicotómicos de la planta del guisante, obteniendo siempre el mismo resultado. Uno de los rasgos, al que Mendel llamó **rasgo dominante**, se manifestó en todos los descendientes de la primera generación; el otro rasgo, denominado por Mendel **rasgo recesivo**, se manifestó en alrededor de una cuarta parte de la descendencia de segunda generación. Mendel habría obtenido resultados similares si hubiera llevado a cabo este experimento con líneas reproductoras puras de seres humanos con ojos marrones (rasgo dominante) y con ojos azules (rasgo recesivo).

El resultado del experimento de Mendel era contrario a la premisa central en la que se habían basado todas las ideas acerca de la herencia: que la descendencia hereda los rasgos de sus progenitores. De alguna manera, el rasgo recesivo (semillas blancas) se traspasó a una cuarta parte de la segunda generación de las plantas del guisante a través de la primera generación, que no tenía este rasgo. Se alude a los rasgos que manifiesta un individuo como su **fenotipo**; a los que puede traspasar a su descendencia mediante su material genético, como su **genotipo**.

Mendel discurrió una teoría para explicar sus resultados. Ésta implicaba cuatro ideas. En primer lugar, Mendel propuso que existen dos tipos de factores hereditarios para cada rasgo dicotómico —por ejemplo, que un factor de semilla marrón y un factor de semilla blanca controlan el color de la semilla—. Hoy en día llamamos **gen** a cada factor hereditario. En segundo lugar, Mendel apuntó que cada organismo posee dos genes para cada uno de sus rasgos dicotómicos; por ejemplo, cada guisante posee ya sea dos genes de semilla marrón, ya dos genes de semilla blanca, ya uno de cada. Los dos genes que controlan el mismo rasgo se llaman **alelos**. Se dice que los organismos que tienen dos genes idénticos para un rasgo son **homocigóticos** en cuanto a ese rasgo; mientras que aquellos con dos genes diferentes para un rasgo son **heterocigóticos** en cuanto a dicho rasgo. En tercer lugar, Mendel sugirió que uno de los dos tipos de genes de cada rasgo dicotómico domina al otro en los organismos heterocigóticos. Por ejemplo, los guisantes con un gen de semilla marrón y un gen de semilla blanca tienen siempre semillas marrones por-

que el gen de semilla marrón es dominante sobre el de semilla blanca. Y en cuarto lugar, Mendel defendió que en lo referente a cada rasgo los organismos heredan al azar uno de los dos factores de su «padre» y uno de los dos factores de su «madre». En la Figura 2.13 se ilustra cómo la teoría de Mendel explica los resultados de su experimento sobre la herencia del color de la semilla del guisante.

Cromosomas, reproducción y ligamiento

Hasta principios del siglo xx no pudieron localizarse los genes dentro de los **cromosomas** —estructuras filiformes en el **núcleo** de la célula—. Los cromosomas se hallan por parejas, y cada especie tiene un número característico de pares de cromosomas en cada una de las células de su cuerpo; los seres humanos tenemos 23 pares. Los dos genes (alelos) que controlan cada rasgo se sitúan en el mismo **locus**, uno en cada cromosoma de un par determinado.

El proceso de división celular que produce **gametos** (los óvulos y los espermatozoides) se llama **meiosis** —véase Sluder y McCollum (2000)—. Durante la meiosis, los cromosomas se dividen y un cromosoma de cada par se dirige a cada uno de los dos gametos resultantes de la división. En consecuencia, cada gameto tiene sólo la mitad del número habitual de cromosomas (23 en los seres humanos); y cuando un espermatozoide y un óvulo se fusionan durante la fertilización (véase la Figura 2.14) se forma un **cigoto** —un óvulo fertilizado— con la dotación completa de cromosomas. Todas las demás divisiones de las células somáticas tienen lugar mediante **mitosis**. El número de cromosomas se duplica justo antes de la división mitótica, de modo que, cuando tiene lugar la división, las dos células hijas acaban por tener la dotación cromosómica completa. En la Figura 2.15, página 39, se representan la meiosis, la fertilización y la mitosis.

La meiosis explica gran parte de la diversidad genética dentro de cada especie. En los seres humanos, por ejemplo, cada división meiótica produce dos gametos. Cada gameto contiene 1 cromosoma de cada uno de los 23 pares presentes en las células somáticas. Puesto que cada uno de los 23 pares se distribuye al azar entre los dos gametos, cada ser humano puede producir gametos con 2^{23} (8.388.608) combinaciones diferentes de cromosomas.

A principios del siglo xx, Morgan y sus colaboradores (1915) realizaron el primer estudio exhaustivo sobre **ligamiento**. Encontraron que existen cuatro grupos distintos de genes en la mosca de la fruta. Si una de estas moscas heredaba de un progenitor el gen para un rasgo perteneciente a un grupo, tenía una mayor probabilidad (más del 0,5) de heredar genes de otros rasgos procedentes del grupo del mismo progenitor. Dado que las moscas de la

EN EL CD



Consulte el módulo *Mitosis* para ver cómo opera este tipo de división celular.

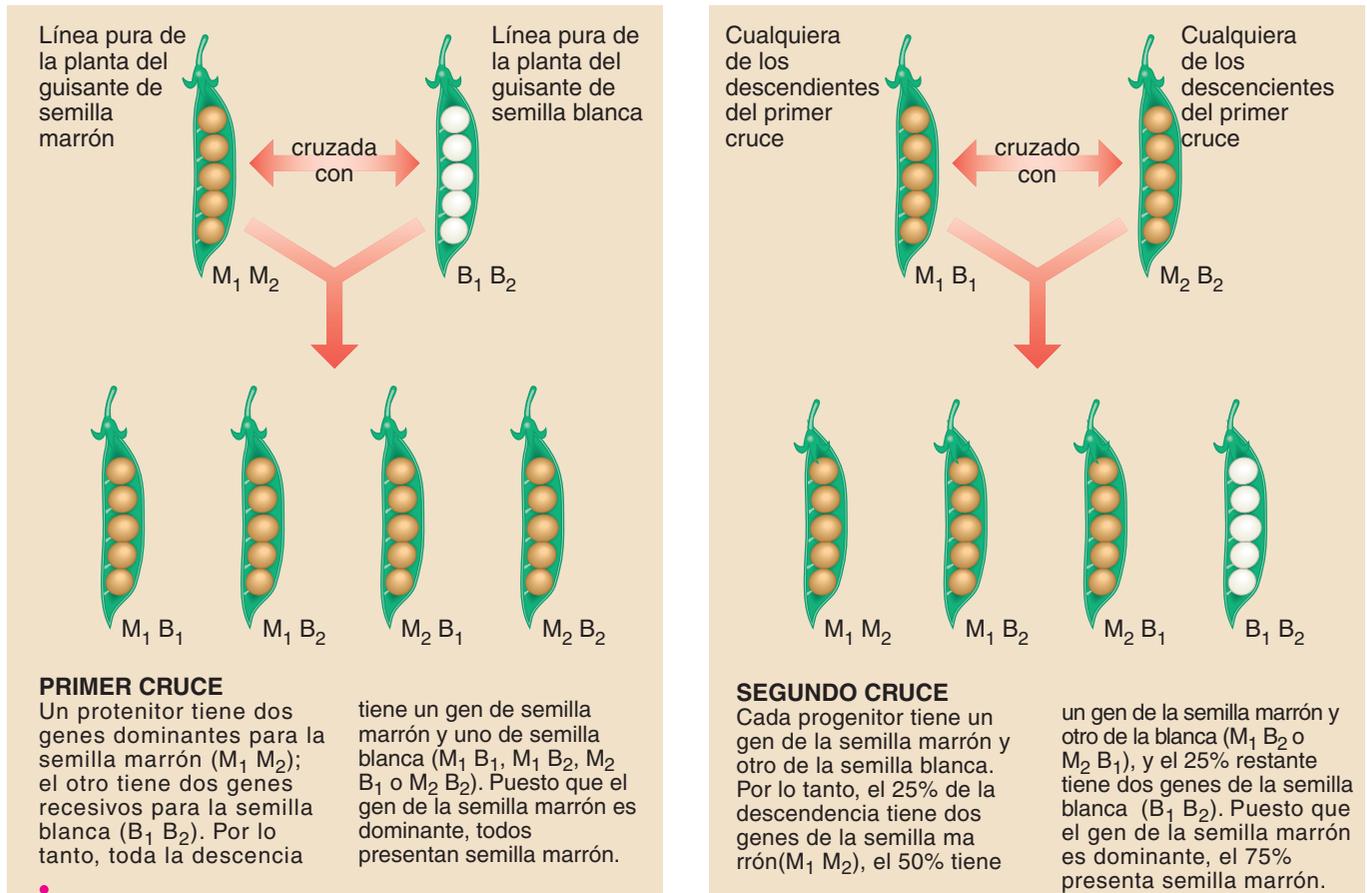


FIGURA 2.13 Cómo explica la teoría de Mendel los resultados de su experimento sobre la herencia del color de la semilla en las plantas del guisante.

fruta tienen cuatro pares de cromosomas, Morgan y colaboradores concluyeron que entre rasgos que están codificados en el mismo cromosoma se da ligamiento. Estaban en lo cierto: se ha encontrado que, en cada especie en que

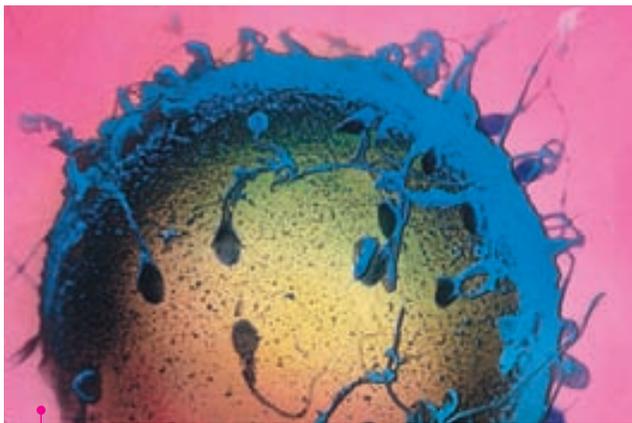


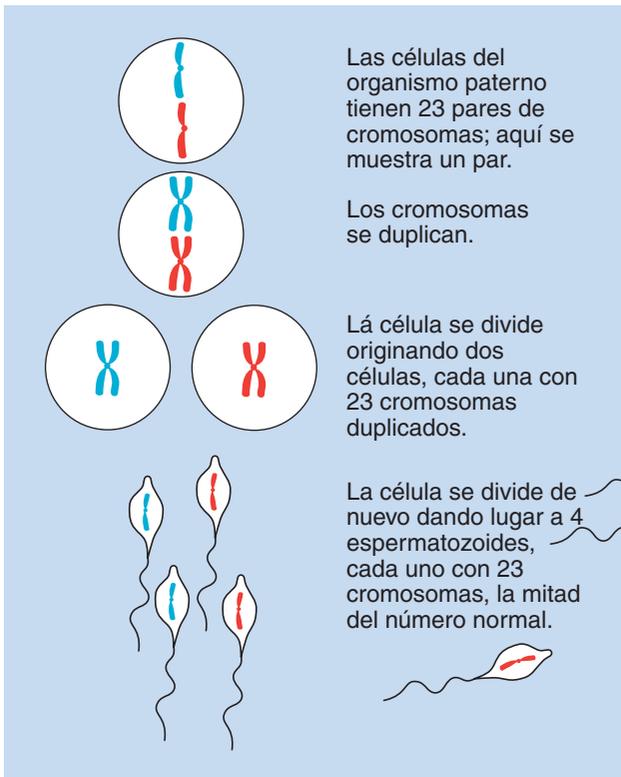
FIGURA 2.14 Durante la fertilización los espermatozoides se unen a la superficie de un óvulo; sólo uno entrará en el óvulo y lo fertilizará.

se ha examinado el ligamiento, la cantidad de grupos de rasgos ligados es equivalente al número de pares de cromosomas.

Si los genes se transmiten de generación en generación mediante los cromosomas, ¿por qué no se heredan siempre juntos los genes que están en un mismo cromosoma? El ligamiento entre los pares de genes de un único cromosoma varía de ser casi total (cerca del 1,0) a darse casi por azar (justo por encima del 0,5) [ligamiento parcial].

Morgan y sus colaboradores propusieron que el **entrecruzamiento genético** aporta la solución al problema del ligamiento parcial. En la Figura 2.16, página 39, se muestra cómo opera el entrecruzamiento. Durante la primera fase de la meiosis, una vez que se han replicado los cromosomas, éstos se alinean por pares. Luego habitualmente se entrecruzan entre ellos en puntos aleatorios, se parten en los puntos de contacto y se intercambian segmentos. En consecuencia, los padres rara vez transmiten grupos intactos de genes cromosómicos a sus hijos. Cada uno de nuestros gametos contiene cromosomas que son combinaciones ensambladas únicas de cromosomas, heredadas de nuestra madre y nuestro padre.

Los espermatozoides se producen por división meiótica



Los óvulos se producen por división meiótica

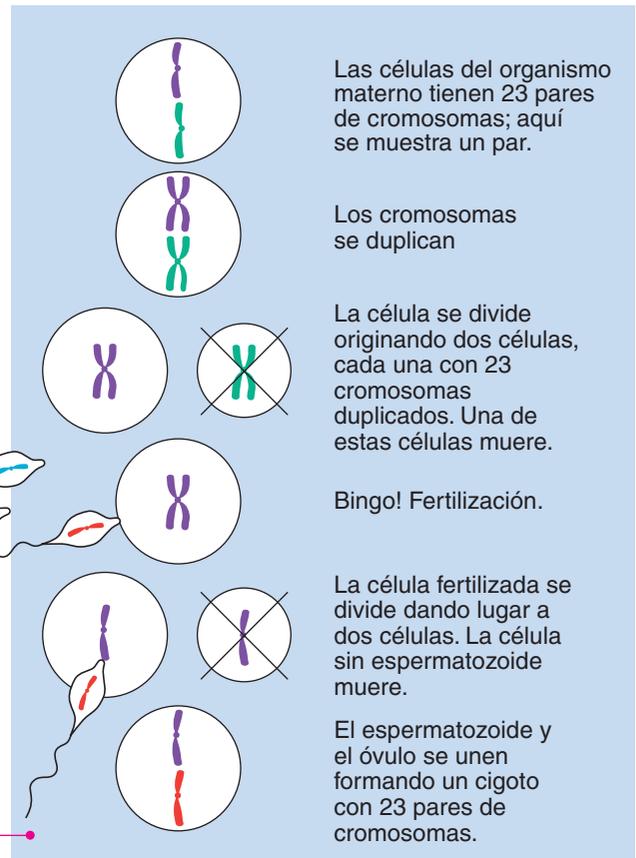


FIGURA 2.15 División celular meiótica, fertilización y división celular mitótica.

El cigoto se desarrolla por división mitótica

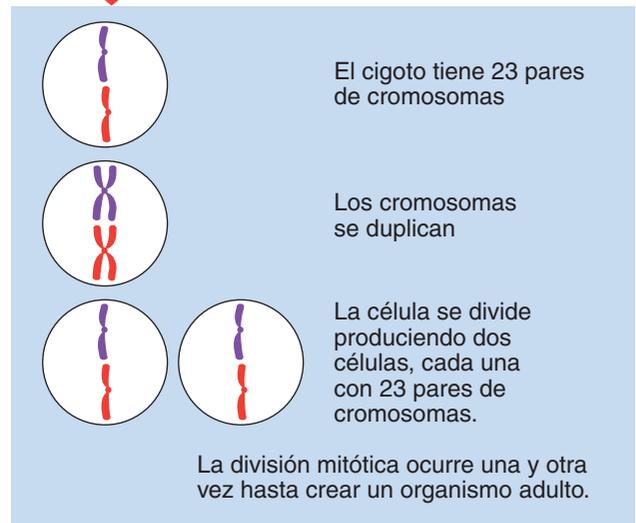


FIGURA 2.16 Entrecruzamiento genético.

El fenómeno del entrecruzamiento es importante por dos motivos. Primero, al asegurar que los cromosomas no pasan intactos de generación en generación, los entrecruzamientos aumentan la diversidad de la especie. En cierto sentido, el entrecruzamiento reordena la baraja genética antes de que los cromosomas se distribuyan aleatoriamente a la siguiente generación. Segundo, el estudio de los entrecruzamientos fue el primer medio que tuvieron los genetistas para construir **mapas genéticos**. Como cada entrecruzamiento ocurre en un punto aleatorio a lo largo del cromosoma, el grado de ligamiento entre dos genes indica lo cerca que están uno de otro. No suele darse entrecruzamiento entre genes adyacentes; sin embargo, es frecuente entre genes que se localizan en los extremos opuestos de un cromosoma.

Cromosomas sexuales y rasgos ligados al sexo

Existe una excepción a la regla de que los cromosomas siempre se encuentran por pares homólogos o idénticos. Esta excepción es la de los **cromosomas sexuales**, el par de cromosomas que determina el sexo de un individuo. Hay dos tipos de cromosomas sexuales, X e Y; y los dos tienen un aspecto diferente y contienen genes diferentes. En los mamíferos, las hembras poseen dos cromosomas X y los machos, un cromosoma X y un cromosoma Y. Los rasgos sobre los que influyen los genes de los cromosomas sexuales se denominan **rasgos ligados al sexo**. Prácticamente todos los rasgos ligados al sexo están controlados por genes del cromosoma X, ya que el cromosoma Y es pequeño y contiene pocos genes (véase Jegalian y Lahn, 2001).

Los rasgos controlados por genes del cromosoma X se dan con más frecuencia en un sexo que en otro. Si el rasgo es dominante, se da con más frecuencia en las hembras. Éstas tienen el doble de posibilidades de heredar el gen dominante porque tienen el doble de cromosomas X. En contraposición, los rasgos recesivos ligados al sexo se presentan más frecuentemente en los machos. Esto se debe a que los rasgos recesivos ligados al sexo sólo se manifiestan en hembras que poseen dos de los genes recesivos —uno en cada uno de sus cromosomas X—, mientras que los rasgos se manifiestan en todos los machos que poseen el gen ya que éstos sólo tienen un cromosoma X. El ejemplo clásico de un rasgo recesivo ligado al sexo es el daltonismo. Debido a que el gen del daltonismo es bastante infrecuente, las hembras casi nunca heredan dos de ellos y, por lo tanto, casi nunca presentan el trastorno. Por lo contrario, todos los machos que poseen un gen del daltonismo lo padecen.

Estructura del cromosoma y replicación

Cada cromosoma es una molécula de **ácido desoxirribonucleico (ADN)**, formada por dos hebras. Cada hebra es

una secuencia de **nucleótidos** adheridos a una cadena de *fosfato y desoxirribosa*. Existen cuatro nucleótidos: *adenina*, *timina*, *guanina* y *citocina*. La secuencia de estos nucleótidos en cada cromosoma es lo que constituye el código genético —así como la secuencia de letras constituye el código de nuestro lenguaje—.

Las dos hebras que componen cada cromosoma están enrolladas una alrededor de otra y unidas por la fuerza de atracción entre la adenina y la timina, y entre la guanina y la citosina. Este tipo de unión específica tiene una consecuencia importante: las dos hebras que componen cada cromosoma se complementan perfectamente una a otra. Por ejemplo, la secuencia de adenina, guanina, timina, citosina y guanina de una hebra está siempre adherida a la secuencia complementaria de timina, citosina, adenina, guanina y citosina de la otra. En la Figura 2.17 se ilustra la estructura del ADN.



FIGURA 2.17 Ilustración esquemática de la estructura de una molécula de ADN. Adviértase la unión complementaria de los nucleótidos: timina con adenina y guanina con citosina.

La **replicación** es un proceso clave en la molécula de ADN. De no existir, no sería posible la división mitótica de la célula. La Figura 2.18 explica cómo se cree que ocurre la replicación del ADN (véase Losick y Shapiro, 1998). Las dos hebras de ADN empiezan a desenrollarse. A continuación, los nucleótidos de cada una de las hebras que han quedado expuestos atraen a los nucleótidos complementarios que están libres en el líquido del núcleo. Así, cuando hayan acabado de desenrollarse, se habrán producido dos moléculas de ADN de doble hebra, cada una de ellas idéntica a la original.

