



Relaciones evolutivas del sistema nervioso

En este artículo se discute el posible origen del sistema nervioso en los animales a través de la comparación de un insecto (protostomado) y un vertebrado (deuterostomado). Se presentan brevemente las características morfológicas de dichos sistemas y las afinidades evolutivas de estos animales, para luego analizar algunas de las relaciones genéticas de desarrollo del patrón corporal de ambos grupos. Se discute la evidencia a la luz de las hipótesis de homología, homoplasia y homología profunda, y qué tipo de ancestro correspondería a cada opción. Dichas hipótesis se refieren respectivamente a que el sistema nervioso central se habría originado una sola vez en la historia evolutiva, varias veces en forma independiente, o que poseería algunos rasgos en común basados en genes compartidos de origen muy antiguo, que forman el «patrón corporal». Se concluye que si bien no se ha llegado a un acuerdo, la hipótesis de homología parece haber ganado cierto sustento en los últimos años.

La filogenia animal y la homología

Luego de la publicación del *Origen de las Especies* de Darwin, la idea de la «ascendencia común» de los seres vivos se generalizó, lo que generó, entre otros interrogantes, el siguiente: ¿cuáles son los órganos animales originados en los ancestros más antiguos y cómo se transformaron con el tiempo? Es decir, se comenzó con la búsqueda de homologías en un sentido moderno.

La **homología** se aplica a dos o más características que comparten un ancestro común y guardan una relación de identidad genética. Por ejemplo, las patas de pumas y ratas son claramente derivadas de un ancestro común y, por tanto, son homólogas. Extendiendo el ejemplo, los miembros anteriores de aves, murciélagos y humanos son homólogos porque fueron heredados de animales que también los

por Sergio Pablo Urquiza,
Fernando José Carezzano y
Franco Andrés Ludueña

Sergio Pablo Urquiza
es Magister en Biología Comparada (Universidad de São Paulo), actualmente se desempeña como Docente Investigador en la Cátedra de Morfología Animal de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba y es Profesor de Biología de nivel medio.

Fernando José Carezzano
es Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba), actualmente se desempeña como Docente Investigador en la Cátedra de Morfología Animal y en Anatomía Comparada de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba y Profesor de Biología de nivel medio.

Franco Andrés Ludueña
es Médico Veterinario (Universidad Nacional de Río Cuarto) y Docente de nivel medio.

poseían, y que luego se transformaron en cada grupo por separado, pero sobre la misma base anatómica y de desarrollo (el ancestro común mencionado poseía los mismos huesos, músculos y nervios que luego se modificaron). Por ende, claramente los miembros de todos los vertebrados son homólogos. Pero ¿qué ocurre con las alas de los animales? Las alas de las moscas y las de los horneros fueron adquiridas en forma independiente. Se dice entonces que son **homoplásicas**, porque son similares pero carecen de un origen común y, por lo tanto, se generaron independientemente.

Las homologías se producen cuando se comparten genes que determinan una característica particular y son heredados del último ancestro en común. Pero puede ocurrir que los genes en común provengan de un ancestro más antiguo –no el último en común–, que luego de mucho tiempo vuelven a ser utilizados para funciones similares en animales **filogenéticamente distantes**. A este fenómeno se lo denomina **homología profunda** (Nielsen y Martinez, 2003) y no es una homología en sentido estricto. Ocurre también, como se dijo, la situación inversa: animales diferentes presentan una aparente identidad morfológica en ciertas estructuras, aunque son generadas por «programas genéticos» distintos. Estas alternativas han llevado a sostener a algunos autores que homología y homoplasia son extremos de un *continuum*, donde hay grados de diferencias y no simplemente un «todo o nada».

Un sistema con historia

Existen dos tipos principales de sistema nervioso, el hallado en los **deuterostomados** (vertebrados y sus parientes) y el encontrado en los **protostomados** (insectos y la mayoría de los invertebrados). Pero, ¿cuál es el origen del sistema nervioso de estos dos grupos de organismos? Si acaso lo correcto fuera decir que sus sistemas nerviosos son homólogos, entonces el sistema nervioso se habría generado en un único animal hace unos 575 millones de años, que habría dado lugar a los animales actuales (Figura 1); este animal hipotético fue denominado *Urbilateria* (De Robertis y Sasai, 1996). Una segunda opción, es que el sistema nervioso se haya originado independientemente desde redes nerviosas difusas y superficiales, similares a las encontradas en los **cnidarios**. Sin embargo, es posible que las homologías sean parciales y así, la distinción todo o nada, o sea, homólogos u homoplásicos, no sea del todo válida (Hall 2007).

