

Cerebros en miniatura

El modo en que las especies de menor tamaño resuelven el problema de alojar y mantener un cerebro voluminoso arroja nueva luz sobre la evolución del sistema nervioso

William G. Eberhard y William T. Wcislo

El nemátodo *Caenorhabditis elegans* posee un sistema nervioso que es una maravilla de la miniaturización. Su cuerpo, de 1 milímetro de longitud, alberga solo 302 neuronas. Pero esa red neuronal reducida ejecuta una gama amplia de comportamientos. (Imagen obtenida tras la tinción de las proteínas de tipo histona y las membranas celulares.)

UN HECHO BÁSICO EN EL MUNDO ANIMAL ES QUE el tamaño del cerebro depende en cierta medida del tamaño corporal. Una larga historia de estudios en vertebrados ha demostrado que la relación entre cerebro y masa corporal sigue una función potencial. Los individuos más pequeños poseen cerebros grandes con respecto al tamaño de su cuerpo. Esta relación de escala fue popularizada como «regla de Haller» por el biólogo evolutivo Bernhard Rensch en 1948, en honor a Albrecht von Haller, quien la describió hace unos 250 años. Muy poco se sabe sobre el tamaño relativo del cerebro en invertebrados tales como insectos, arañas y nemátodos, a pesar de que estos grupos figuran entre los más diversos y abundantes de la Tierra. Con todo, una serie de estudios recientes realizados en invertebrados confirma que la regla de Haller se cumple también en ellos, incluso se extiende a tamaños corporales mucho menores de lo que antes se pensaba.

EN SÍNTESIS

El tamaño del cerebro de una especie depende del tamaño de su cuerpo, una relación de escala que se ha comprobado desde hace tiempo en los animales vertebrados y se ha confirmado hace poco en los invertebrados.

Los animales más pequeños poseen cerebros grandes con respecto a su tamaño corporal, lo que les ha obligado a desarrollar una serie de adaptaciones anatómicas, fisiológicas y ecológicas para hacer frente a las restricciones que ello supone.

A pesar de esas limitaciones, los datos recientes ponen en entredicho la idea de que los animales más diminutos, con una masa cerebral muy reducida, poseen habilidades conductuales y capacidades mentales menos complejas que los animales de mayor tamaño.

Los animales más diminutos han logrado modificar sus patrones alométricos (como la relación entre el tamaño del cerebro y del cuerpo) con respecto a los de vertebrados y otros invertebrados. Las especies que siguen un determinado patrón pertenecen a un mismo grado, y los cambios de un grado a otro se conocen como desplazamientos de grado. El resultado es que diferentes grupos taxonómicos presentan distintas versiones, o variantes, de la regla de Haller.

Los mecanismos responsables de los desplazamientos de grado apenas se están comenzando a comprender. Pero esa combinación de generalidad y variabilidad en la regla de Haller parece poner en tela de juicio la supuesta uniformidad entre animales en el funcionamiento del sistema nervioso central. También ha permitido conocer los retos a los que se enfrentan los organismos diminutos. El tejido neural conlleva un elevado coste metabólico, mayor aún en los animales minúsculos porque poseen un cerebro proporcionalmente más grande. Los animales podrían recurrir a distintas soluciones para ahorrar costes, como adoptar un modo de vida o conducta menos exigentes. Sin embargo, los datos disponibles indican que al menos algunos animales de cuerpo pequeño exhiben los mismos comportamientos que sus parientes de gran tamaño.

Los biólogos han tendido a ignorar los límites mínimos de tamaño corporal y los procesos fisiológicos asociados a la evolución de una menor masa cerebral. En su lugar, se han centrado en el incremento del tamaño del cerebro y las posibles repercusiones en la inteligencia y otros procesos mentales [véase «Física de la inteligencia», por D. Fox; en INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, septiembre de 2011]. Además, casi todos los datos han sido obtenidos en adultos. Pero los problemas asociados a las demandas de un sistema nervioso voluminoso en un animal pequeño no se limitan a los taxones con adultos miniaturizados. Numerosas especies tienen fases juveniles extremadamente pequeñas que son de vida libre, cuyo crecimiento y supervivencia dependen de sus capacidades conductuales.