La replicación cromosómica no siempre procede conforme al plan establecido, puede haber errores. A veces, éstos son graves. Por ejemplo, los pacientes con *síndrome de Down*, que estudiaremos en el Capítulo 10, tienen un

cromosoma de más en cada célula. Pero es más frecuente que los errores en la duplicación consistan en **mutaciones** —alteraciones fortuitas en genes específicos—. En la mayoría de los casos, las mutaciones desaparecen del conjunto de genes tras pocas generaciones debido a que los organismos que las heredan son menos aptos. No obstante, en contadas ocasiones, las mutaciones aumentan la aptitud y contribuyen así a una rápida evolución.

Código genético y expresión de los genes

Existen distintos tipos de genes. Los mejor conocidos son los **genes estructurales** —genes que contienen la información necesaria para la síntesis de una única pro-



FIGURA 2.18 Replicación del ADN. A medida que se desenrollan las dos hebras de la molécula de ADN original, los nucleótidos de cada hebra atraen nucleótidos complementarios libres. Una vez que se han desenrollado totalmente, se habrán creado dos moléculas de ADN, cada una idéntica a la primera.

teína—. Las **proteínas** son largas cadenas de **aminoácidos**; controlan la actividad fisiológica de las células y son componentes importantes de la estructura celular. Todas las células del organismo (es decir, las del cerebro, las del pelo y las de los huesos) contienen exactamente los mismos genes estructurales. ¿Cómo se desarrollan, entonces, distintos tipos de células? La respuesta reside en una compleja categoría de genes, a menudo llamados **genes operadores**.

Cada gen operador controla un gen estructural o un grupo de genes estructurales relacionados. Su función consiste en determinar si cada uno de sus genes estructurales han de iniciar o no la síntesis de una proteína (esto es, si el gen estructural se *expresará* o no) y en qué medida.

El control de la **expresión genética** mediante genes operadores es un proceso importante ya que determina cómo se va a desarrollar una célula y cómo funcionará una vez que haya madurado. Los genes operadores son como interruptores, y al igual que los interruptores, pueden regularse de dos modos. Algunos están normalmente desactivados [«apagados»] y son regulados por **proteínas de unión del ADN** [o proteínas reguladoras ligantes de ADN] que los activan [«encienden»]; otros suelen estar activados y son regulados por proteínas de unión del ADN que aumentan, disminuyen o inhiben su actividad. Muchas de estas proteínas están bajo el influjo de señales que la célula recibe de su medio (véase Darnell, 1997). Éste es pues —por si aún no se le ha ocurrido al lector— el principal mecanismo mediante el cual interacciona la experiencia con los genes para influir sobre el desarrollo.

El proceso de expresión de un gen estructural se representa en la Figura 2.19, página 44. Primero, el pequeño segmento del cromosoma que contiene el gen estructural se desenrolla y este segmento de la hebra del ADN sirve como plantilla para la transcripción de una corta hebra de **ácido ribonucleico (ARN)**. El ARN es semejante al ADN, excepto en que contiene el nucleótido uracilo en vez de timina, y una cadena compuesta por fosfato y ribosa en vez de por fosfato y desoxirribosa. La hebra de ARN transcrita recibe el nombre de **ARN mensajero** debido a que transporta el código genético desde el núcleo de la célula. Una vez que ha salido del núcleo, el ARN mensajero se une a uno de los muchos **ribosomas** del *citoplasma* celular (el líquido traslúcido que hay dentro de la célula). El ribosoma entonces se desplaza a lo largo de la hebra de ARN mensajero, traduciendo el código genético a medida que avanza.

Cada uno de los grupos de tres nucleótidos consecutivos que hay a lo largo de la hebra de ARN mensajero se llama **codón**. Cada codón informa al ribosoma acerca de cuál de los 20 tipos distintos de aminoácidos debe agregar a la proteína que se está construyendo; por ejemplo, la secuencia guanina-guanina-adenina informa al ribosoma de que debe añadir el aminoácido glicina. Cada tipo de

aminoácido es transportado al ribosoma por moléculas de **ARN de transferencia**; cuando el ribosoma lee un codón, atrae una molécula de ARN de transferencia que se une al aminoácido apropiado. El ribosoma lee codón tras codón y añade aminoácido tras aminoácido, hasta que llega a un codón que le dice que se ha acabado de fabricar la proteína, momento el que cual se libera dicha proteína al citoplasma. Por lo tanto, el proceso de expresión genética implica dos fases: la *transcripción* del código de la secuencia de nucleótidos del ADN en un código de la secuencia de nucleótidos del ARN, y la *traducción* de esta última en una secuencia de aminoácidos.

ADN mitocondrial

Hasta ahora, sólo hemos estudiado el ADN que compone los cromosomas del núcleo de la célula. Puede que el lector tenga la impresión de que todo el ADN está en el núcleo. No es así. Las mitocondrias celulares también contienen ADN (*ADN mitocondrial*). Las **mitocondrias** son estructuras que generan energía y se localizan en el citoplasma de la célula. Todos los genes mitocondriales se heredan de la madre.

El ADN mitocondrial interesa mucho a los científicos por dos motivos. El primero es que varios trastornos se deben en parte a una mutación del ADN mitocondrial. El segundo es que como las mutaciones parecen desarrollarse en el ADN mitocondrial a un ritmo relativamente constante, el ADN mitocondrial puede utilizarse como un reloj evolutivo (véase Kaessmann y Pääbo, 2002). Los análisis de las mutaciones del ADN mitocondrial han confirmado los datos paleontológicos de que los homínidos evolucionaron en África y se extendieron por la tierra (Wallace, 1997). (Véase la Figura 2.20 en la página 45.)

Perspectiva evolutiva

Proyecto Genoma Humano: ¿y después qué?

Podría decirse que el proyecto científico más ambicioso de todos los tiempos se inició en 1990. Conocido como el **Proyecto Genoma Humano**, consiste en una colaboración de estructura abierta entre los principales centros de investigación y equipos investigadores independientes de varios países. El objetivo de esta colaboración fue elaborar un mapa de los tres mil millones de nucleótidos que componen los cromosomas humanos. Esta ambiciosa tarea se finalizó en el año 2001 con la publicación simultánea del primer borrador del genoma humano en *Nature* y en *Science*, dos de las revistas científicas más prestigiosas.

Quizá lo más sorprendente del genoma humano es la relativamente pequeña cantidad de genes que incluye —sólo una fracción de los nucleótidos del genoma humano forman parte de los genes clásicos que codifican

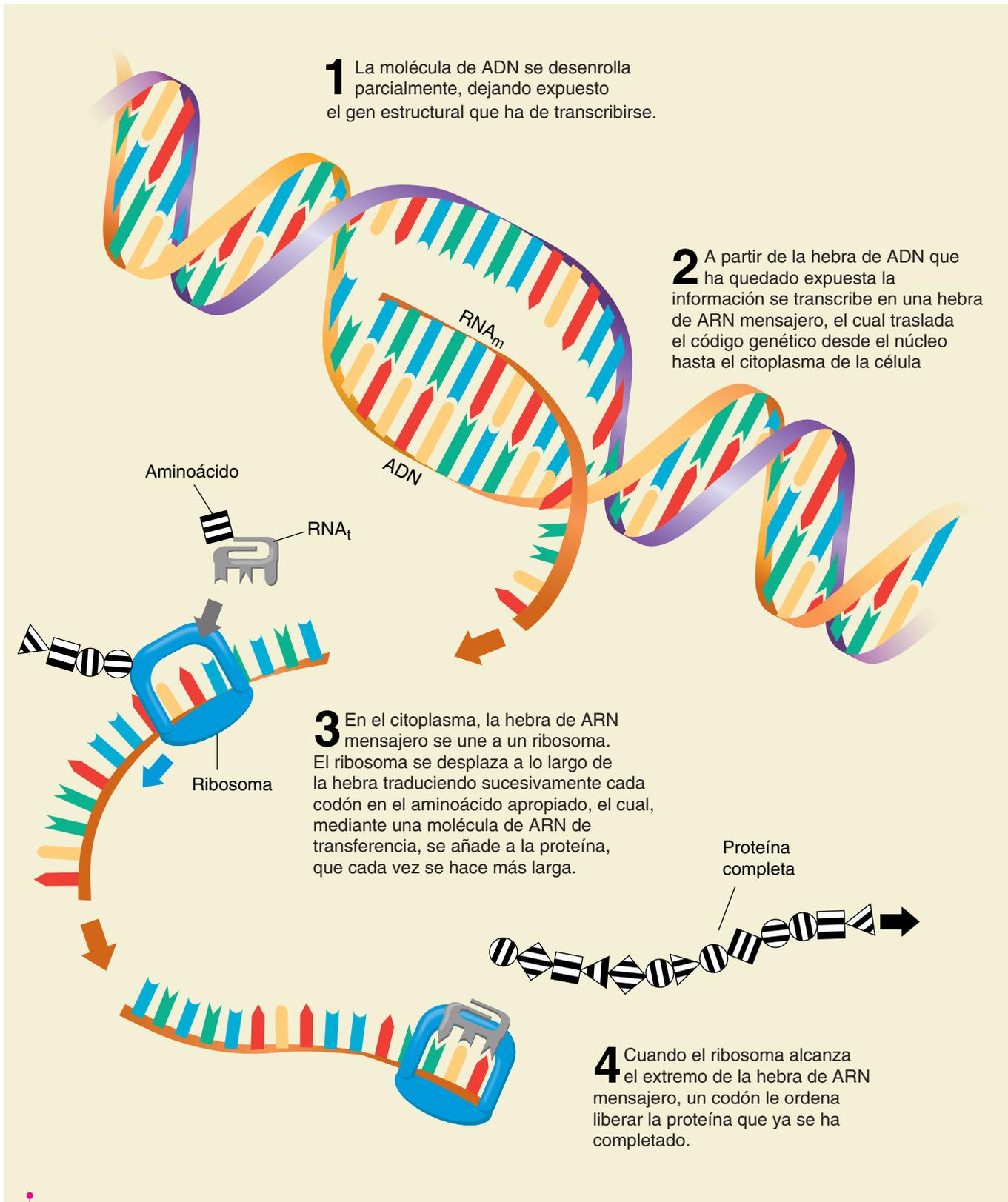


FIGURA 2.19 Expresión de un gen. A la transcripción de un segmento de ADN en una hebra complementaria de ARN mensajero le sigue la traducción de la hebra de ARN mensajero en una proteína.

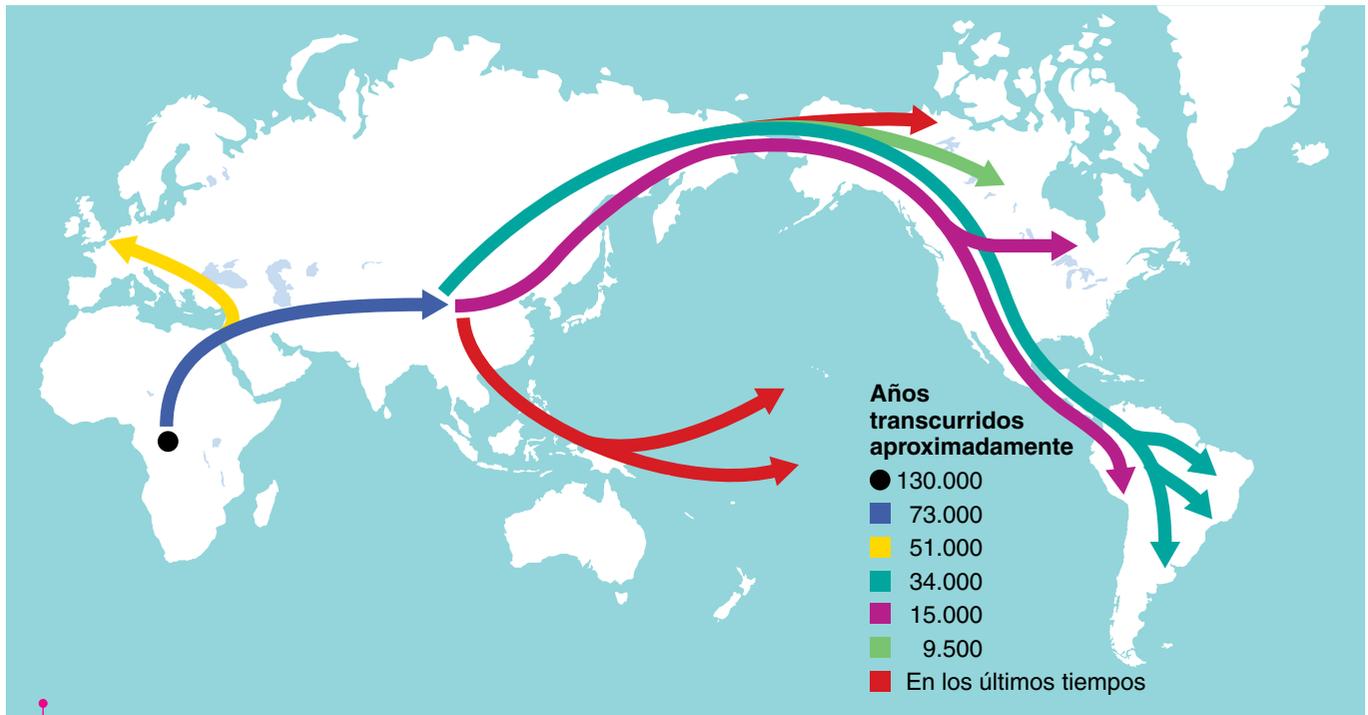


FIGURA 2.20 El análisis del ADN mitocondrial indica que los homínidos evolucionaron en África y se extendieron por la tierra en una serie de migraciones. (Adaptado de Wallace, 1997.)

proteínas—. En la actualidad se estima que la cantidad total de estos genes clásicos oscila en torno a los 34.000, sólo aproximadamente la mitad de los del genoma del ratón y sólo tres veces más de los del genoma de la mosca de la fruta. La función de los numerosos nucleótidos que no están implicados en la síntesis de proteínas sigue siendo un misterio.

La relativamente pequeña cantidad de genes humanos indica que la complejidad humana se debe a una cantidad relativamente pequeña de cambios genéticos y que la complejidad biológica evoluciona más mediante mejoras en la expresión genética que mediante un aumento de la cantidad de genes (Claverie, 2001). Esto nos traerá todo un nuevo cúmulo de enigmas biológicos y cuestiones filosóficas (Pääbo, 2001).

Muchos sobreestiman hasta qué punto el haber descifrado el genoma humano contribuirá al conocimiento del desarrollo humano. Es un gran paso, pero aún estamos muy lejos de la meta final: saber cómo contribuyen los factores genéticos a la conducta humana, en toda su complejidad y multiplicidad.

De manera que, ahora que contamos con un bosquejo del genoma humano, ¿qué viene después? La investigación sobre el genoma actualmente se centra en cinco importantes líneas de estudio (véase Plomin y McGuffin,

2003). En primer lugar, se está intentando identificar los genomas de más especies; esta investigación avanza rápidamente y nos proporcionará un contexto comparativo para interpretar los datos humanos. En segundo lugar, las investigaciones previas se ha centrado en partes del genoma humano que son comunes a todos los seres humanos; ahora, el interés va desplazándose a las muchas variaciones que se dan entre los seres humanos. En tercer lugar, se están determinando las diferencias en las pautas de expresión genética del cuerpo humano. En cuarto lugar, se está identificando la proteína que codifica cada gen humano. Y en quinto lugar, se está averiguando la función de cada proteína que codifica un gen.

Aunque alcanzar estos cinco objetivos será un logro asombroso, conseguirlo seguirá estando aún lejos de la meta final. Llegar a saber cómo influyen los genes en el desarrollo de la conducta humana requerirá saber cómo los productos de tantos genes interactúan entre sí y con la experiencia —pensando que cada atributo comportamental está controlado por un único gen es un gran, pero frecuente, error (véase Kosik, 2003) —. Hace unos cuantos años, yo hubiera asegurado que alcanzar semejante conocimiento es algo imposible, pero ahora, tras haberse identificado el genoma humano, no estoy seguro. ¿Qué opina el lector?

Reflexión crítica

Reflexión crítica

Anatomía del sistema nervioso

Sistemas, estructuras y células que componen nuestro sistema nervioso



- 3.1** Organización general del sistema nervioso
- 3.2** Células del sistema nervioso
- 3.3** Técnicas y orientaciones en neuroanatomía
- 3.4** Médula espinal
- 3.5** Las cinco divisiones principales del encéfalo
- 3.6** Principales estructuras del encéfalo

Para comprender cómo funciona el cerebro, lo primero que se requiere es comprender qué es el cerebro —conocer los nombres y la localización de sus estructuras principales y cómo se conectan entre sí—. Este capítulo inicia al lector en estos aspectos fundamentales de la anatomía cerebral.

Antes de comenzar, quisiera disculparme por la falta de previsión que mostraron los primeros neuroanatomistas al elegir los nombres de las estructuras neuroanatómicas —pero, ¿cómo hubieran podido anticipar que el latín

y el griego, los idiomas de las personas instruidas en su época, ya no serían obligatoriamente moneda de uso corriente en los ámbitos universitarios de nuestros días?—. Para ayudar al lector, se da el significado lateral [etimológico] de muchos de los términos neuroanatómicos; y se ha hecho este capítulo lo más corto posible, abarcando sólo las estructuras más importantes. Aun así, no se puede negar que aprender sus nombres y su localización le requerirá un esfuerzo considerable.

3.1

Organización general del sistema nervioso

Divisiones anatómicas del sistema nervioso

El sistema nervioso de los vertebrados está compuesto por dos divisiones: el sistema nervioso central y el sistema nervioso periférico (véase la Figura 3.1). En términos generales, el **sistema nervioso central (SNC)** es la parte del sistema nervioso que se localiza dentro del cráneo y la columna vertebral; el **sistema nervioso periférico (SNP)** es la parte que se sitúa fuera del cráneo y de la columna vertebral.

El sistema nervioso central consta de dos partes: el **encéfalo**¹ y la **médula espinal**. El **encéfalo** es la parte del SNC que se localiza dentro del cráneo. La **médula espinal** es la parte que se sitúa en el interior de la columna.

El sistema nervioso periférico consta asimismo de dos partes: el sistema nervioso somático y el sistema nervioso neurovegetativo [también llamado con frecuencia, neurovegetativo]. El **sistema nervioso somático (SNS)** es la parte del SNP que se relaciona con el medio ambiente externo. Está formado por **nervios aferentes**, que transmiten las señales sensitivas² desde la piel, los músculos esqueléticos, las articulaciones, los ojos, los oídos, etc., hacia el sistema nervioso central; y los **nervios eferentes**, que

EN EL CD

En el módulo **Sistema nervioso** pueden revisarse las diferencias entre las ramas eferentes de las divisiones somática y neurovegetativa del SNP. Préstese atención en particular a los diferentes neurotransmisores que utilizan estas dos divisiones.

¹ El término inglés *brain* se refiere a lo que en español se denomina **encéfalo** aunque, coloquialmente, se utilice el término **cerebro** como sinónimo. Estrictamente hablando, el cerebro consiste en los niveles superiores del **encéfalo** —telencéfalo y diencéfalo— (N. del T.).

² En la traducción de este libro, el término «sensitivo» se emplea para referirse a lo que concierne a la sensibilidad en general; mientras que «sensorial» alude a lo relacionado con los órganos de los sentidos (N. del T.).