Morfología del sistema nervioso central

El sistema nervioso es un conjunto de órganos constituido por neuronas que pueden comunicarse entre sí generando impulsos nerviosos, y es exclusivo de los **eumetazoos**. Dicho sistema posee varias estructuras y regiones: órganos sensoriales (ojos, oídos, etc.), conjuntos o centros nerviosos de asociación (médula espinal, cerebro, etc.) y nervios. Los centros nerviosos de asociación constituyen el sistema nervioso central, mientras que los nervios, el sistema nervioso periférico.

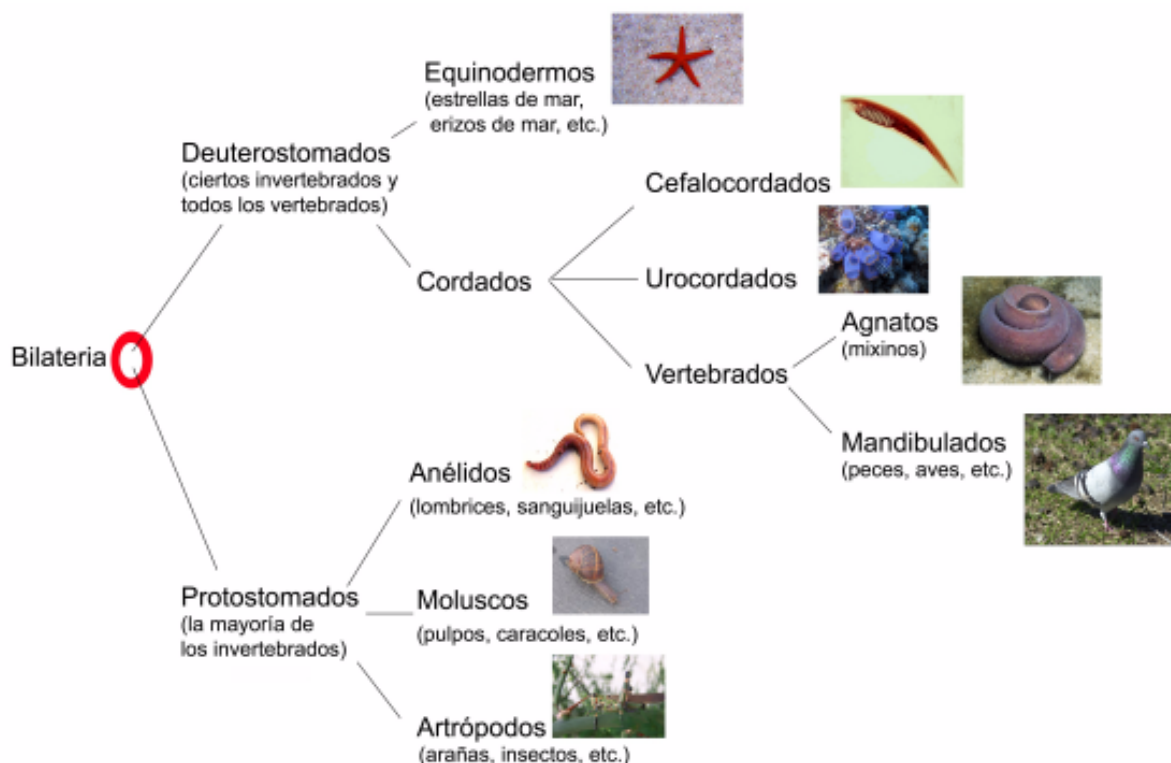


Figura 1. Relaciones filogenéticas simplificadas de los animales. El círculo rojo representa la presunta separación desde el *Urbilateria* (modificado de Jenner, 2006).