Los nuevos datos sobre la alometría del cerebro en invertebrados entrañan consecuencias importantes. Ponen en cuestión las hipótesis propuestas para explicar la regla de Haller, basadas en vertebrados, que invocan factores como la relación entre volumen y superficie, la longevidad y las tasas metabólicas. También ponen en duda la idea, de nuevo fundamentada en vertebrados, de que los animales con cerebros grandes, en términos relativos y absolutos, poseen habilidades conductuales y capacidades mentales más complejas. Por todo ello, consideramos oportuno explorar la organización del sistema nervioso central a escalas muy pequeñas, donde se halla sometido a unas limitaciones diferentes de las de los organismos de gran tamaño.

LOS PROBLEMAS DE LA MINIATURIZACIÓN

Al centrarse en el aumento del tamaño cerebral a lo largo de la evolución, los biólogos han tendido a pasar por alto un problema básico que se deriva de la regla de Haller: ¿dónde puede ubicarse un cerebro relativamente grande en un cuerpo reducido? En salamandras y peces, por ejemplo, el órgano se aloja en una cavidad formada por los huesos del cráneo. En formas miniaturizadas, algunos de esos huesos se han perdido o reducido, lo que ha permitido dar cabida a un cerebro más voluminoso. Los artrópodos poseen un esqueleto externo que puede deformarse para crear más espacio interno. Un juvenil de la araña tejedora *Anapisona simoni*, con una masa corporal de menos de 0,005 miligramos, a simple vista parece una mota de polvo. Casi el 80 por ciento de su cefalotórax está ocupado por el cerebro. Para

William G. Eberhard es profesor de biología en la Universidad de Costa Rica e investigador del Instituto Smithsonian de Investigación Tropical (STRI) en Panamá. Ha estudiado la biología de artrópodos tropicales durante más de 40 años.

William T. Wcislo es investigador del STRI y ha realizado estudios sobre insectos tropicales durante más de 25 años.