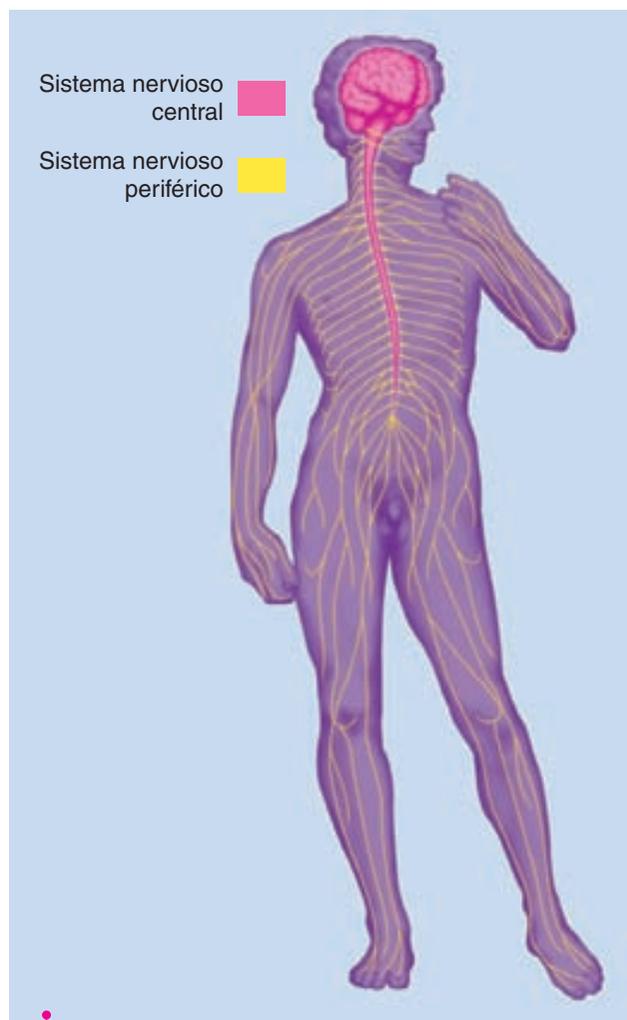


FIGURA 3.1 Sistema nervioso central (SNC) y sistema nervioso periférico (SNP) del ser humano. El SNC se representa en rojo y el SNP en amarillo. Adviértase que incluso las porciones de los nervios que están dentro de la médula espinal se consideran parte del SNP.

conducen las señales motoras desde el sistema nervioso central hasta los músculos esqueléticos. El **sistema nervioso neurovegetativo** [o autónomo (SNA)] es la parte del sistema nervioso periférico que regula el medio ambiente interno del organismo. Está formado por nervios aferentes, que llevan las señales sensitivas desde los órganos internos al SNC, y de nervios eferentes, que conducen las señales motoras desde el SNC hasta los órganos internos. El lector no confundirá los términos *aferente* y *eferente* si recuerda las numerosas palabras que implican la idea de ir hacia algo que empiezan por *a* (p.ej., avanzar, aproximarse, arribar) y las muchas que aluden a alejarse y empiezan por *e* (p.ej., embarcar, escaparse).

El sistema nervioso neurovegetativo tiene dos tipos de nervios eferentes: simpáticos y parasimpáticos. Los **nervios simpáticos** son los nervios motores neurovegetativos que proyectan desde el SNC hasta la zona *lumbar* (zona inferior de la espalda) y la *torácica* (zona del tórax o pecho) de la médula espinal. Los **nervios parasimpáticos** son los nervios motores neurovegetativos que proyectan desde el encéfalo y la región *sacra* (zona más baja de la espalda) de la médula espinal. (Véase el Apéndice I.) (Pídale a su profesor que le especifique hasta qué punto somos responsables del material de los apéndices.) Todos los nervios simpáticos y parasimpáticos son vías neurales de «dos fases»: Las neuronas simpáticas y parasimpáticas proyectan desde el SNC y recorren sólo una parte del trayecto hasta el órgano de actuación (llamado a veces órgano «diana») antes de establecer *sinapsis* con otras neuronas (neuronas de la segunda fase), las cuales transmiten la señal el resto del camino. No obstante, los sistemas simpático y parasimpático se diferencian en que las neuronas simpáticas que surgen del SNC establecen contacto sináptico con neuronas de segunda fase a una distancia considerable de su órgano de actuación, mientras que las neuronas parasimpáticas que surgen del SNC contactan cerca de su órgano de actuación con neuronas de segunda fase, de corto recorrido (véase el Apéndice I).

El enfoque tradicional de las funciones respectivas de los sistemas simpático y parasimpático destaca tres principios fundamentales: (1) que los nervios simpáticos estimulan, organizan y movilizan los recursos energéticos ante situaciones de emergencia; mientras que los nervios parasimpáticos actúan conservando la energía; (2) que cada órgano de actuación neurovegetativo recibe un *input*³ simpático y parasimpático opuesto, por lo que su actividad está controlada por el nivel relativo de actividad simpática y parasimpática; y (3) que los cambios simpáticos indican activación psicológica, mientras que los cambios parasimpáticos indican descanso psicológico. Aunque estos principios en general son correctos, se dan excepciones sig-

nificativas en cada uno de ellos (véanse Blessing, 1997; Hugdahl, 1996) —véase el Apéndice II.

La mayor parte de los nervios del sistema nervioso periférico surgen de la médula espinal, pero hay 12 pares de excepciones: los 12 **pares de nervios craneales**, que surgen del encéfalo. Se les numera de modo secuencial, desde la parte de delante hacia la de atrás. Los pares craneales incluyen nervios puramente sensitivos, tales como el nervio olfativo (I par) y el nervio óptico (II par), pero la mayoría contienen tanto fibras sensitivas como fibras motoras. El nervio vago (X par) es el de mayor longitud; engloba fibras sensitivas y motoras que van hasta el intestino y proceden de él. Los 12 pares craneales y sus órganos de actuación se representan en el Apéndice III; sus funciones se enumeran en el Apéndice IV. Las fibras motoras neurovegetativas de los pares craneales son parasimpáticas.

Los neurólogos frecuentemente examinan las funciones de los diversos pares craneales a fin de basar sus diagnósticos. Ya que las funciones y la localización de los pares craneales son específicas, la alteración de las funciones de un determinado par craneal proporciona una pista excelente sobre la localización y extensión de un tumor y de otros tipos de patología cerebral.

En la Figura 3.2 se resumen las principales divisiones del sistema nervioso. Repárese en que el sistema nervioso es un «sistema de pares».

Implicaciones clínicas

Meninges, ventrículos y líquido cefalorraquídeo

El encéfalo y la médula espinal (el SNC) son los órganos más protegidos del cuerpo. Están recubiertos por huesos y envueltos por tres membranas protectoras, las tres **meninges**. La *meninge* externa es una resistente membrana, llamada **duramadre**. En la cara interna de la duramadre está la fina **membrana aracnoides** (membrana con forma de tela de araña). Por debajo de la membrana aracnoides se encuentra el llamado **espacio subaracnoideo**, que contiene numerosos vasos sanguíneos de gran tamaño y líquido cefalorraquídeo; y luego la meninge interna, la delicada **piamadre**, que está adherida a la superficie del SNC.

El **líquido cefalorraquídeo (LCR)** también protege al SNC; llena el espacio subaracnoideo, el conducto central de la médula espinal y los ventrículos cerebrales. El **conducto central del epéndimo** es un pequeño conducto que se extiende a lo largo de la médula espinal. Los **ventrículos cerebrales** son cuatro grandes cavidades dentro del encéfalo: los dos ventrículos laterales, el tercer ventrículo y el cuarto ventrículo (véase la Figura 3.3). El espacio subaracnoideo, el conducto central ependimario y los ventrículos cerebrales están interconectados por una serie de orificios, formando así una única cisterna.

¹ Aferencias o entrada de información (*N. del T.*).

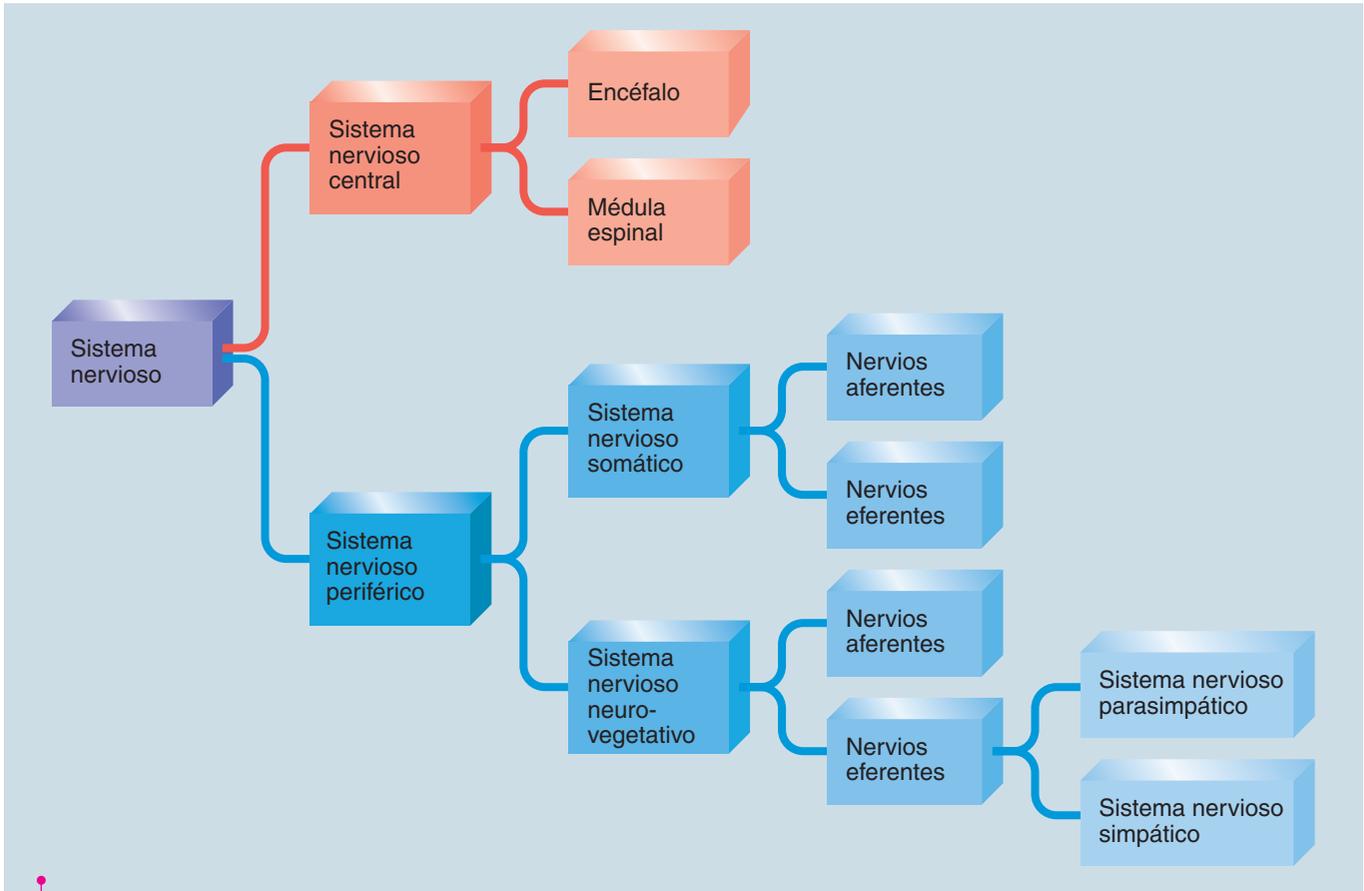


FIGURA 3.2 Principales divisiones del sistema nervioso.

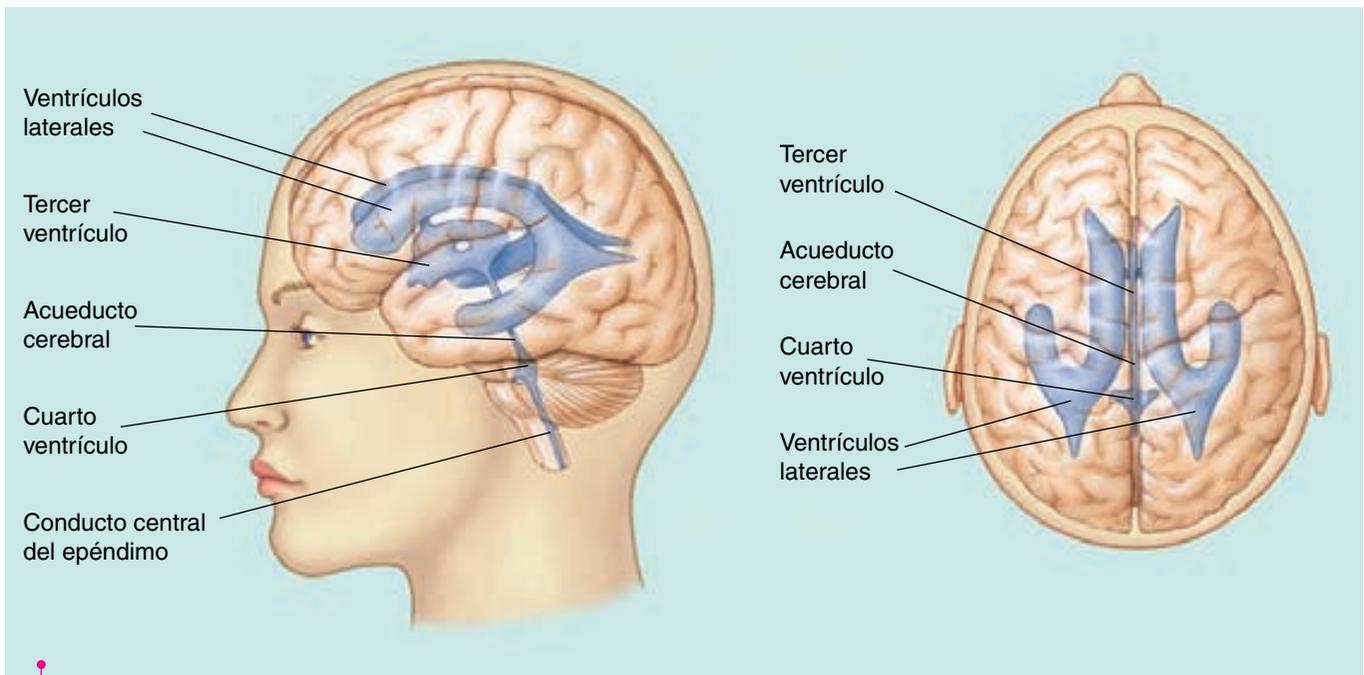


FIGURA 3.3 Ventrículos cerebrales.

El líquido cefalorraquídeo sostiene y amortigua al cerebro. Estas dos funciones son muy evidentes en pacientes a quienes se les ha extraído líquido cefalorraquídeo: sufren agudos dolores de cabeza y sienten punzadas de dolor cada vez que mueven la cabeza.

El líquido cefalorraquídeo es producido continuamente por el **plexo coroideo** —una red de capilares (pequeños vasos sanguíneos) que sobresalen de la cubierta piamadre y se proyectan en los ventrículos— El exceso de líquido cefalorraquídeo es absorbido constantemente del espacio subaracnoideo hasta amplias cavidades repletas de sangre, los *senos duros*, que se extienden por la duramadre y vierten su contenido en las grandes venas yugulares del cuello. En la Figura 3.4 se representa cómo se absorbe el líquido cefalorraquídeo del espacio subaracnoideo y se vierte en los grandes senos que se distribuyen a lo largo de la parte superior del cerebro entre los dos hemisferios cerebrales.

Hay ocasiones en las que el flujo de líquido cefalorraquídeo está bloqueado por un tumor cercano a alguno de los estrechos conductos que unen los ventrículos —por ejemplo, cerca del *acueducto cerebral*, el cual conecta el tercer y el cuarto ventrículo—. Como resultado de ello, la acumulación de líquido en el interior de los ventrículos hace que se dilaten las paredes ventriculares, y por lo tanto todo el encéfalo, lo que provoca un cuadro clínico denominado *hidrocefalia* (agua en la cabeza). La hidrocefalia se trata drenando el exceso de líquido de los ventrículos; así se intenta eliminar la obstrucción.

Implicaciones clínicas

los estrechos conductos que unen los ventrículos —por ejemplo, cerca del *acueducto cerebral*, el cual conecta el tercer y el cuarto ventrículo—.

Como resultado de ello, la acumulación de líquido en el interior de los ventrículos hace que se dilaten las paredes ventriculares, y por lo tanto todo el encéfalo, lo que provoca un cuadro clínico denominado *hidrocefalia* (agua en la cabeza). La hidrocefalia se trata drenando el exceso de líquido de los ventrículos; así se intenta eliminar la obstrucción.

Barrera hematoencefálica

El encéfalo es un órgano electroquímico delicadamente afinado cuya función puede alterarse gravemente debido a la introducción de ciertas sustancias químicas. Por fortuna, hay un mecanismo que impide el paso de muchas sustancias tóxicas desde la sangre al encéfalo: la **barrera hematoencefálica**. Esta barrera es una de las consecuencias de la estructura propia de los vasos sanguíneos cerebrales. En el resto del organismo, las células que componen las paredes de los vasos sanguíneos están laxamente unidas, de manera que la mayoría de las moléculas pasan fácilmente a su través al tejido circundante. En el encéfalo, sin embargo, las células de las paredes de los vasos sanguíneos están compactamente unidas, formando una barrera que frena el paso de muchas moléculas —en particular, de proteínas y otras moléculas de gran tamaño—. El grado en que los psicofármacos influyen en los procesos psicológicos depende de la facilidad con la que atraviesen la barrera hematoencefálica.

La barrera hematoencefálica no impide el paso de todas las moléculas grandes. Algunas de ellas que son esenciales para el normal funcionamiento del cerebro (p.ej., la glucosa) son transportadas de modo activo a través de las paredes de los vasos sanguíneos. Además, en algunas zonas del encéfalo estas paredes permiten el paso de ciertas moléculas grandes; por ejemplo, las hormonas sexuales, que tienen dificultad para penetrar en ciertas partes del encéfalo, ingresan con facilidad en las regiones cerebrales implicadas en la conducta sexual.

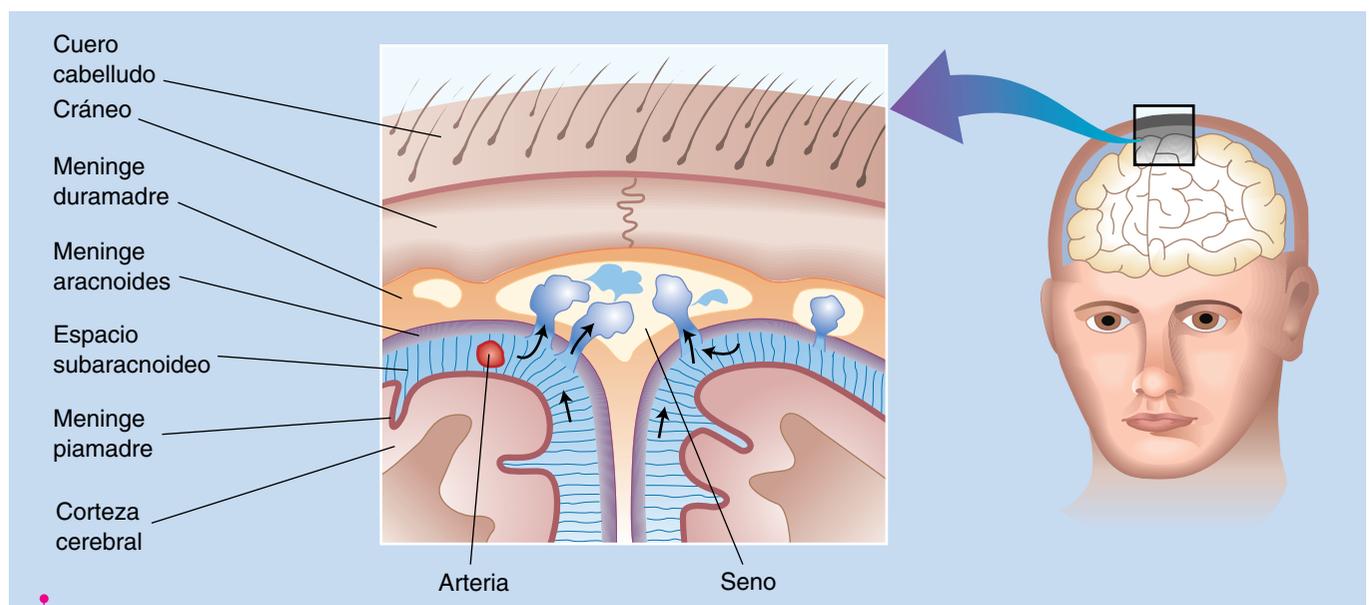


FIGURA 3.4 Absorción del líquido cefalorraquídeo desde el espacio subaracnoideo (en azul) a un seno principal. Obsérvense las tres meninges.