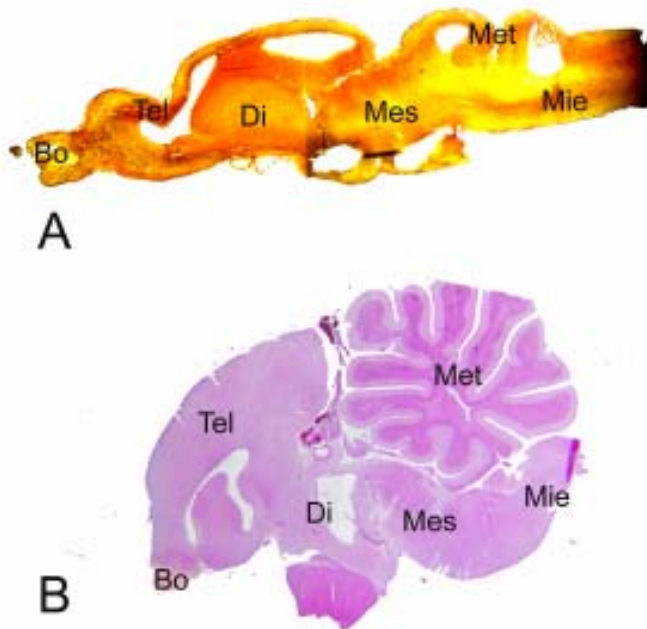


Figura 2. Encéfalos de vertebrados. A, anfibio; B, ave. Se observan áreas similares, pero con diferente grado de desarrollo. Bo: bulbos olfatorios; Tel: telencéfalo, Di: diencéfalo, Mes: mesencéfalo, Met: metencéfalo y Mie: mielencéfalo. Telencéfalo (corteza y lóbulos del cerebro), Diencéfalo (hipófisis, tálamo, epitálamo, subtálamo, metatálamo, hipotálamo y tercer ventrículo), Mesencéfalo o cerebro medio (une el puente troncoencefálico con el cerebelo), Metencéfalo: (protuberancia) y Mielencéfalo (bulbo Raquídeo). (Fotos: Carezzano, F.).

La diversidad morfológica y funcional del sistema nervioso central es muy amplia, lo que dificulta establecer relaciones evolutivas morfológicas entre los diferentes tipos. Por esto, se aceptó durante mucho tiempo que este sistema había aparecido en forma independiente o sea, se creía que era homoplásico, pero desde hace unos años se discute la posibilidad de que el sistema nervioso central sea homólogo en todos los animales «bilaterales».

El sistema nervioso central de los vertebrados presenta el encéfalo y la médula espinal. El primero abarca el mielencéfalo, el cerebelo, la protuberancia, los tubérculos cuadrigéminos y el cerebro. Estas regiones se continúan y conectan entre sí y cada una es asiento de funciones particulares, aunque controladas por

otras. Dichas estructuras se hallan en todos los vertebrados, aunque no se desarrollan en el mismo grado (Figura 2).

En los insectos, en tanto, se observa la formación de una masa nerviosa dorsal, el cerebro, a la que sigue una cadena ganglionar ventral. El cerebro está constituido por tres partes, el protocerebro, el deutocerebro y el tritocerebro. El primero recibe aferencias de los ojos, el segundo de las antenas y del último parten nervios que llegan a la porción anterior del tubo digestivo (Figura 3).

La única similitud entre estos modelos parece ser la presencia de neuronas, porque tanto la disposición del tejido nervioso como la conformación estructural de los órganos que constituyen el sistema aparentan ser distintas. Por otro lado, algunos autores plantean que ciertos tejidos, aparentemente del mismo tipo, podrían ser generados por programas genéticos diferentes, por lo que no serían homólogos (Graham, 2010). Si esto ocurriera con las neuronas, no habría homología entre los dos modelos de sistema nervioso central.

Una de las diferencias más notorias entre los protostomados y los cordados en general y los vertebrados en particular es la disposición del sistema nervioso central (Figura 4). Los primeros en general, poseen la cuerda nerviosa en posición ventral respecto al tubo digestivo, mientras que en los vertebrados es dorsal. Por tanto, si el sistema nervioso central fuera homólogo, habría que explicar el porqué de esta diferencia. Por lo dicho, durante mucho tiempo se negó la posible homología del sistema nervioso central entre protostomados y deuterostomados, pero todo comenzó a cambiar hace unos años con el desarrollo de la genética molecular y la genética del desarrollo.

Las homologías genéticas y de desarrollo

El aspecto de un organismo y todas sus características heredables son producidos por la acción de los genes. Se han desarrollado técnicas que permiten conocer en qué etapa del desarrollo se expresa tal o cual gen, y si los genes que están activos son los mismos. El problema es que a veces existen genes que