3.2

Células del sistema nervioso

La mayoría de las células del sistema nervioso son de dos tipos básicamente diferentes: neuronas y neuroglíocitos. En los dos subapartados siguientes se examina su anatomía.

Anatomía de las neuronas

Las neuronas son células especializadas en recibir, conducir y transmitir señales electroquímicas. Presentan una sorprendente diversidad de formas y tamaños (véanse Maccaferri y Lacaille, 2003; Mott y Dingleline, 2003; Silberberg, Gupta y Markram, 2002); pero muchas son similares a las que se ilustran en las Figuras 3.5 y 3.6.

Anatomía externa de las neuronas En la Figura 3.5 se ilustran los principales rasgos distintivos externos de un tipo de neuronas. Para comodidad del lector, en la ilustración se incluye la definición de cada estructura.

Anatomía interna de las neuronas La Figura 3.6 es una representación de los principales rasgos distintivos internos de un tipo de neuronas. También aquí se ha incluido en ella la definición de cada estructura.

EN EL CD ¿Necesita ayuda para entender la anatomía de las neuronas? Consulte el módulo Aprender los elementos externos de una neurona.

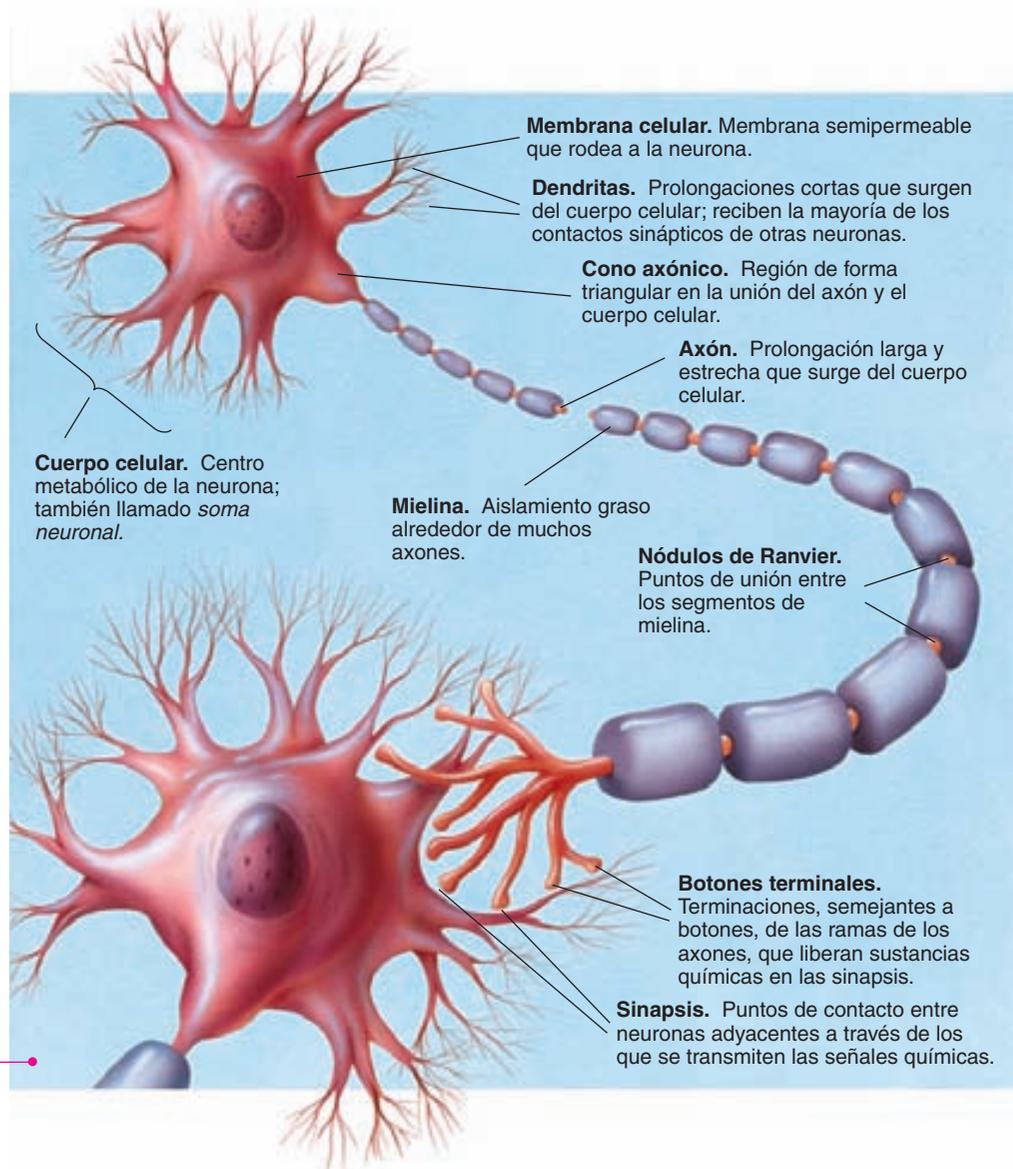
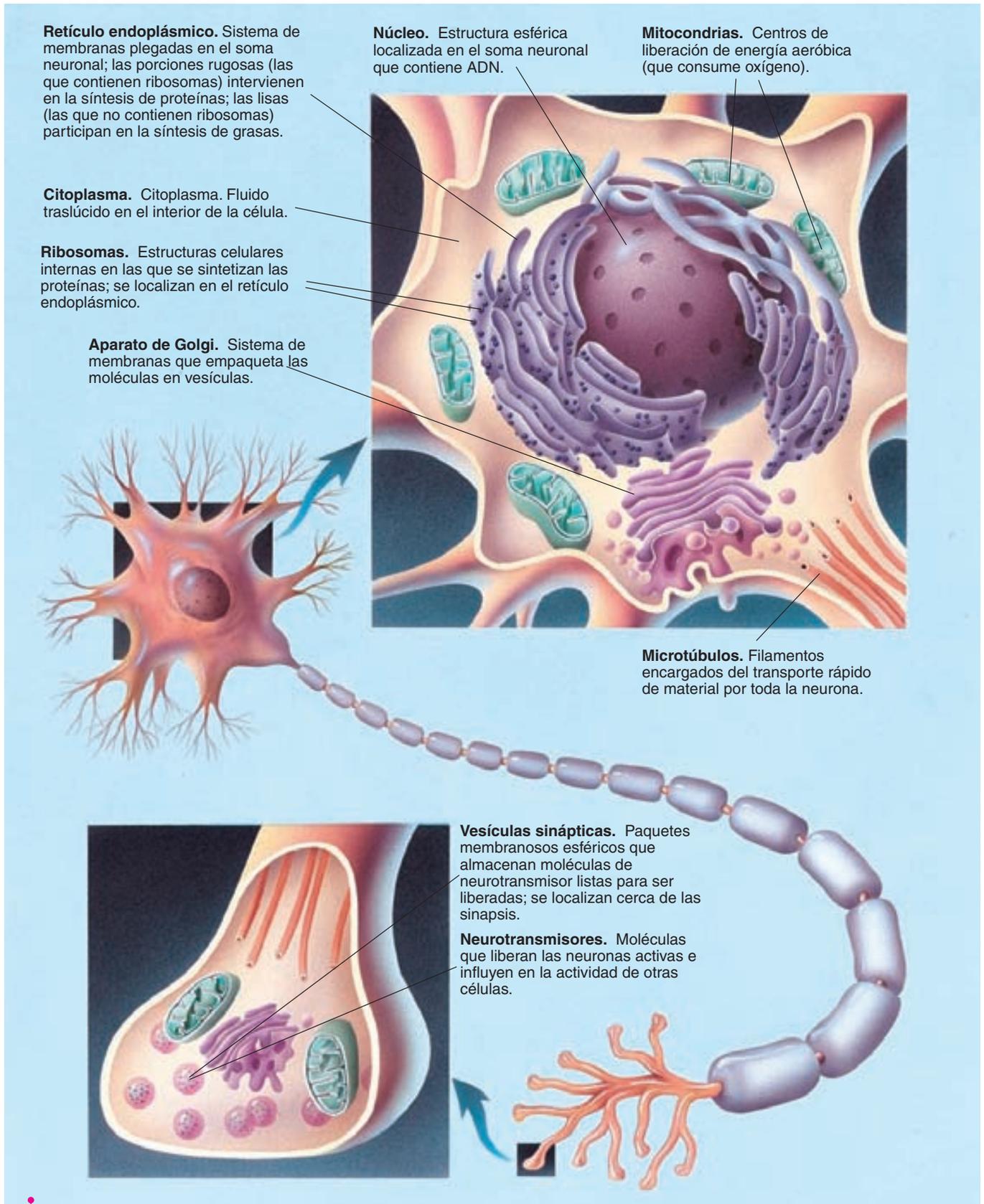


FIGURA 3.5 Principales rasgos distintivos externos de una neurona típica.

**FIGURA 3.6**

Principales rasgos distintivos internos de una neurona típica.

Membrana celular de la neurona La membrana celular de la neurona está formada por una *doble capa lipídica*.—dos capas de moléculas grasas (véase la Figura 3.7)—. Insertadas en esta doble capa lipídica se encuentran numerosas moléculas proteicas que constituyen la base de muchas de las propiedades funcionales de la membrana celular. Algunas proteínas de membrana son *proteínas del canal*, a través de las cuales pueden pasar determinadas moléculas. Otras son *proteínas señal*, que transmiten una señal al interior de la neurona cuando moléculas específicas se unen a ellas en la superficie externa de la membrana.

Tipos de neuronas En la Figura 3.8 se muestra un modo de clasificar las neuronas que se basa en la cantidad de procesos (es decir, proyecciones [o prolongaciones]) que surgen de su cuerpo celular. Una neurona que tiene más de dos procesos se denomina **neurona multipolar**; la mayoría de las neuronas son multipolares. Una neurona con un proceso se denomina **neurona unipolar**, y una neurona con dos procesos se clasifica como **neurona bipolar**. Las neuronas con axones cortos, o sin axón, se llaman **interneuronas**; su función consiste en integrar la actividad neural que ocurre dentro de una única estructura cerebral, no en transmitir señales de una estructura a otra.

En términos generales, existen dos tipos de estructuras neurales macroscópicas en el sistema nervioso: las forma-

das primordialmente por cuerpos celulares y las formadas primordialmente por axones. A las agrupaciones de cuerpos celulares en el sistema nervioso central se les llama **núcleos**, y en el sistema nervioso periférico, **ganglios**. (Obsérvese que el término *núcleo* tiene dos significados neuroanatómicos distintos: se refiere a una estructura dentro del cuerpo celular de la neurona y a un grupo de cuerpos celulares en el SNC.) En el sistema nervioso central, a los conjuntos de axones se les denomina **fascículos** [o haces] y en el sistema periférico, **nervios**.

Neurogliocitos: la mayoría olvidada

Las neuronas no son las únicas células que existen en el sistema nervioso; las otras se llaman **neurogliocitos** [o células gliales]. Éstas últimas superan en número a las neuronas en una proporción de diez a uno.

Existen cuatro tipos de neurogliocitos (Fields y Stevens-Graham, 2002). Los **oligodendrocitos** son un tipo de neurogliocitos. Emiten prolongaciones que se enrollan en torno a los axones de algunas de las neuronas del sistema nervioso central. Estas prolongaciones son ricas en *mielina*, una sustancia grasa aislante; y la vaina de mielina que forman aumenta la velocidad y eficacia de la conducción axónica. Una función similar es llevada a cabo en el sistema nervioso periférico por las **células de Schwann**, un segundo tipo de neurogliocitos. Los oligodendrocitos y las células de Schwann se representan en la Figura 3.9. Obsérvese que

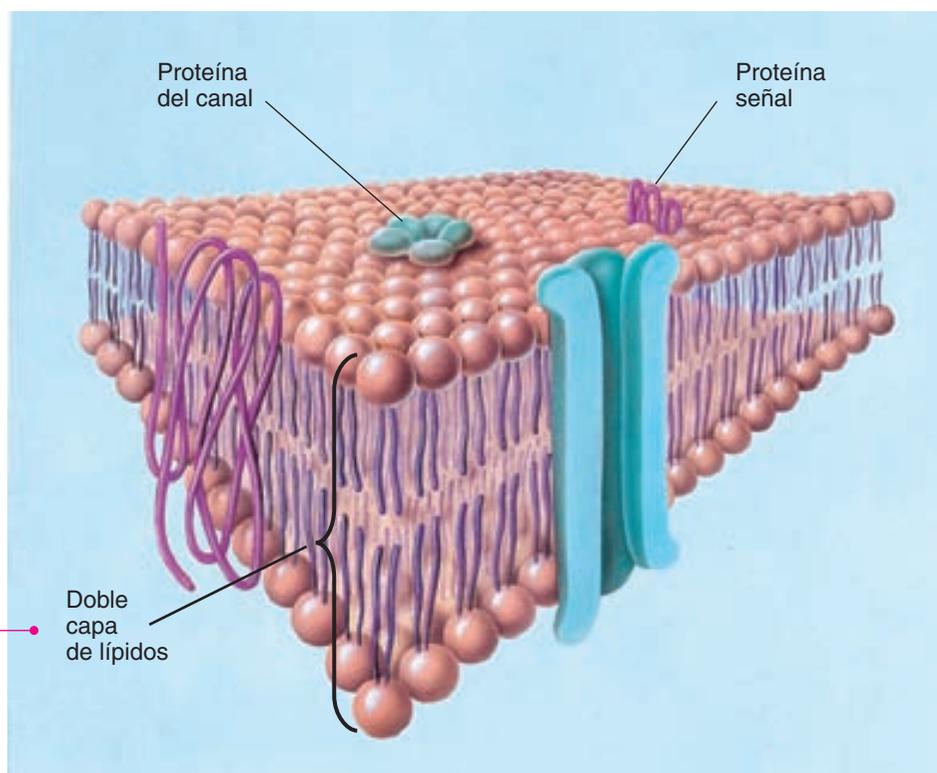


FIGURA 3.7 La membrana celular es una doble capa de lípidos con proteínas señal y proteínas del canal insertadas en ella.

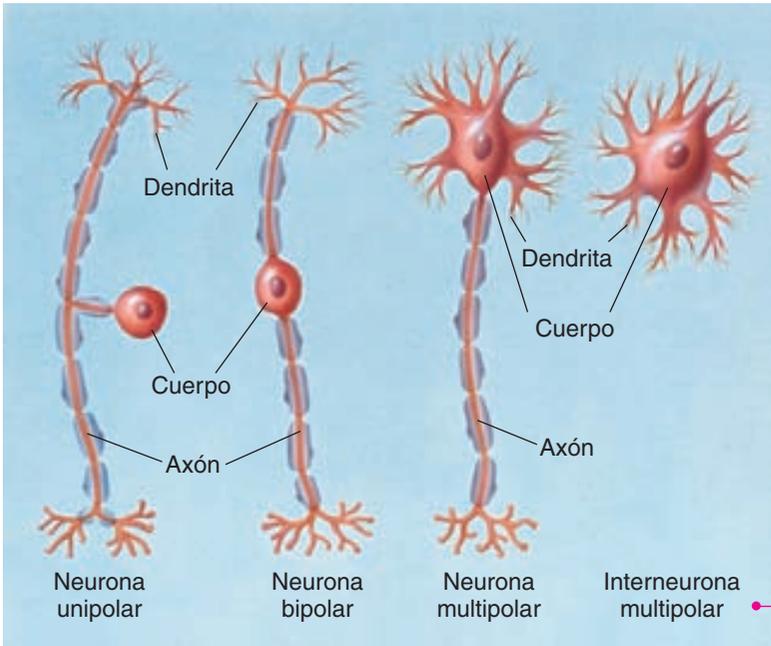


FIGURA 3.8 Neurona unipolar, neurona bipolar, neurona multipolar e interneurona.

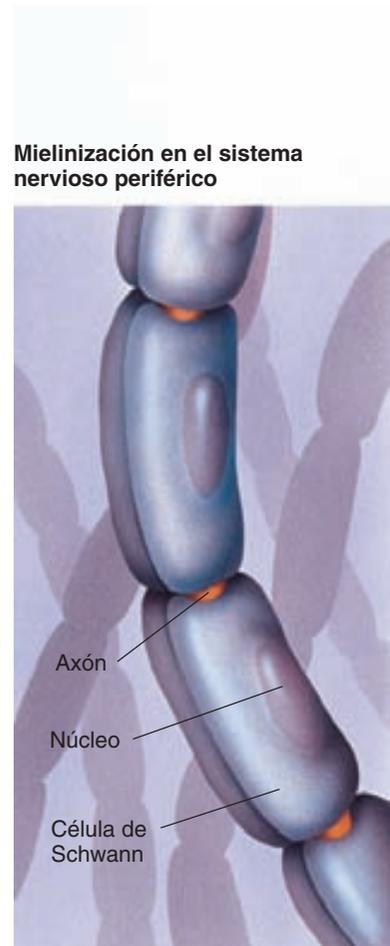
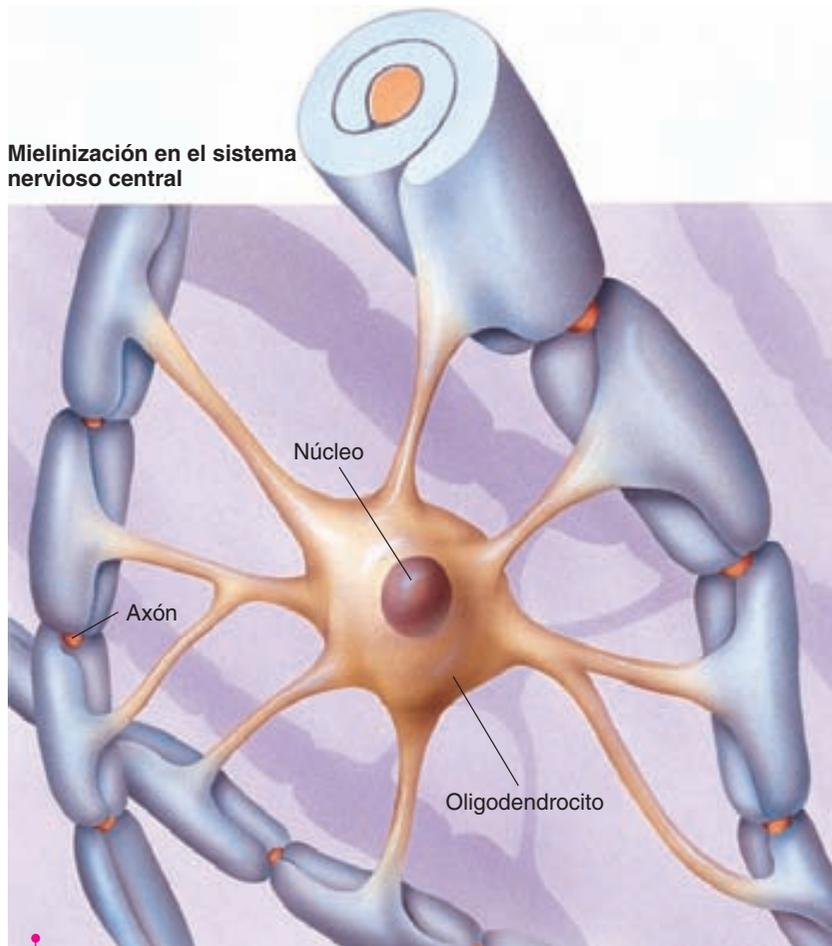


FIGURA 3.9 Mielinización de los axones del SNC por un oligodendrocito y mielinización de los axones del SNP por células de Schwann.

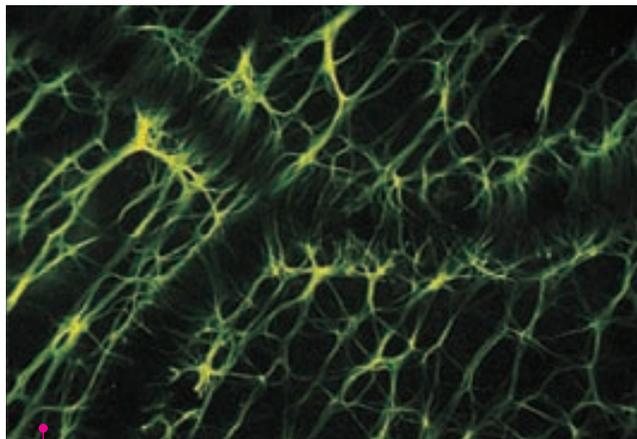


FIGURA 3.10 Los astrocitos tienen afinidad por los vasos sanguíneos y forman una matriz que da soporte a las neuronas. En la fotografía de la izquierda se ve una sección de tejido cerebral teñida con una tinción para neuroglíocitos; los canales sin teñir son vasos sanguíneos. La imagen derecha es una representación tridimensional de la izquierda, mostrando cómo los pies de los astrocitos recubren los vasos sanguíneos y contactan con las neuronas. Compárense los dos recuadros. (Fotografía por cortesía de T. Chan-Ling.)

cada célula de Schwann constituye un segmento de mielina, mientras que cada oligodendrocito aporta varios segmentos de mielina, a menudo a más de un axón. Otra diferencia importante entre las células de Schwann y los oligodendrocitos es que sólo las primeras pueden guiar el proceso de *regeneración* (volver a crecer) de los axones tras una lesión. Esta es la razón de que la regeneración axónica eficaz en el sistema nervioso de los mamíferos únicamente se dé en el SNP.

Un tercer tipo de neuroglíocitos son los **astrocitos**. Son los más grandes de los neuroglíocitos y se les llama así porque tienen forma de estrella (*astro* significa «estrella»). Las prolongaciones con forma de brazos de algunos astrocitos recubren la superficie de los vasos sanguíneos que recorren el cerebro y también establecen contacto con los cuerpos celulares de las neuronas (véase la Figura 3.10). Estos astrocitos específicos intervienen en el paso de sustancias químicas desde la sangre a las neuronas del SNC, pero otros astrocitos realizan una serie de funciones diferentes.

Y un cuarto tipo de neuroglíocitos son los **microglíocitos**. Éstos responden a las lesiones o a las enfermedades

absorbiendo los desechos celulares y desencadenando las respuestas inflamatorias.

Durante décadas se ha supuesto que la función de los neuroglíocitos era simplemente la de proporcionar soporte a las neuronas —aportándoles sustancias nutritivas, limpiando los desechos y formando un entramado para mantener ensamblados los circuitos neurales— (*glía* significa «pegamento»). Pero este limitado punto de vista sobre la función de los neuroglíocitos está desapareciendo rápidamente. En los últimos años se ha demostrado que participan en la transmisión de señales, enviando señales a las neuronas y recibiendo señales de ellas; y también que controlan el establecimiento y mantenimiento de sinapsis entre neuronas; asimismo se ha comprobado que intervienen en los circuitos neurogliales (Haydon, 2001) Ahora que esta primera oleada de descubrimientos ha centrado la atención de los neurocientíficos en los neuroglíocitos, la apreciación de su papel en la función del sistema nervioso aumentará rápidamente. Estos subestimados actores están pasando a ocupar el centro de la escena.

3.3

Técnicas y orientaciones en neuroanatomía

En este apartado del capítulo se describen, en primer lugar, unas cuantas de las técnicas neuroanatómicas más frecuentemente utilizadas. Luego, se explica el sistema de orientaciones que usan los neuroanatomistas para describir la localización de las estructuras en el sistema nervioso de los vertebrados.

Técnicas neuroanatómicas

El principal problema para visibilizar las neuronas no es lo diminutas que son. El principal problema es que las neuronas están tan compactamente empaquetadas, y sus axones y dendritas entrelazados de un modo tan complejo que

mirar a través del microscopio una sección de tejido neural sin preparar no revela casi nada acerca de él. La clave del estudio de la neuroanatomía está en preparar el tejido neural de distintos modos, cada uno de los cuales permite ver claramente un aspecto diferente de la estructura neuronal; y luego combinar los conocimientos obtenidos de cada una de las preparaciones. Vamos a explicar esto mediante las siguientes técnicas neuroanatómicas.

Tinción de Golgi Una de las mayores bendiciones que le sucedió a la neurociencia en sus primeros años fue que Camilo Golgi, un médico italiano, descubriera accidentalmente a principios de 1870 la llamada **tinción de Golgi**. Golgi estaba intentando teñir las meninges, mediante la exposición de una sección de tejido neural a dicromato potásico y nitrato de plata, cuando observó algo asombroso. Por alguna razón desconocida, el cromato de plata generado por la reacción química de las dos sustancias que Golgi estaba utilizando penetró en unas cuantas neuronas de cada una de las láminas de tejido y tiñó por completo de negro cada una de estas neuronas. Este descubrimiento hizo posible ver neuronas individuales por primera vez, aunque sólo su contorno (véase la Figura 3.11). Las tinciones que tiñen absolutamente todas las neuronas de una lámina no revelan su estructura, ya que éstas están unidas de un modo muy compacto.

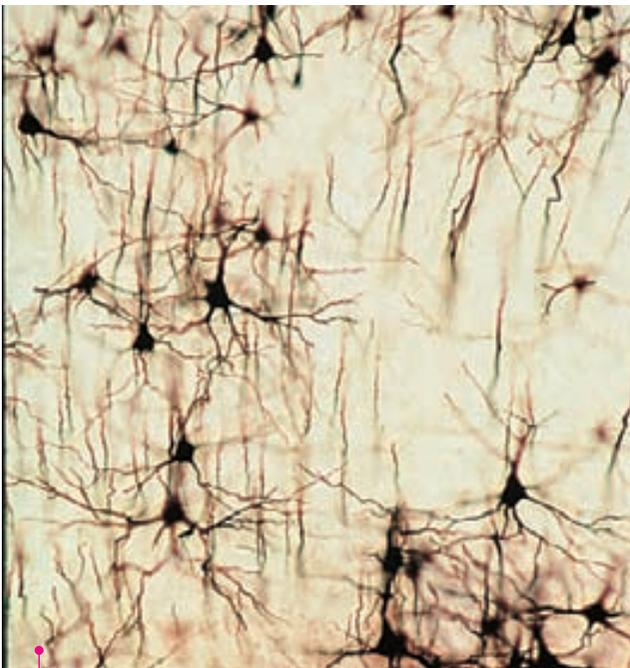


FIGURA 3.11 Tejido neural teñido con el método de Golgi. Debido a que sólo unas cuantas neuronas absorben la tinción, se puede apreciar claramente su contorno pero sus estructuras internas no pueden verse. Por lo general, en una sola preparación sólo se consigue ver parte de una neurona. (Ed Reschke © Peter Arnold, Inc.)

Tinción de Nissl Aunque la tinción de Golgi permite ver con toda claridad el contorno de las pocas neuronas que absorben el tinte, no aporta ninguna indicación acerca de la cantidad de neuronas que hay en un área ni del carácter de su estructura interna. El primer procedimiento de tinción neural para superar estos inconvenientes fue la **tinción de Nissl**, método desarrollado por Franz Nissl —un psiquiatra alemán— en la década de 1880. La sustancia que se utiliza más frecuentemente siguiendo el método de Nissl es violeta de cresilo. Ésta y otras tinciones de Nissl penetran en todas las células de una sección, pero de hecho sólo se unen a las estructuras de los cuerpos celulares de las neuronas. Así, se puede estimar la cantidad de cuerpos celulares que hay en una zona contando el número de puntos teñidos con sustancia de Nissl. La Figura 3.12 es una fotografía de una lámina de tejido cerebral teñida con

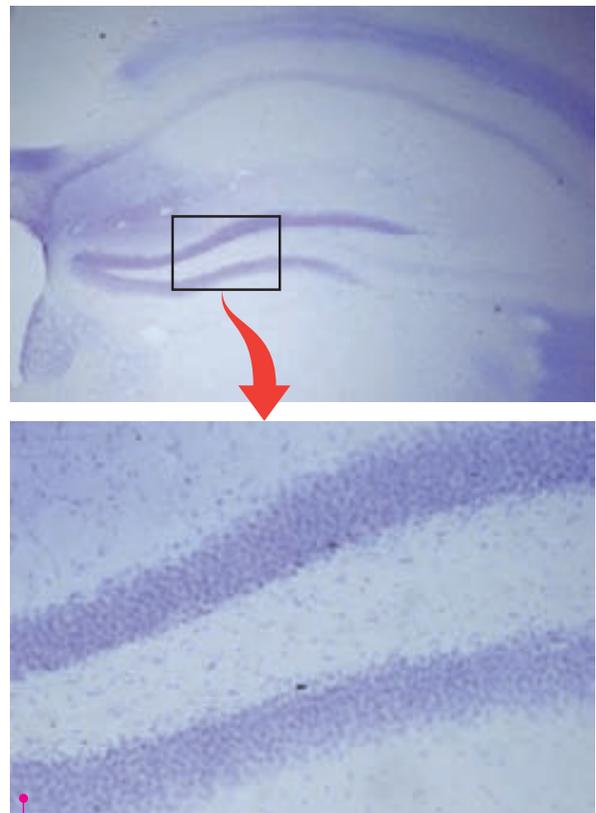


FIGURA 3.12 Tinción de Nissl. Aquí se presenta una sección coronal del hipocampo de rata, teñida con sustancia de Nissl, con dos niveles de amplificación para ejemplificar dos aplicaciones de la tinción de Nissl. Con poca amplificación (recuadro superior), la tinción de Nissl proporciona una indicación macroscópica de la estructura cerebral al teñir selectivamente grupos de somas neurales (en este caso, las capas del hipocampo). Con más amplificación (recuadro inferior), se pueden distinguir somas neurales individuales y, por lo tanto, contar la cantidad de neuronas en diversas áreas. (Cortesía de mis buenos amigos Carl Ernst y Brian Christie, Department of Psychology, University of British Columbia.)

violeta de cresilo. Obsérvese que sólo las capas compuestas principalmente por cuerpos celulares neuronales están densamente teñidas.

Microscopía electrónica Una técnica neuroanatómica que aporta información detallada sobre los pormenores de la estructura neuronal es la **microscopía electrónica**. Dada la naturaleza de la luz, el límite de aumentos de la microscopía óptica es de unos 1.500, nivel de aumento insuficiente para revelar los sutiles detalles anatómicos de las neuronas. Se pueden obtener más detalles recubriendo delgadas láminas de tejido neural con una sustancia que absorba electrones, la cual es asimilada por las distintas partes de la neuronas en distinto grado, y pasando luego un haz de electrones a través del tejido para impresionar una placa fotográfica. El resultado es una *microfotografía electrónica* que pone de manifiesto con todo detalle los pormenores de la estructura de las neuronas (véase la Figura 4.10). Un *microscopio electrónico de barrido* proporciona microfotografías electrónicas espectaculares, en tres dimensiones (véase la Figura 3.13), pero no puede conseguir tantos aumentos como un microscopio electrónico convencional.

Técnicas neuroanatómicas de marcado Estas técnicas son de dos tipos: métodos de marcado anterógrado (hacia delante) y métodos de marcado retrógrado (hacia atrás). Los *métodos de marcado anterógrado* los emplea un investigador cuando quiere marcar las vías de los axones que emergen de cuerpos celulares localizados en una determinada región. El investigador inyecta en el área una de las diversas sustancias químicas que normalmente se utilizan para el marcado anterógrado —sustancias que son absorbidas por los cuerpos celulares y luego transportadas hacia delante a lo largo de los axones hasta los botones ter-

minales—. Después de unos cuantos días, se extrae el encefalo y se corta en secciones. Las secciones son tratadas entonces para revelar la localización de la sustancia química inyectada. Los *métodos de marcado retrógrado* funcionan a la inversa: se aplican cuando el investigador busca marcar las vías de los axones que llegan a una región determinada. El investigador inyecta en la región una o varias de las sustancias químicas que habitualmente se utilizan para el marcado retrógrado —sustancias que son absorbidas por los botones terminales y luego transportadas hacia atrás a lo largo de los axones hasta los cuerpos celulares. Tras unos días, se extrae el cerebro y se corta en finas láminas. Las secciones se tratan entonces para poner de manifiesto la localización de las sustancias inyectadas.

Orientaciones en el sistema nervioso de los vertebrados

Le sería difícil al lector adquirir un conocimiento de la distribución de una ciudad desconocida sin un sistema de coordenadas de dirección: Norte-Sur, Este-Oeste. Lo mismo pasa con el sistema nervioso. Así pues, antes de iniciarle en la localización de las principales estructuras del sistema nervioso, se describirá el sistema tridimensional de coordenadas de dirección que utilizan los neuronatomistas.

Las direcciones en el sistema nervioso de los vertebrados se describen haciendo referencia a la orientación de la médula espinal. Este sistema es sencillo en la mayoría de los vertebrados, como se indica en la Figura 3.14. El sistema nervioso de los vertebrados tiene tres ejes: anterior-posterior, dorsal-ventral y medial-lateral. Primero, **anterior** significa hacia el extremo de la nariz (el extremo anterior) y **posterior** significa hacia el extremo de la cola (el extremo posterior). A estas mismas direcciones en ocasiones se les llama *rostral* y *caudal*, respectivamente. Segundo, **dorsal** significa hacia la superficie de la espalda o la parte superior de la cabeza (la superficie dorsal), y **ventral** significa hacia la superficie del pecho o la parte inferior de la cabeza (la superficie ventral). Y tercero, **medial** significa hacia la línea media del cuerpo y **lateral**, lejos de la línea media, hacia las zonas laterales del cuerpo.

Los seres humanos vinimos a complicar este simple triple eje (anterior-posterior, dorsal-ventral y medial-lateral) al empeñarnos en caminar sobre nuestras patas traseras. Esto cambia la orientación de nuestros hemisferios cerebrales respecto a nuestra médula espinal y nuestro tronco cerebral.

El lector puede evitarse muchas confusiones si recuerda que el sistema de direcciones neuroanatómicas en los vertebrados se adaptó para utilizarse en seres humanos de modo que los términos empleados para describir la posición de diversas superficies del cuerpo son las mismas en los seres humanos que en los vertebrados más representativos, los que no tienen una postura erguida. Repárese, en



FIGURA 3.13 Microfotografía electrónica de barrido reforzada con color del cuerpo celular de una neurona (en verde), tachonado de botones terminales (en naranja). Cada neurona recibe numerosos contactos sinápticos. (Cortesía de Jerold J. M. Chun, M. D.; Ph. D.)

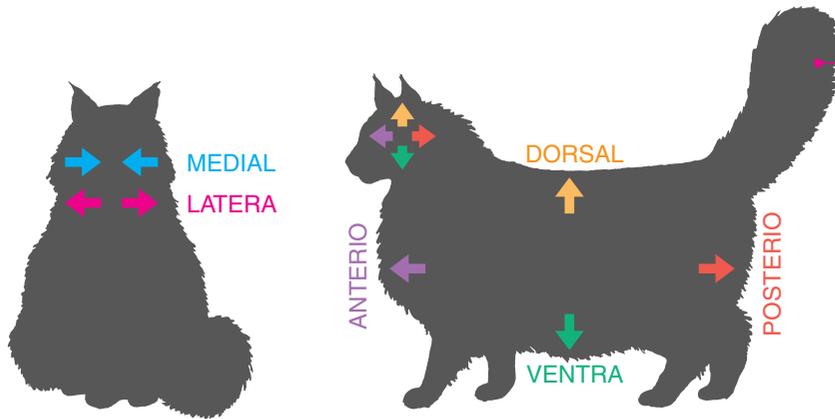


FIGURA 3.14 Orientaciones anatómicas en vertebrados representativos, mis gatos Sambala y Rastaman.

particular, en que la parte superior de la cabeza humana y la espalda del cuerpo humano se califican ambos de *dorsal*, aun cuando están en direcciones distintas; y que la parte inferior de la cabeza humana, así como la parte delantera, reciben el nombre de *ventral*, aunque están igualmente en direcciones distintas (véase la Figura 3.15). Para soslayar esta complicación, a menudo se emplean los términos **superior** e **inferior** para referirse a la parte superior y la parte inferior, respectivamente, de la cabeza de los primates.

En las páginas siguientes el lector verá esquemas de secciones (láminas) del encéfalo cortado en uno de tres planos diferentes (**secciones horizontales**, **secciones frontales** (también llamadas *coronales*) y **secciones sagitales**). Estos tres planos se ilustran en la Figura 3.16. Un corte que desciende por el centro del encéfalo, entre los dos hemisferios, se denomina *sección sagital media*. Uno que corta en ángulo recto cualquier estructura larga y estrecha, como la médula espinal o un nervio, se llama **sección transversal**.

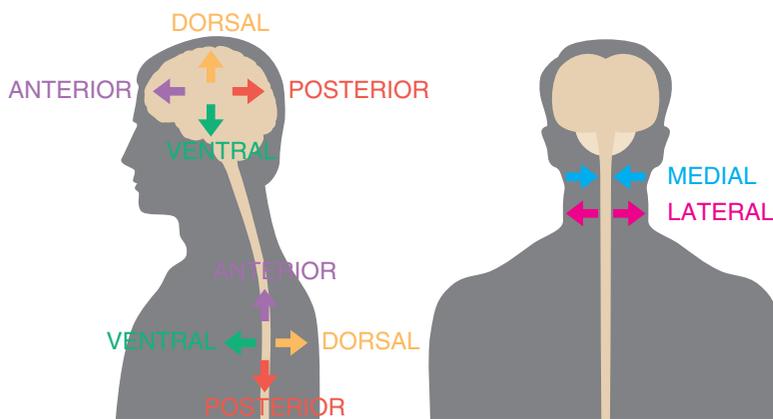
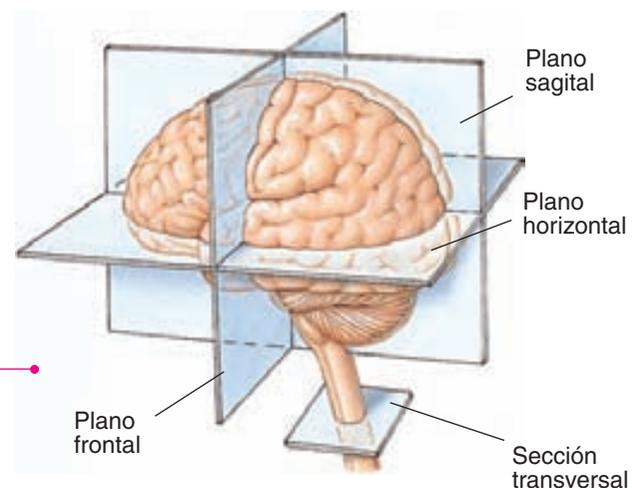


FIGURA 3.15 Orientaciones anatómicas en el ser humano. Repárese en que la orientación en los hemisferios cerebrales se ha girado 90° respecto a los de la médula espinal y el tronco del encéfalo debido a la inusitada posición erguida de los seres humanos.

FIGURA 3.16 Planos horizontal, frontal (coronal) y sagital en el encéfalo humano y una sección transversal de la médula espinal humana.



3.4

Médula espinal

En los tres primeros apartados de este capítulo el lector ha aprendido las divisiones del sistema nervioso, las células que lo componen y algunas de las técnicas neuroanatómicas que se utilizan para estudiarlo. Este apartado inicia su ascenso por el SNC humano comenzando por la médula espinal. Los dos últimos apartados del capítulo se centran en el cerebro.

Cuando se hace una sección transversal, resulta evidente que la médula espinal contiene dos zonas diferentes (véase la Figura 3.17): una zona interna formada por sustancia gris con forma de H, rodeada por una zona de sustancia blanca. En su mayor parte, la *sustancia gris* está compuesta por cuerpos celulares e interneuronas amielínicas; mientras que la *sustancia blanca* lo está por axones mielínicos. (Es la mielina lo que le da a la sustancia blanca su brillo blanco satinado.) Los dos brazos dorsales de la sustancia gris de la médula se designan **astas dorsales** y los dos brazos ventrales, **astas ventrales**.