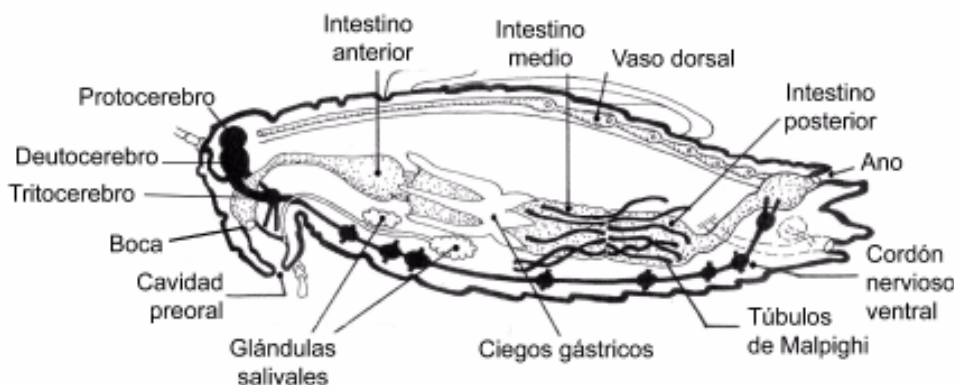
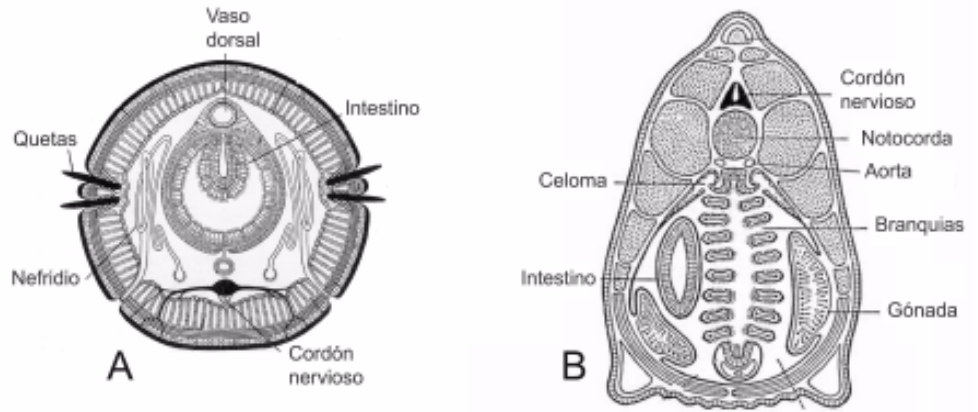


Figura 3. Esquema de insecto exhibiendo las relaciones topográficas del sistema nervioso central (modificado de Carranza y otros, 2011).

Figura 4. Esquema comparativo de la ubicación relativa del sistema nervioso central de un protostomado y de un cordado generalizado A, anélido; B, Anfibio (modificado de Carranza y otros, 2011).



fueron heredados en organismos distintos, en forma independiente y re-utilizados luego en forma similar (homología profunda). Estas técnicas moleculares y de desarrollo se han aplicado al estudio del sistema nervioso de insectos y mamíferos y, sorprendentemente, se encontró que dichos organismos comparten muchos genes (Arendt y otros, 2008). Nació así la discusión sobre si la similitud del sistema nervioso central de protostomados y deuterostomados es debida a homología, a homoplasia o quizás a homología profunda.

Algunos de los sistemas genéticos que se han estudiado son los que generan el plan corporal. Se halló que los genes que dirigen la regionalización dorso-ventral en los animales son los mismos en insectos y en vertebrados, aunque la expresión de estos genes está invertida. Es decir que los mismos genes que determinan que el sistema nervioso central sea dorsal en un vertebrado hacen que en un insecto sea ventral. Esto llevó a cuestionar, a algunos autores, si es una diferencia tan fundamental su posición relativa y plantear que se produjo una inversión topográfica del desarrollo de este sistema en los primeros vertebrados, siendo el patrón original el de los protostomados (Figura 5).

Éste y otros hallazgos similares sobre la expresión génica durante la formación del sistema nervioso central de los animales, llevaron a diferentes investigadores a plantear que su origen se produjo en Urbilateria, el que habría tenido un sistema nervioso relativamente

avanzado. Existe, sin embargo, un gran desacuerdo respecto a esta propuesta, ya que todo podría ser una cuestión de homoplasia (Moroz, 2009), o sea que se produjo un sistema nervioso central similar debido a exigencias ambientales semejantes, pero basados en genes diferentes. También, otra opción aunque no opuesta a la anterior, es la que afirma la ocurrencia de la homología profunda. Esto es, numerosos genes que ya estaban presentes en Urbilateria, habrían sido utilizados para otras funciones en aquel y en numerosos descendientes, pero luego, por evolución convergente, los diferentes animales re-utilizaron, independientemente, algunos de los mismos genes para conformar su sistema nervioso central. Esto podría haber ocurrido si por ejemplo los primeros protostomados y deuterostomados heredaron un sistema nervioso de tipo difuso, simple y superficial, no concentrado, y luego, en ambos linajes, se habría producido en forma independiente la centralización del sistema para constituir un sistema nervioso central.

En suma, aún persisten numerosos desacuerdos e hipótesis alternativas compitiendo para explicar la evolución del cuerpo animal, lo que, lejos de ser un problema, habla de la buena salud de la biología evolutiva y de la zoología, que se hallan en pleno cambio y progreso.