Pares de *nervios raquídeos* están unidos a la médula espinal, uno a la izquierda y otro a la derecha, en 31 niveles

diferentes de la médula. Cada uno de los 62 nervios raquídeos se divide cerca de la médula (véase la Figura 3.17), y sus axones se unen a la médula espinal a través de dos raíces: la *raíz dorsal* o la *raíz ventral*.

Todos los axones que componen la raíz dorsal, ya sean somáticos o neurovegetativos, proceden de neuronas sensitivas unipolares (aférentes); sus cuerpos celulares se agrupan justo fuera de la médula, formando los *ganglios de la raíz dorsal*. Muchos de sus terminales sinápticos se encuentran en las astas dorsales de la sustancia gris medular (véase la Figura 3.18). En contraposición, los axones que forman la raíz ventral vienen de neuronas motoras multipolares (eferentes), cuyos cuerpos celulares se localizan en las astas ventrales. Las neuronas que forman parte del sistema nervioso somático proyectan a músculos esqueléticos; las que pertenecen al sistema nervioso neurovegetativo proyectan a ganglios, donde establecen sinapsis con neuronas que, a su vez, proyectan a órganos internos (corazón, estómago, hígado, etc.). (Véase el Apéndice I.)

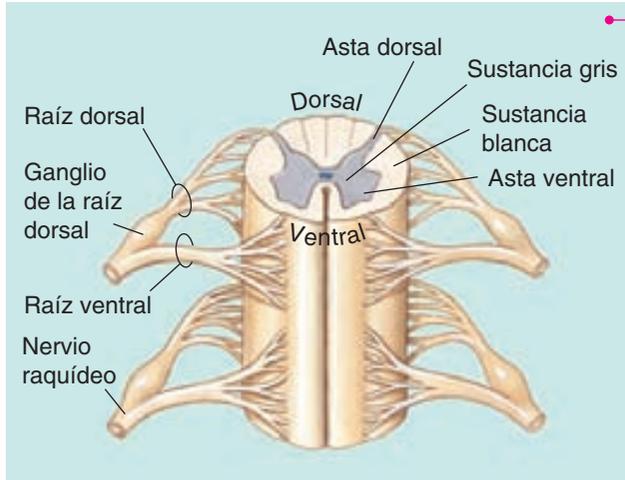
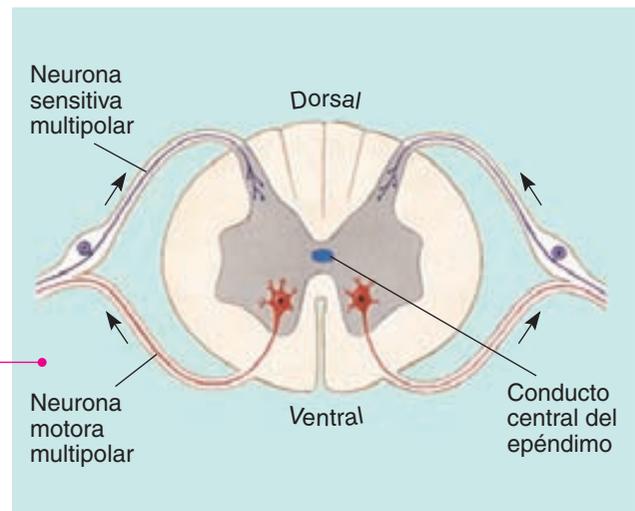


FIGURA 3.17 Raíces dorsal y ventral de la médula espinal.

FIGURA 3.18 Esquema de una sección transversal de la médula espinal.





EXPLORE SU CEREBRO

Este es un buen momento para que el lector haga una pausa con el fin de examinar su cerebro. ¿Está preparado para seguir adelante con las estructuras del encéfalo y la médula espinal? Examine su grado de comprensión de los apartados precedentes de este capítulo uniendo con una línea el término de la co-

lumna de la izquierda y la frase apropiada de la columna derecha. Las respuestas correctas se presentan en la parte inferior de esta página. Antes de seguir adelante, revise los datos relacionados con sus errores y omisiones.

- | | |
|-------------------------------------|---|
| 1. Sistema nervioso neurovegetativo | a. Paquetes de moléculas neurotransmisoras |
| 2. Acueducto cerebral | b. SNP menos sistema nervioso somático |
| 3. Cono axónico | c. Conecta el tercer ventrículo con el cuarto |
| 4. Dorsal | d. Tiñe los cuerpos celulares |
| 5. Membrana celular | e. Parte superior de la cabeza de los vertebrados |
| 6. Pares craneales | f. Meninge externa |
| 7. Superior o dorsal | g. Entre el cuerpo celular y el axón |
| 8. Cuerpo celular | h. Contiene el núcleo de una neurona |
| 9. Vesículas sinápticas | i. Olfativo, óptico y vago |
| 10. Oligodendrocitos | j. Axones mielinizados del SNC |
| 11. Nissl | k. Una sección descendente a través del centro del encéfalo |
| 12. Duramadre | l. Parte superior de la cabeza de los primates |
| 13. Sección sagital media | m. Tiñe el contorno de las neuronas |
| 14. Golgi | n. Doble capa lipídica |



3.5

Las cinco divisiones principales del encéfalo

Un paso importante para aprender a vivir en una ciudad desconocida es aprender los nombres y la situación de sus principales barrios o distritos. Quienes disponen de esa información fácilmente pueden comunicar a otros, en términos generales, la localización de cualquier punto en la ciudad. En gran parte por la misma razón, en este apartado se le presentan al lector los cinco «barrios», o divisiones, del encéfalo

Para comprender por qué se considera que el encéfalo se divide en cinco partes, se necesita conocer las primeras fases de su desarrollo (véase Swanson, 2000). En el embrión de los vertebrados, el tejido que finalmente se transforma en el SNC puede verse como un tubo repleto de líquido (véase la Figura 3.19). Los primeros indicios de un cerebro en vías de desarrollo son tres ensanchamientos que aparecen en el extremo anterior de este tubo. Estas tres cámaras con el tiempo formarán el *prosencefalo*, *mesencefalo* y *rombencefalo* del individuo adulto.

Antes del nacimiento, los tres ensanchamientos iniciales del tubo neural se convierten en cinco (véase la Figura 3.19). Esto ocurre debido a que la cámara del prosencefalo da lugar a otras dos diferentes, y lo mismo sucede con la del rombencefalo. Desde el plano anterior al posterior, los cinco ensanchamientos que forman el

encéfalo en desarrollo son: el *telencefalo*, el *diencefalo*, el *mesencefalo* (o cerebro medio), el *metencefalo* y el *mielencefalo* (*encéfalo* significa «dentro de la cabeza»). Estos finalmente se diferencian en las cinco divisiones del encéfalo adulto. Cuando era estudiante, para recordar su orden me ayudaba de esta regla mnemotécnica: el telencefalo se sitúa en el tope superior y las otras cuatro divisiones se asientan debajo suyo, por orden alfabético.

La localización del telencefalo, diencefalo, mesencefalo, metencefalo y mielencefalo en el cerebro humano adulto se representa en la Figura 3.20. Adviértase que en los seres humanos, al igual que en otros vertebrados superiores, el telencefalo (los *hemisferios cerebrales* izquierdo y derecho) es el que experimenta el mayor grado de evolución durante el desarrollo. A las otras cuatro partes del encéfalo a menudo se les denomina, en conjunto, el **tronco del encéfalo**, —el tronco sobre el que se asientan los hemisferios cerebrales—. Al mielencefalo se le suele designar *bulbo raquídeo*.

Respuestas a *Explore su cerebro*: (1) b, (2) c, (3) g, (4) e, (5) n, (6) i, (7) l, (8) h, (9) a, (10) j, (11) d, (12) f, (13) k, (14) m.

FIGURA 3.19 Primeras fases del desarrollo del encéfalo de mamífero, ilustrado en secciones horizontales esquemáticas. Compárese con el encéfalo humano adulto de la Figura 3.20.

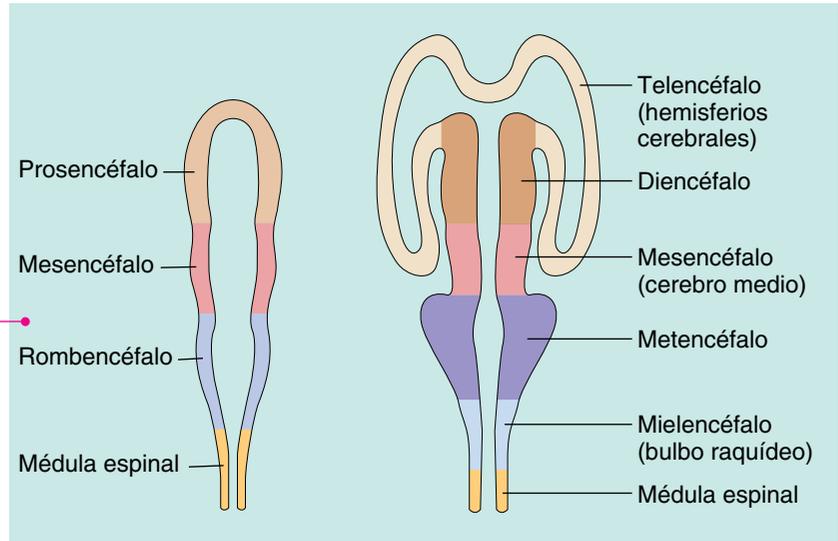
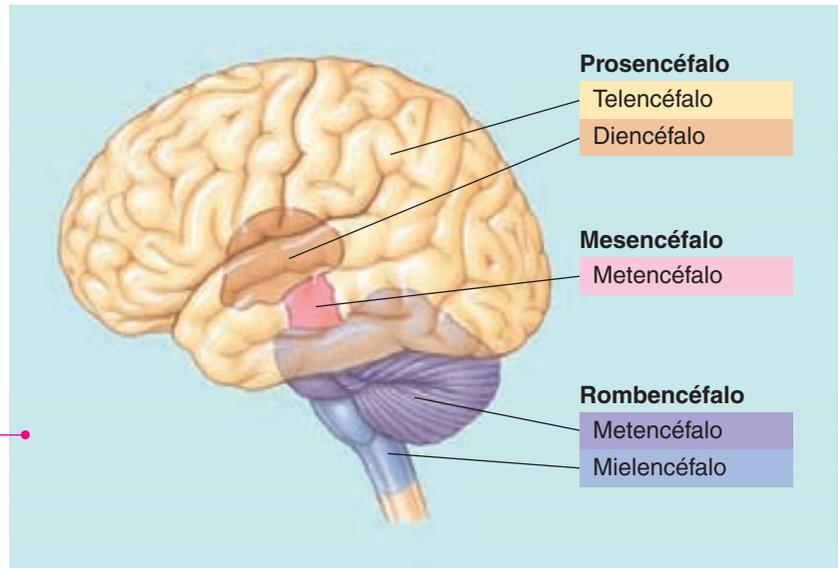


FIGURA 3.20 Divisiones del encéfalo humano adulto.



3.6

Principales estructuras del encéfalo

Ahora que el lector conoce las cinco divisiones principales del encéfalo, es el momento de que sepa cuáles son sus principales estructuras. Este apartado del capítulo empieza su revisión de las estructuras cerebrales por el mielencéfalo, luego asciende a través de las otras divisiones hasta el telencéfalo. Las estructuras cerebrales marcadas en negrita que presentan y se definen en este apartado no están incluidas en la lista de palabras clave al final del capítulo. En lugar de ello, se enumeran conforme a su localización en la Figura 3.30, página 79.

Un recordatorio antes de ahondar en la anatomía cerebral: las coordenadas de dirección son las mismas para el tronco del encéfalo que para la médula espinal, pero están rotadas 90° respecto al prosencéfalo.

Mielencéfalo

No es de sorprender que el **mielencéfalo** (o **bulbo raquídeo**), la división más posterior del encéfalo, esté compuesto en gran medida por fascículos que transmiten señales entre

el resto del encéfalo y el cuerpo. Desde el punto de vista psicológico, una parte interesante del mielencéfalo es la **formación reticular** (véase la Figura 3.21). Se trata de una compleja red compuesta por unos 100 núcleos diminutos, que ocupa la parte central del tronco encefálico desde el límite posterior del mielencéfalo hasta el extremo anterior del mesencéfalo. Se le llama así porque parece una red (*retículo* significa «pequeña red»). En ocasiones, a la formación reticular se le denomina *sistema reticular activador*, ya que parece que algunas de sus partes intervienen en la activación [*arousal*]. No obstante, los diversos núcleos de la formación reticular están implicados en una serie de funciones —incluyendo el sueño, la atención, el movimiento, el mantenimiento del tono muscular y varios reflejos cardíacos, circulatorios y respiratorios. Según esto, referirse a este conjunto de núcleos como a un sistema puede llevar a error.

Metencéfalo

El **metencéfalo**, así como el mielencéfalo, alberga múltiples fascículos ascendentes y descendentes, y también parte de

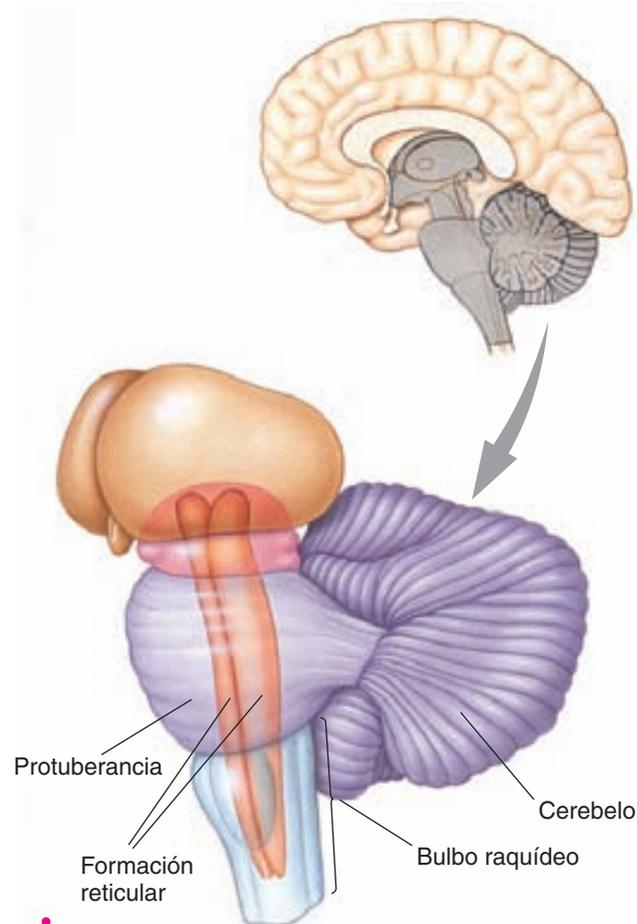


FIGURA 3.21 Estructuras del mielencéfalo (bulbo raquídeo) y del metencéfalo humanos.

la formación reticular. Dichas estructuras forman una prominencia, conocida como **protuberancia** [o puente], sobre la superficie ventral del tronco cerebral. La protuberancia es una de las principales partes del metencéfalo; la otra es el cerebelo (pequeño cerebro) —véase la Figura 3.21—. El **cerebelo** es la estructura, grande y lobulada, que se sitúa sobre la superficie dorsal del tronco del encéfalo. Es una estructura sensitivomotriz de gran importancia: una lesión del cerebelo anula la capacidad de controlar con precisión los movimientos y adaptarlos a los cambios de circunstancias. No obstante, el hecho de que las lesiones cerebelosas también produzcan una serie de alteraciones cognitivas sugiere que las funciones del cerebelo no se restringen al control sensitivomotor.

Mesencéfalo

El **mesencéfalo**, al igual que el metencéfalo, consta de dos partes. Estas son el tectum y el tegmentum (véase la Figura 3.22 en la página 72). El **tectum** (techo) es la zona dorsal del mesencéfalo. En los mamíferos, incluye dos pares de prominencias: los **tubérculos cuadrigéminos** (pequeñas colinas). El par posterior, al que se llama **tubérculos cuadrigéminos inferiores**, tiene una función auditiva; el par anterior, al que se denomina **tubérculos cuadrigéminos superiores**, tiene una función visual. En los vertebrados inferiores, la función del tectum es íntegramente visual, por lo que se conoce como *tectum óptico*.

El **tegmentum** es la división del mesencéfalo ventral al tectum. Además de la formación reticular y de los fascículos que lo atraviesan, el tegmentum contiene tres estructuras «coloreadas» que interesan mucho a los biopsicólogos: la sustancia gris periacueductal, la sustancia negra y el núcleo rojo (véase la Figura 3.22). La **sustancia gris periacueductal** es la sustancia gris que se localiza en torno al **acueducto cerebral**, el conducto que comunica el tercer ventrículo con el cuarto. Resulta de especial interés debido a que interviene como mediador de los efectos analgésicos (de reducción del dolor) de los fármacos opioides. Ambos, la **sustancia negra** y el **núcleo rojo**, son componentes importantes del sistema sensitivomotor.

Diencéfalo

El **diencéfalo** contiene dos estructuras: el tálamo y el hipotálamo (véase la Figura 3.23 en la página 72). El **tálamo** es la gran estructura, compuesta por dos lóbulos [o partes], que constituye la porción superior del tronco encefálico. Cada lóbulo se asienta a uno de los lados del tercer ventrículo, y los dos están unidos por la **masa intermedia**, que atraviesa el ventrículo. En la superficie del tálamo se pueden observar *láminas* (capas) blancas, formadas por axones mielinizados.

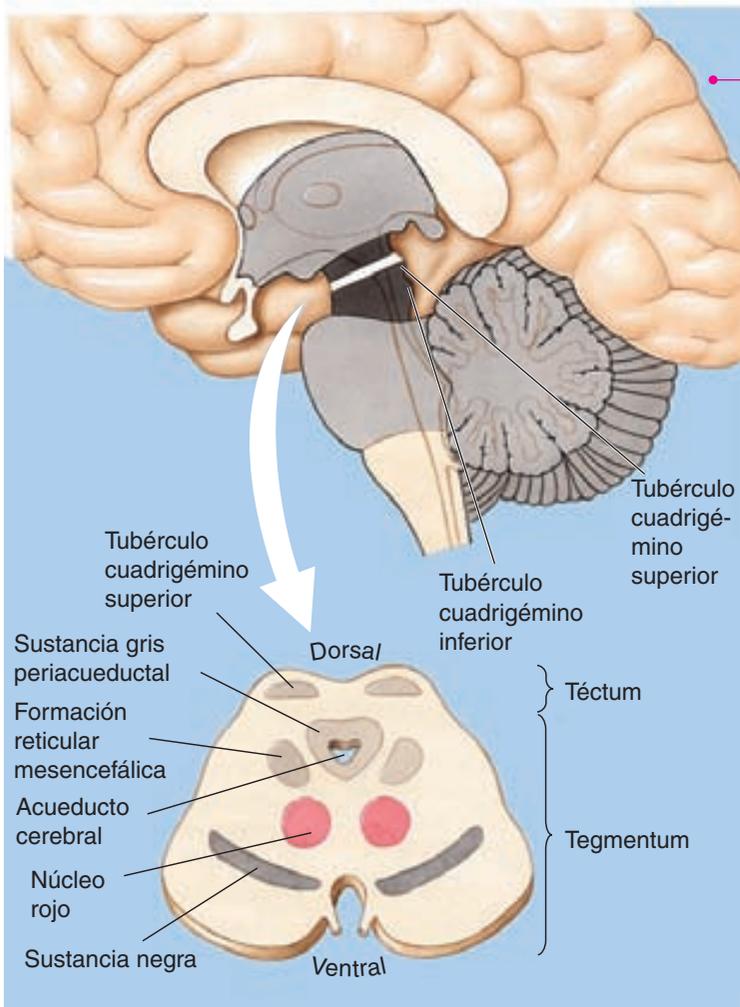


FIGURA 3.22 Mesencéfalo (cerebro medio) humano.

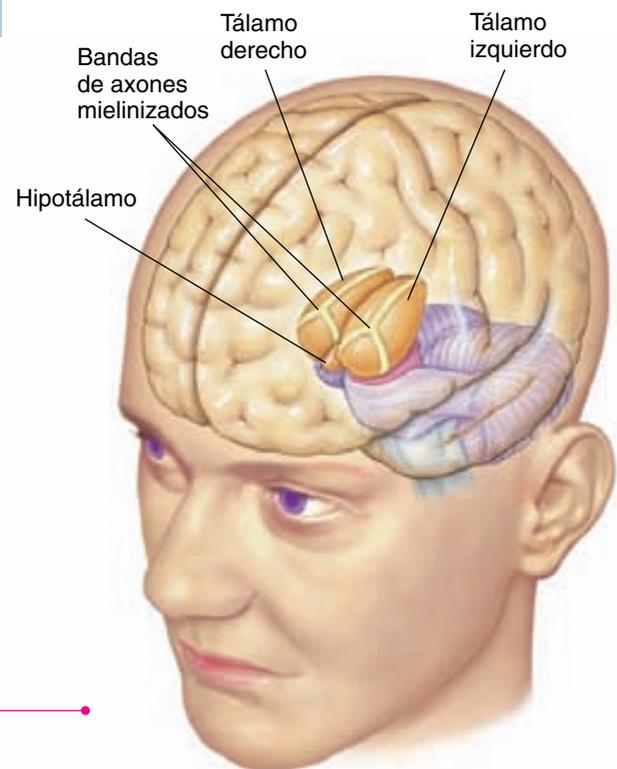


FIGURA 3.23 Diencefalo humano.

El tálamo incluye muchos pares diferentes de núcleos, la mayoría de los cuales proyectan a la corteza. Algunos son *núcleos de relevo sensorial*—núcleos que reciben señales de los receptores sensitivos, las procesan y luego las transmiten a las zonas apropiadas de la corteza sensitiva—. Por ejemplo, los **núcleos geniculados laterales**, los **núcleos geniculados mediales** y los **núcleos ventrales posteriores** son importantes centros de relevo de los sistemas visual, auditivo y somatosensitivo, respectivamente. La organización del tálamo se presenta en el Apéndice V.

El **hipotálamo** se localiza justo debajo del tálamo anterior (*hipo* significa «debajo») —véase la Figura 3.24—. Representa un papel importante en el control de varias

conductas de motivación. Hasta cierto punto, ejerce sus efectos regulando la liberación de hormonas por parte de la **hipófisis**, que pende del hipotálamo en la superficie ventral del cerebro. El significado literal de *hipófisis* es «glándula mucosa». Se descubrió en estado gelatinoso tras la nariz de un cadáver sin embalsamar, y erróneamente se asumió que era la principal fuente del moco nasal.

Además de la hipófisis, en la cara inferior del hipotálamo pueden verse otras dos estructuras: el quiasma óptico y los cuerpos mamilares (véase la Figura 3.24). El **quiasma óptico** es el punto en el que convergen los *nervios ópticos*, procedentes de cada ojo. Su forma de X se debe a que algunos axones del nervio óptico **decusan** (cruzan

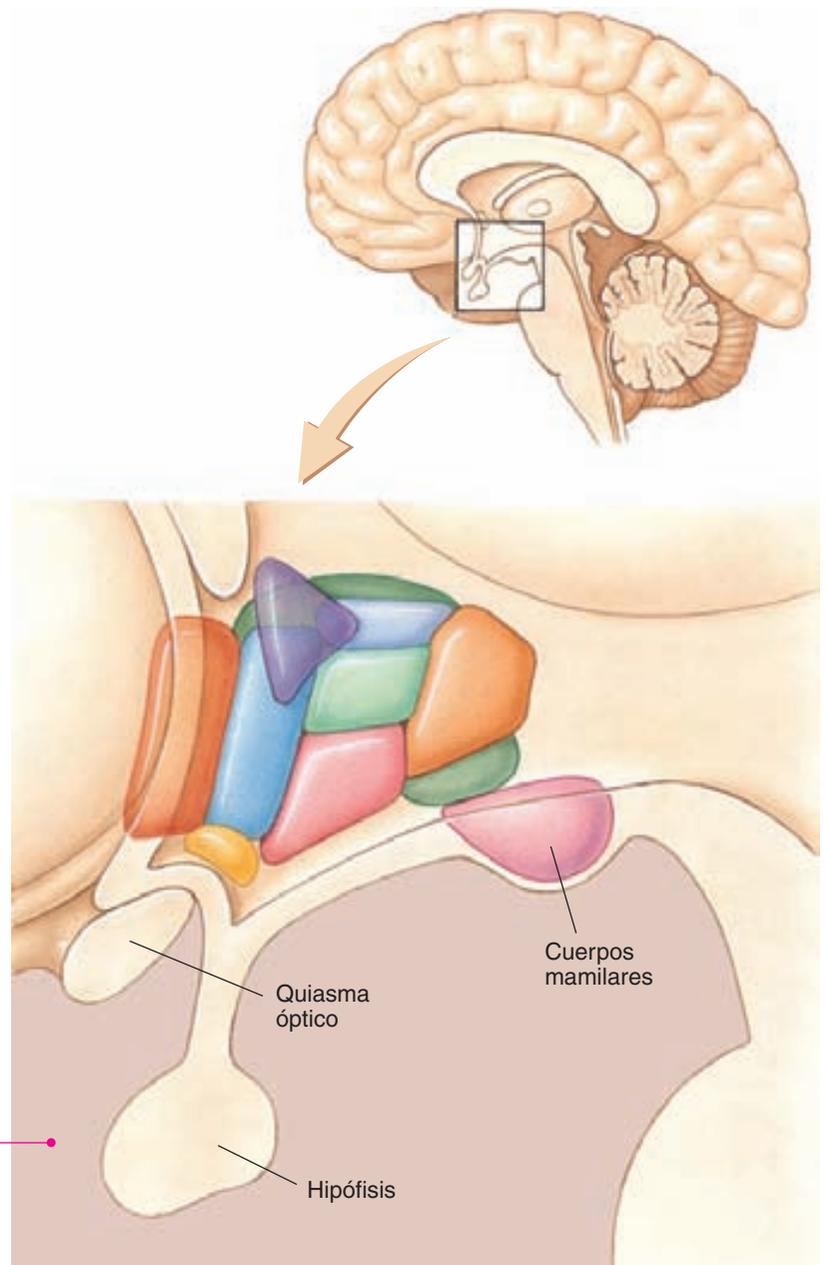


FIGURA 3.24 Hipotálamo humano (en color) con relación al quiasma óptico y a la hipófisis.

al lado opuesto del cerebro) a través del quiasma óptico. A las fibras que decusan se les llama **contralaterales** (pasan de un lado del cuerpo al otro) y a las que no decusan, homolaterales⁴ (permanecen en el mismo lado del cuerpo). Los **cuerpos mamilares**, que a menudo se consideran parte del hipotálamo, son un par de núcleos esféricos que se sitúan en la cara inferior del hipotálamo, justo detrás de la hipófisis. Los cuerpos mamilares y los otros núcleos del hipotálamo se ilustran en el Apéndice VI.

Telencéfalo

El **telencéfalo**, la mayor de las divisiones del encéfalo humano, media sus funciones más complejas. Inicia el movimiento voluntario, interpreta la información sensitiva y media procesos cognitivos complejos tales como aprender, hablar y solucionar problemas.

Corteza cerebral Los hemisferios cerebrales están cubiertos por una capa de tejido llamada **corteza cerebral**. En los seres humanos, la corteza cerebral está muy plegada (arrugada) —véase la Figura 3.25—. Estas *circunvoluciones* hacen que aumente la cantidad de corteza cerebral sin que aumente el volumen cerebral total. No todos los mamíferos tienen una corteza con circunvoluciones; la mayoría de ellos son *lisencéfalos* (con un encéfalo liso). Antes se pensaba que la cantidad y el tamaño de las circunvoluciones determinaban la capacidad intelectual de una especie; sin embargo, parece ser que estos atributos se relacionan más con el tamaño corporal. Todos los mamíferos grandes tienen una corteza cerebral muy plegada.

Las grandes hendiduras de una corteza plegada se denominan **cisuras**, y las pequeñas, *surcos*. Las prominencias entre las cisuras y los surcos se llaman **circunvoluciones**. En la Figura 3.25, resulta evidente que los hemisferios cerebrales están casi completamente separados por la mayor de las cisuras: la **cisura longitudinal**. Los hemisferios cerebrales están conectados directamente por unas pocas vías que atraviesan la cisura longitudinal. Estas vías que comunican los hemisferios reciben el nombre de **comisuras cerebrales**. La comisura cerebral más grande es el **cuerpo calloso**, que puede verse claramente en la Figura 3.25.

Como indica la Figura 3.26, las dos delimitaciones principales en la cara lateral de cada hemisferio son la **cisura central** y la **cisura lateral**. Estas cisuras dividen parcialmente cada hemisferio en cuatro lóbulos: el **lóbulo frontal**, el **lóbulo parietal**, el **lóbulo temporal** y el **lóbulo occipital**. Entre las circunvoluciones más grandes figuran la **circunvolución precentral**, que contiene la corteza motora; la **circunvolución poscentral**, que abarca la corteza somatosensitiva (sensibilidad corporal), y la **circunvolu-**

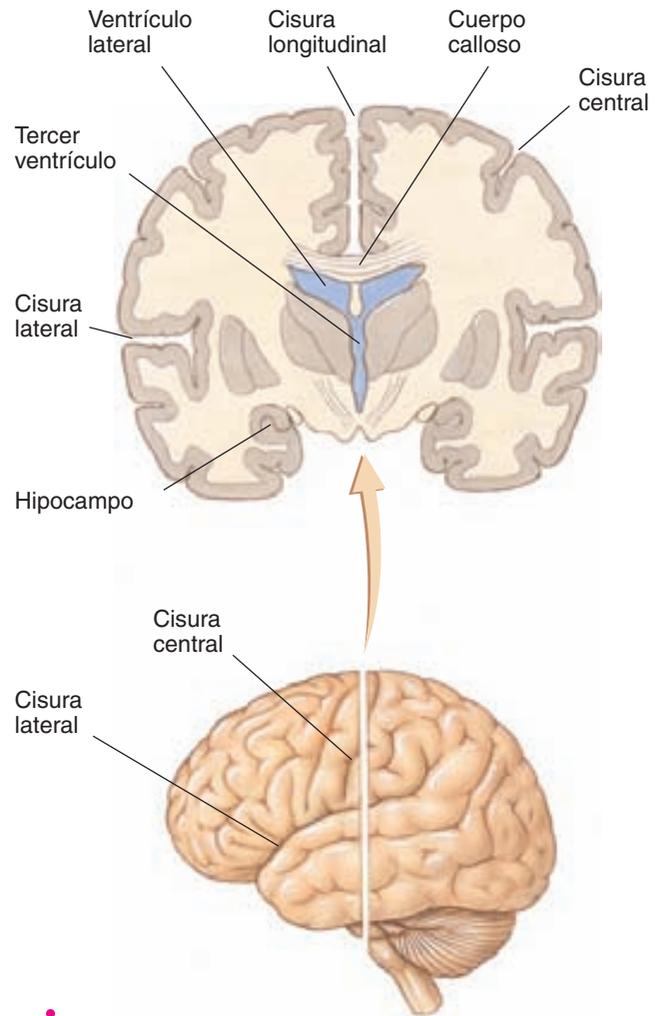


FIGURA 3.25 Principales cisuras de los hemisferios cerebrales en el ser humano.

ción superior temporal, que incluye la corteza auditiva. La función de la corteza occipital es enteramente visual.

Alrededor del noventa por ciento de la corteza cerebral humana es **neocorteza** (corteza nueva); es decir: corteza formada por seis capas, de evolución relativamente reciente (Northcutt y Kaas, 1995). Tradicionalmente, las capas de la neocorteza se numeran de I a VI, empezando por la superficie. En la Figura 3.27, página 76, se muestran dos secciones adyacentes de neocorteza. Una de ellas se ha teñido con sustancia de Nissl para poner de manifiesto la cantidad de cuerpos celulares y su forma; la otra se ha teñido con tinción de Golgi para que se pueda apreciar el contorno de un pequeño porcentaje de sus neuronas.

En las secciones que se presentan en la Figura 3.27 pueden verse tres importantes características de la anatomía neocortical. En primer lugar, resulta obvio que hay dos tipos básicamente diferentes de neuronas corticales: piramidales (con forma de pirámide) y estrelladas (con forma

⁴ Aunque con frecuencia se utilice el término ipsilateral (*N. del T.*).

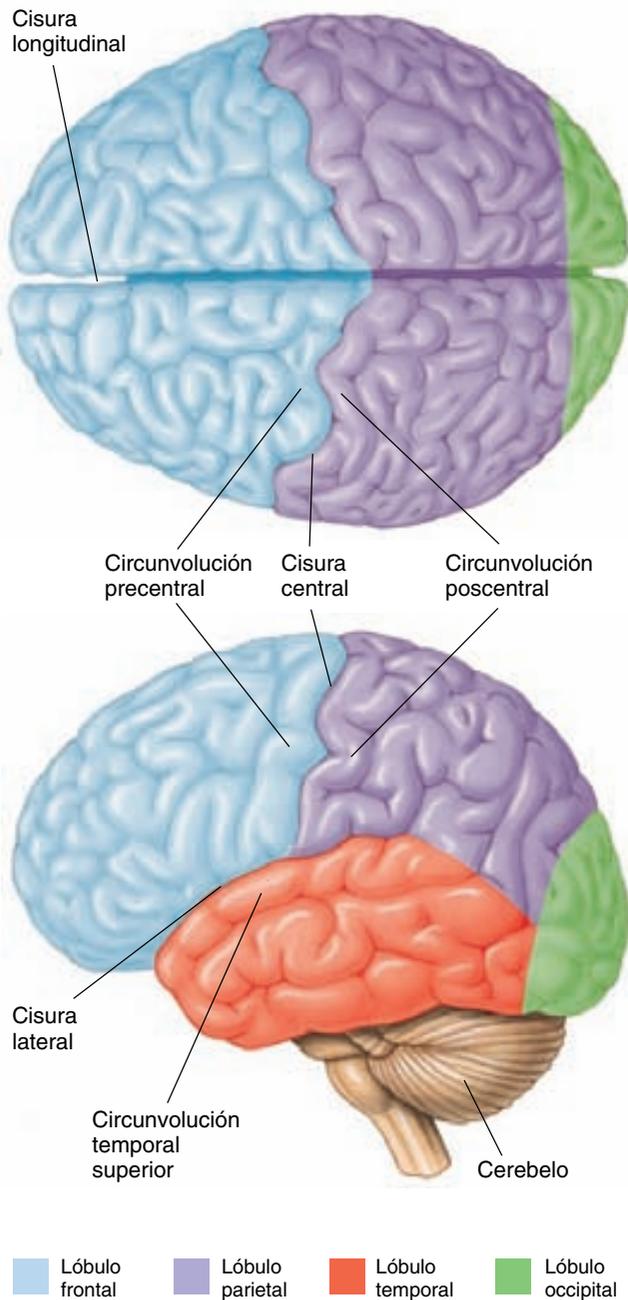


FIGURA 3.26 Lóbulos de los hemisferios cerebrales.

de estrella). Las **células piramidales** son grandes neuronas multipolares, con un cuerpo celular en forma de pirámide, una gruesa dendrita, llamada *dendrita apical*, que se extiende directamente desde el ápice de la pirámide a la superficie de la corteza, y un axón muy largo. En contraposición, las **células estrelladas** son pequeñas interneuronas (neuronas con axón corto o sin axón), en forma de estrella. En segundo lugar, resulta evidente que las seis capas de la neocorteza se diferencian en cuanto al tamaño y la densi-

dad de cuerpos celulares, así como en la proporción relativa de cuerpos celulares estrellados y piramidales que contienen. En tercer lugar, puede apreciarse que muchas dendritas y axones largos atraviesan la neocorteza en sentido vertical (esto es, en ángulo recto respecto a las capas corticales). Este flujo vertical de información es la base de la **organización columnar** de la neocorteza: las neuronas de una determinada columna vertical de la neocorteza suelen formar un minicircuito, el cual lleva a cabo una función particular (Laughlin y Sejnowski, 2003).

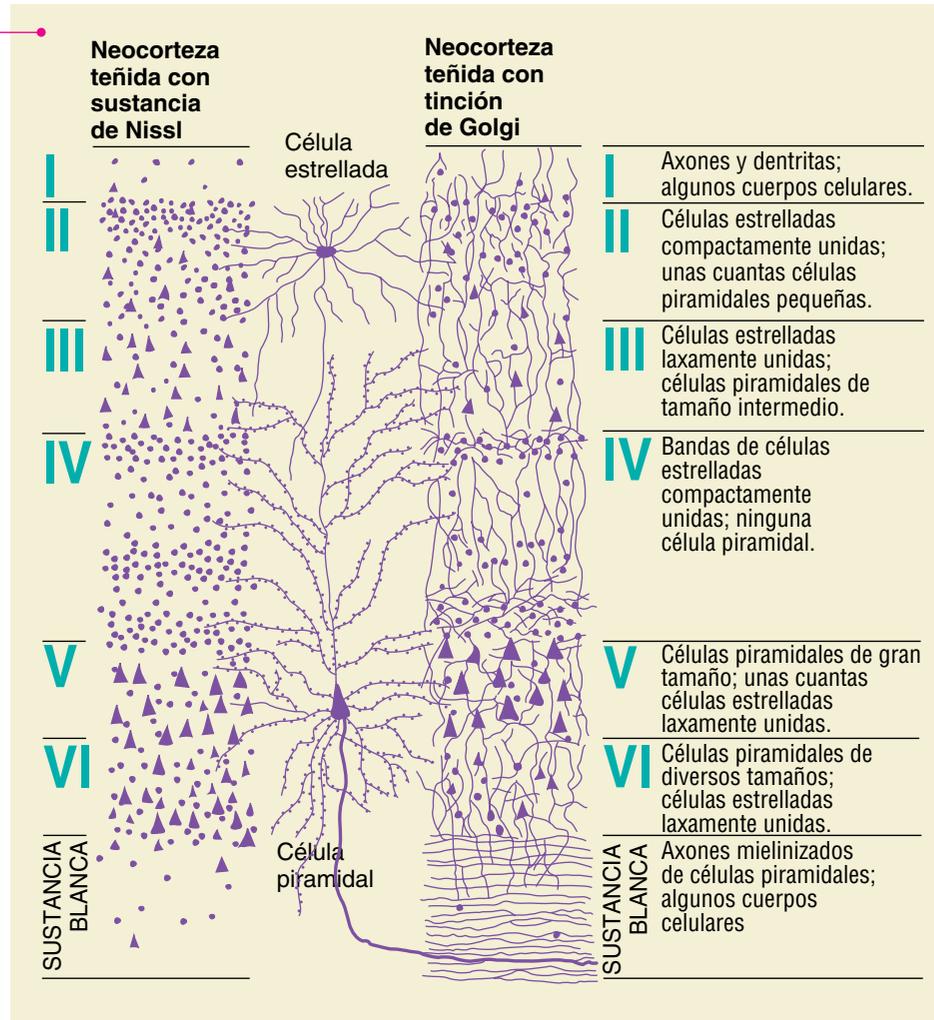
Una cuarta característica importante de la anatomía neocortical no puede verse en la Figura 3.27: aunque toda la neocorteza consta de seis capas, las capas varían de un área a otra (Brown y Bowman, 2002; Passingham, Stephan y Kotter, 2002). Por ejemplo, ya que las células estrelladas de la capa IV están especializadas en recibir señales sensitivas del tálamo, esta capa está muy desarrollada en las áreas de la corteza sensitiva. A la inversa, como las células piramidales de la capa V conducen señales desde la neocorteza al tronco del encéfalo y la médula espinal, la capa V tiene un grosor considerable en las áreas de la corteza motora.

El **hipocampo** es una zona primordial de la corteza que no es neocorteza —sólo tiene tres capas—. El hipocampo se encuentra en la línea media de la corteza cerebral, donde ésta se repliega sobre sí misma en el lóbulo temporal medial (véase la Figura 3.25). Este pliegue da lugar a una forma que, en corte transversal, recuerda en algo a un caballito de mar (*hipocampo* significa «caballito de mar»).