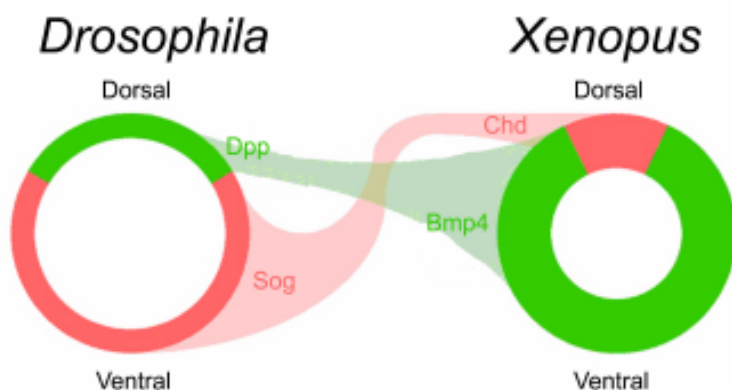


Figura 5. Patrón de expresión génica para la formación del patrón dorso-ventral del cuerpo. El color rosado y verde y las siglas corresponden a los lugares de expresión de genes idénticos (Dpp = Bmp4 y Sog = Chd) en insectos (Ej: *Drosophila*) y vertebrados (Ej: *Xenopus*), que regulan la diferenciación del sistema nervioso central, aunque su expresión se encuentra invertida en ambos (modificado de De Robertis y Kuroda, 2004).

Glosario

Cnidarios: grupo de organismos conformados por tejidos con simetría radial y estructura hueca, cuyas actividades son coordinadas por un sistema nervioso primitivo. Este grupo incluye hidras, medusas, anémonas y corales.

Deuterostomado: grupo de animales en los que la boca no deriva del blastoporo, sino que es una neoformación.

Eumetazoos: son animales que poseen tejidos, órganos y sistemas de órganos. Pueden ser asimétricos, simétricos radiales o simétricos bilaterales.

Filogenia: es el conjunto de relaciones evolutivas entre los organismos.

Homología: dos estructuras son homólogas si ellas son derivadas de la misma estructura en el último ancestro común.

Homología profunda u homocracia: dos estructuras son homocráticas si comparten la expresión de los mismos genes en la formación del patrón corporal.

Homoplasia: dos caracteres aparentemente iguales son homoplásicos si el último ancestro común a ambos animales no presentaba dicho carácter.

Protostomado: conjunto de animales en los que la boca se origina del blastoporo.

Urbilateria: animal del que se supone derivaron todos los animales bilaterales (estos últimos incluyen a todos los animales excepto esponjas y medusas).

Bibliografía

Arendt, D. y otros. 2008. The evolution of nervous system centralization. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol. 363, pp. 1523-1528. Disponible en <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/363/1496/1523>

Carranza, M. y otros. 2011. *Morfología de los Animales. Visión funcional y adaptativa.* Córdoba: Ed. SIMA. 421 p.

De Robertis, E. M. y Kuroda, H. 2004. Dorsal-ventral patterning and neural induction in *Xenopus embryos*. *Annual Review of Cell and Developmental Biology.* Vol. 20, pp. 285-308. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2280069/?tool=pubmed>

De Robertis, E. M. y Sasai, Y. 1996. A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria. *Nature.* Vol. 380, pp. 37-40. Disponible en http://teosinte.wisc.edu/gen677_pdfs/De_Robertis.pdf

Graham, A. 2010. Developmental homoplasy: convergence in cellular differentiation. *Journal of Anatomy.* Vol. 216, pp. 651-655. Disponible en <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-7580.2010.01232.x/abstract>

Hall, B. K. 2007. Homoplasy and homology: Dichotomy or continuum? *Journal of Human Evolution.* Vol. 52, pp. 473-479.

Jenner, R. A. 2006. *Metazoan phylogeny.* En: Kaas, J. (Ed). *Evolution of Nervous Systems.* London: Oxford University Press, p. 464.

Moroz, L. 2009. On the Independent Origins of Complex Brains and Neurons. *Brain, Behavior and Evolution.* Vol. 74, pp.177-190.

Nielsen, C. y Martinez P. 2003. Patterns of gene expression: homology or homocracy? *Dev. Genes Evol.* Vol. 213, pp.149-154.

Tel

Met

SECCIÓN TEORÍA

Si usted es investigador y desea difundir su trabajo en esta sección, contáctese con Alejandro Ferrari, responsable de la misma (aferrari@ffyb.uba.ar).