El sistema límbico y los ganglios basales Aunque gran parte de la región subcortical del telencéfalo está ocupada por axones que proyectan a y desde la neocorteza, existen varios grandes grupos nucleares subcorticales. A algunos de ellos se les considera parte, bien del *sistema límbico*, o bien del *sistema motor de los ganglios basales*. El término *sistema* puede inducir a error en este contexto; el nivel de certidumbre que implica no está garantizado. No está del todo claro qué hacen exactamente estos hipotéticos sistemas, qué estructuras han de incluirse en ellos exactamente, ni siquiera si es apropiado considerarlos un sistema unitario. Sin embargo, si no se toman en sentido literal, los conceptos de *sistema límbico* y de *sistema motor de los ganglios basales* proporcionan una forma útil de conceptualizar la organización de la región subcortical.

El **sistema límbico** es un circuito de estructuras de la línea media que rodean el tálamo (*límbico* significa «anillo»). Participa en la regulación de las conductas motivadas —que incluyen las cuatro F [en inglés] de la motivación: huir («*fleeing*»), comer («*feeding*»), luchar («*fighting*») y tener sexo («*sexual behavior*»). (Esta broma es tan vieja como la biopsicología, pero es buena.) Además de otras estructuras ya mencionadas aquí (p.ej., los cuer-

FIGURA 3.27 Las seis capas de la neocorteza cerebral (Modificado de Rakic, 1979).



pos mamilares y el hipocampo, las principales estructuras del sistema límbico incluyen a la amígdala, el trigono cerebral, la corteza cingulada y el *septum pellucidum*.

Comenzaremos a trazar el circuito límbico (véase la Figura 3.28) por la **amígdala** —un núcleo con forma de almendra localizado en el polo anterior del lóbulo temporal (*amígdala* significa «almendra») (véase Swanson y Petrovich, 1998)—. Posterior a la amígdala está el hipocampo, que atraviesa el lóbulo temporal medio bajo el tálamo. A continuación vienen la **corteza cingulada** y el **trígono cerebral**. La corteza cingulada es una amplia región de la neocorteza de la **circunvolución del cíngulo** (o del cuerpo calloso) en la cara medial de los hemisferios cerebrales, justo en el plano superior del cuerpo calloso. Rodea a la superficie dorsal del tálamo (*cingulado* significa «que rodea»). El trigono cerebral [o fórnix], el fascículo principal del sistema límbico, también rodea al tálamo dorsal. Parte del extremo dorsal del hipocampo y gira hacia arriba, describiendo un arco que recorre la cara superior del tercer ventrículo, y acaba en el *septum* y los cuerpos mamilares

(*fórnix* significa «arco»). El *septum* es un núcleo de la línea media, situado en el polo anterior de la corteza cingulada. Varios fascículos de fibras conectan el *septum* y los cuerpos mamilares con la amígdala y el hipocampo, completando así el anillo límbico.

Los **núcleos basales** se ilustran en la Figura 3.29. Como hemos hecho con el sistema límbico, empecemos a examinarlos por la amígdala, que se considera parte de ambos sistemas. Extendiéndose desde cada amígdala, primero en dirección posterior y luego en dirección anterior, se encuentra el gran núcleo **caudado** parecido a una cola (*caudado* significa «con forma de cola»). Cada núcleo caudado forma un círculo casi completo; en el centro, conectado a él por una serie de puentes de fibras, está el **putamen**. En conjunto, el caudado y el putamen, ambos con aspecto estriado o rayado, se conocen como el neostriado («estructura estriada»). La otra estructura de los núcleos basales es la pálida estructura circular conocida como **globo pálido**. El globo pálido se sitúa en un plano medial respecto al putamen, entre el putamen y el tálamo.

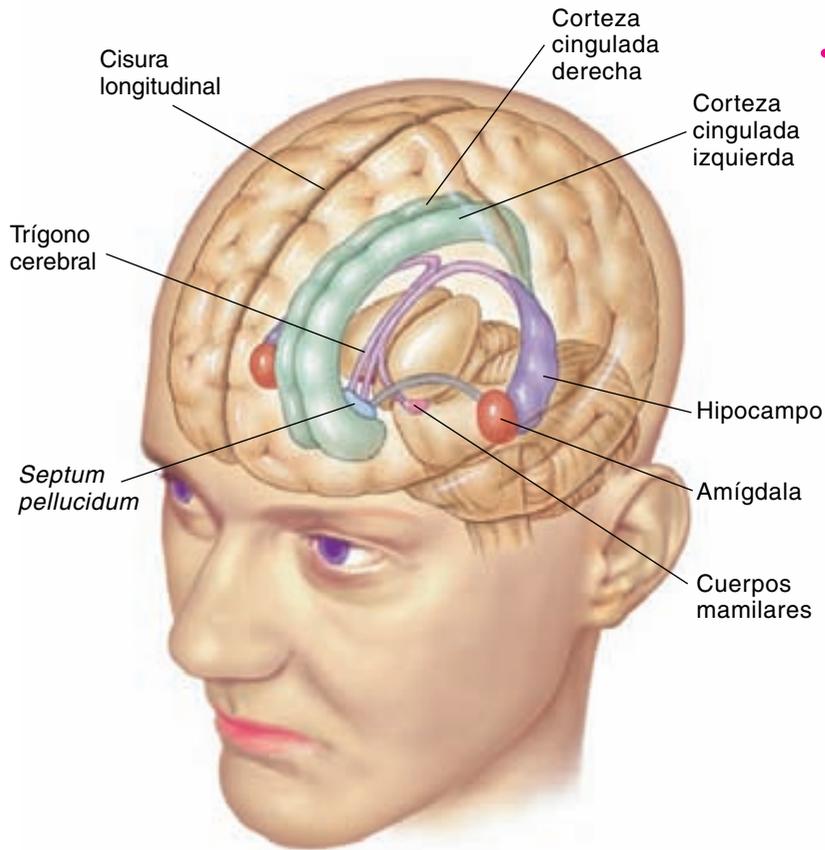


FIGURA 3.28 Principales estructuras del sistema límbico: amígdala, hipocampo, corteza del cíngulo, trígono cerebral, *septum pellucidum* y cuerpos mamilares.

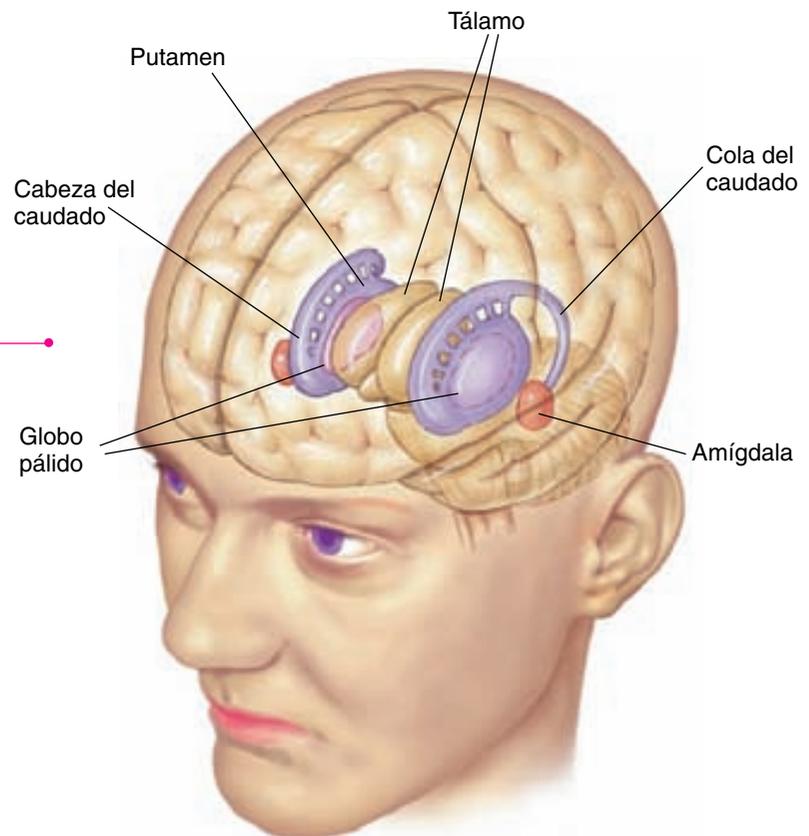


FIGURA 3.29 Núcleos basales: amígdala, neostriado (caudado y putamen) y globo pálido. Obsérvese que, en esta vista, el globo pálido derecho está en gran parte oculto detrás del tálamo derecho, y que el globo pálido izquierdo lo está tras el putamen izquierdo. Hablando del globo pálido, recientemente un colega y amigo, Michael Peters, de la Guelph University, me ha hecho la observación de que, aunque el globo pálido suele considerarse una estructura telencefálica, en realidad deriva de tejido diencefálico que se desplaza a su localización telencefálica durante el desarrollo prenatal.



EXPLORE SU CEREBRO

Si el lector no ha estudiado antes la anatomía macroscópica del encéfalo, su cerebro probablemente esté abrumado por la sobrecarga de nuevos términos. A fin de comprobar si está preparado para seguir adelante, examine su cerebro completando las siguientes casillas correspondientes a una vista sagital media de un encéfalo humano real. (Será todo un reto pasar de esquemas en color a una fotografía.)

Las respuestas correctas se dan en la parte inferior de la página. Antes de continuar, revise el material relacionado con sus errores y omisiones. Fíjese en que la Figura 3.30 incluye todos los términos de anatomía cerebral que han aparecido en negrita en este apartado y, por lo tanto, es un medio excelente para hacer una revisión.



1. Lóbulo _____.
2. Circunvolución _____.
3. _____.
4. _____.
5. _____.
6. _____.
7. Tubérculo cuadrigémino _____.
8. Cuerpo _____.
9. _____.
10. _____ ventrículo.
11. _____.
12. _____.
13. _____.
14. _____.

Los núcleos basales desempeñan un papel fundamental en la ejecución de las respuestas motoras voluntarias. Especialmente interesante es una vía que proyecta al neocórtex desde la sustancia negra del mesencéfalo. La *enfermedad de Parkinson*, un trastorno caracterizado por rigidez, temblores y escasez de movimientos voluntarios, se asocia con degeneración de esta vía.

Implicaciones clínicas

En la Figura 3.30 se resumen las principales divisiones y estructuras del encéfalo —aquellas cuyas palabras clave han aparecido en negrita en este apartado—.

La Figura 3.31, página 80, concluye este capítulo por razones que demasiado a menudo se pierden en la baraja de términos y tecnología neuroanatómicos. La he incluido

aquí para ilustrar la belleza del cerebro y el ingenio de los que estudian su estructura. Confío en que el lector se sienta inspirado por ella. Me pregunto qué pensamientos con- tuvieron alguna vez sus circuitos.

Respuestas a *Explore su cerebro*: (1) parietal, (2) del cíngulo, (3) Trígono cerebral, (4) Cuerpo calloso, (5) Tálamo, (6) hipotálamo, (7) superior, (8) mamilar, (9) Tegmentum, (10) Cuarto, (11) Cerebelo, (12) Protuberancia, (13) Bulbo raquídeo o mielencéfalo, (14) Médula espinal.

Telencéfalo	Corteza cerebral	Neocorteza Hipocampo
	Principales cisuras	Cisura central Cisura lateral Cisura longitudinal
	Principales circunvoluciones	Circunvolución precentral Circunvolución poscentral Circunvolución temporal superior Circunvolución cingulada
	Cuatro lóbulos	Lóbulo frontal Lóbulo temporal Lóbulo parietal Lóbulo occipital
	Sistema límbico	Amígdala Hipocampo Trígono cerebral Corteza cingulada <i>Septum pellucidum</i> Cuerpos mamilares
	Ganglios basales	Amígdala Caudado } neostriado Putamen } Globo pálido
	Comisuras cerebrales	Cuerpo caloso
Diencefalo	Tálamo	Masa intermedia Núcleo geniculado lateral Núcleos geniculado medial Núcleos ventrales posteriores
	Hipotálamo	Cuerpos mamilares
	Quiasma óptico	
	Hipófisis	
Mesencéfalo	Téctum	Tubérculos cuadrigéminos superiores Tubérculos cuadrigéminos inferiores
	Tegmentum	Formación reticular Acueducto cerebral Sustancia gris periacueductal Sustancia negra Núcleo rojo
Metencéfalo	Formación reticular Protuberancia Cerebelo	
Mielencéfalo o bulbo raquídeo	Formación reticular	

FIGURA 3.30 Resumen de las principales estructuras del encéfalo. Este esquema contiene todas las palabras clave de anatomía cerebral que aparecen en negrita en el Apartado 3.6.

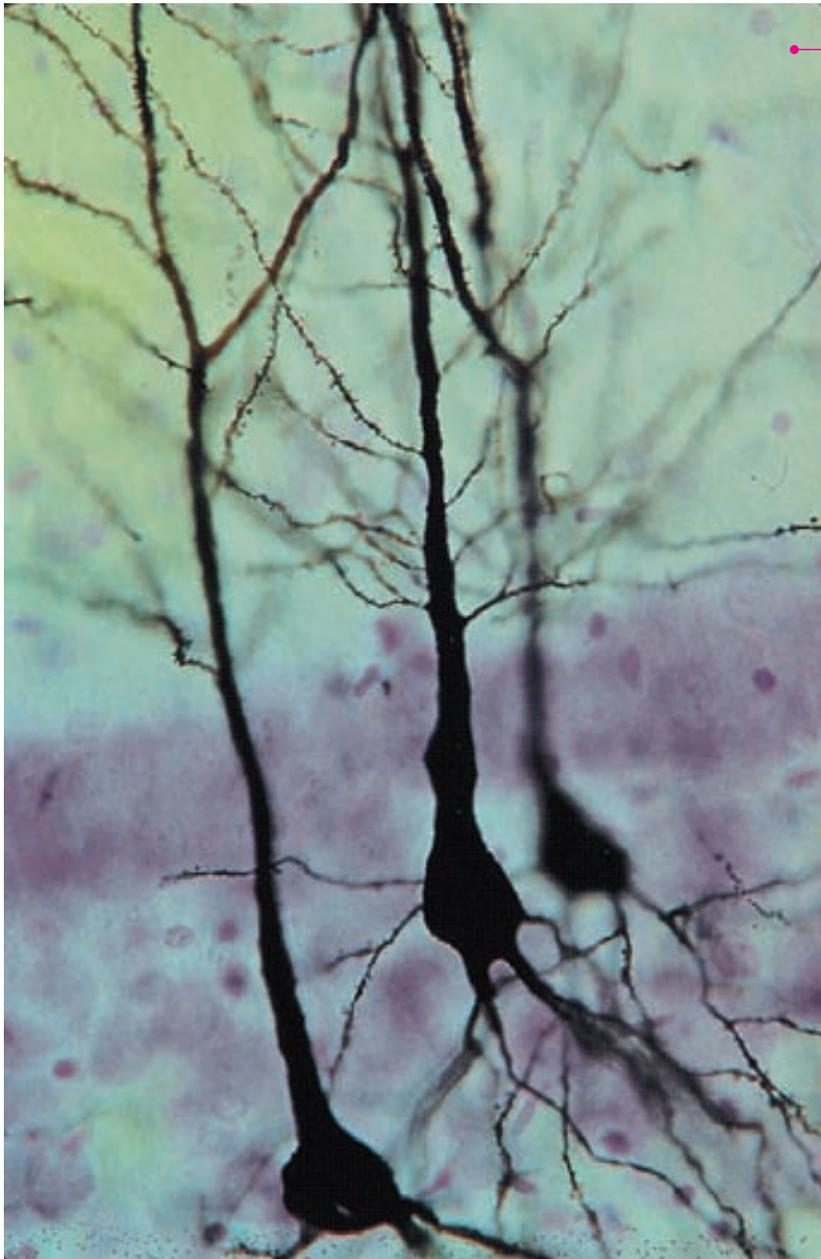


FIGURA 3.31 El ingenio de la tinción neuroanatómica. Esta sección se tiñó con una tinción de Golgi y una tinción de Nissl. En las neuronas piramidales teñidas con la tinción de Golgi, pueden verse claramente los somas neuronales piramidales, las largas dendritas apicales y las numerosas espinas dendríticas. Cada célula piramidal tiene un largo y estrecho axón, que se proyecta desde de la parte inferior de la preparación. (Cortesía de Miles Herkenham, *Unit of Functional Neuroanatomy, National Institute of Mental Health, Bethesda, MD.*)

Revisión de los temas

Este capítulo ha contribuido relativamente poco al desarrollo de los temas de este libro; dicho desarrollo se ha retrasado temporalmente mientras se le presentaban al lector

Implicaciones clínicas

las áreas y estructuras clave del encéfalo humano. El conocimiento de los fundamentos de neuroanatomía le servirá de base para estudiar las funciones cerebrales en capítulos posteriores. Sin embargo, el tema de las implicaciones clínicas ha surgido tres veces: la importancia de los

pares craneales en el diagnóstico neurológico, el papel del bloqueo del acueducto cerebral en la hidrocefalia y la implicación del daño de la vía que va desde la sustancia negra al neocórtex en la enfermedad de Parkinson.

EN EL CD



Para lecturas relacionadas con el Capítulo 3, véase la copia impresa.

Cuestiones para reflexionar

1. ¿Cuál de las siguientes posiciones extremas piensa el lector que está más cerca de la verdad?: (a) El objetivo primordial de toda investigación psicológica ha de ser relacionar los fenómenos psicológicos con la anatomía de los circuitos neurales. (b) Los psicólogos deben dejar el estudio de la neuroanatomía a los neuroanatomistas.
2. Quizá el error más conocido en la historia de la biopsicología fue el que cometieron Olds y Milner (véase el Capítulo 15). Se equivocaron al implantar un electrodo en el cerebro de una rata, y la punta del electrodo de estimulación fue a parar a una estructura desconocida. Cuando posteriormente examinaron los efectos de la estimulación eléctrica de esta estructura desconocida, hi-

cieron un fantástico descubrimiento. Parecía que la rata encontraba la estimulación cerebral extremadamente placentera. De hecho, la rata podía presionar una palanca durante horas con una frecuencia extremadamente alta si cada vez que la presionaba se producía una breve estimulación de su cerebro a través del electrodo. ¿Si el lector hubiera tropezado por casualidad con este fenómeno de autoestimulación intracraneal, qué procedimientos neuroanatómicos hubiera utilizado para identificar el lugar de estimulación y los circuitos neurales implicados en sus efectos placenteros?

EN EL CD



¿Estudiando para un examen? Intente hacer los ejercicios de práctica del Capítulo 3.

Palabras clave

Anterior, 66
 Astas dorsales, 68
 Astas ventrales, 68
 Astrocitos, 69
 Barrera hematoencefálica, 59
 Células de Schwann, 62
 Células estrelladas, 75
 Células piramidales, 75
 Conducto central del epéndimo, 57
 Contralaterales, 74
 Decusación, 73
 Dorsal, 66
 Duramadre, 57
 Espacio subaracnoideo, 57
 Fascículos [o Haces], 62
 Ganglios, 62
 Inferior, 67

Interneuronas, 62
 Lateral, 66
 Líquido cefalorraquídeo, 57
 Medial, 66
 Membrana aracnoides, 57
 Meninges, 57
 Microgliocito, 64
 Microscopía electrónica, 66
 Nervios, 62
 Nervios aferentes, 56
 Nervios eferentes, 56
 Nervios parasimpáticos, 57
 Nervios simpáticos, 57
 Neurogliocitos, 62
 Neurona bipolar, 62
 Neurona multipolar, 62
 Neurona unipolar, 62

Núcleos, 62
 Oligodendrocitos, 62
 Organización columnar, 75
 Pares craneales, 57
 Piamadre, 57
 Plexo coroideo, 59
 Posterior, 66
 Secciones frontales, 67
 Secciones horizontales, 67
 Secciones sagitales, 67
 Sección transversal, 67
 Sistema nervioso central (SNC), 56
 Sistema nervioso neurovegetativo [o Autónomo] (SNA), 57
 Sistema nervioso periférico (SNP), 56

Sistema nervioso somático (SNS), 56
 Superior, 67
 Tinción de Golgi, 65
 Tinción de Nissl, 65
 Tronco del encéfalo, 69
 Ventral, 66
 Ventriculos cerebrales, 57

EN EL CD



¿Necesita ayuda para estudiar las palabras clave de este capítulo? Revise las fichas informáticas breves del Capítulo 3.