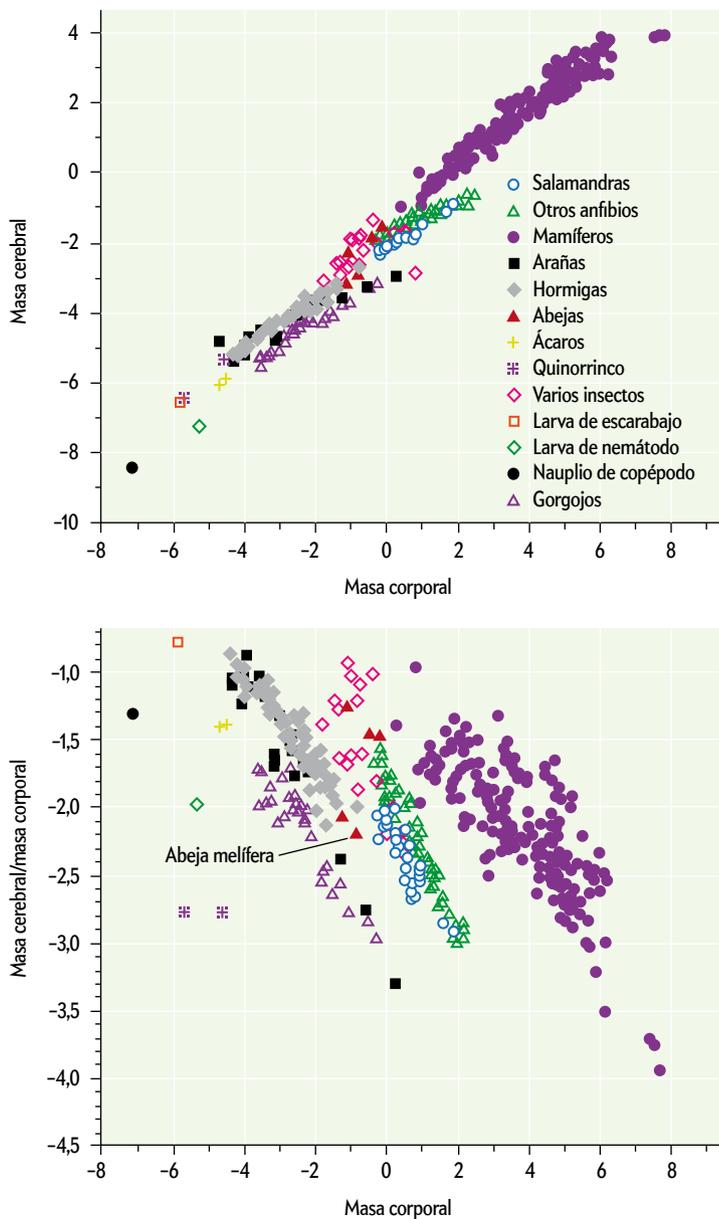


albergar ese enorme órgano, las arañas más pequeñas presentan un conspicuo saliente externo que aumenta el volumen interno del cefalotórax, donde se aloja el tejido cerebral. En algunas especies de arañas y ácaros, el cerebro ocupa tanto espacio que se desborda hacia las patas, lo que da un nuevo sentido a la expresión «pensar con los pies».

En general, no se han identificado las compensaciones anatómicas que resultan del desplazamiento de otros tejidos, ni tampoco se han determinado los costes. A veces, los cambios de diseño implican que algunas características deben ser sacrificadas con el fin de alojar un sistema nervioso central voluminoso, lo cual puede resultar importante a la hora de establecer los límites inferiores del tamaño corporal en un taxón. Un diminuto escarabajo encapuchado (*Sericoderus*, de la familia Corylophidae), por ejemplo, posee menos músculos en la cabeza y en el tórax que sus parientes de mayores dimensiones. El cerebro agrandado del juvenil de la araña saltadora *Phidippus clarus* se mantiene a costa de reducir el espacio de los divertículos del sistema digestivo.

Otra estrategia para resolver las restricciones de espacio consistiría en reducir el tamaño de las neuronas, con lo que disminuiría el tamaño del cerebro a la vez que se mantendría el número de neuronas y el grado de conectividad entre ellas. No obstante, los escasos datos disponibles sugieren que tales ajustes son incompletos y que, dentro de un taxón, los animales más pequeños suelen presentar un menor número de neuronas. Las neuronas pueden contraerse, pero solo hasta cierto punto. El premio Nobel de física Richard Feynman debatió sobre las limitaciones relacionadas con el almacenamiento y recuperación de información a escalas muy pequeñas; llegó a la conclusión de que «hay mucho sitio al fondo» cuando se construyen sistemas artificiales de procesamiento de la información a nivel de nanoescala. En biología, sin embargo, el «fondo» de los sistemas de procesamiento de la información basados en neuronas tiene un tamaño que solo serviría como punto de partida a Feynman. Existe un límite físico teórico para el diámetro funcional de un axón (unas 0,1 micras). Por debajo de ese valor, ya no puede transmitir información de manera fiable porque la señal es enmascarada por el ruido producido por la despolarización espontánea de las membranas. Además, el tamaño mínimo del cuerpo celular de una neurona está restringido por el tamaño de su núcleo, y este a su vez, por el del genoma de la especie.

El núcleo constituye hasta un 80 o 90 por ciento del volumen del soma celular de las neuronas en los insectos diminutos. Una estrategia de miniaturización consistiría en suprimir cromosomas, empaquetar aún más la cromatina o eliminar el núcleo, lo que daría lugar a neuronas más pequeñas. Dichas modificaciones se han descrito en vertebrados, pero no se conocían en in-



vertebrados hasta hace poco. Alexy Polilov, de la Universidad Lomonosov de Moscú, ha demostrado que la mayoría de las neuronas de las diminutas avispas parásitas *Megaphragma* sp. (Trichogrammatidae), con tamaños corporales de entre 170 y 200 micras, carecen de núcleo. El sistema nervioso central de la pupa posee unos 7400 núcleos, pero casi al final de su desarrollo, gran parte de los somas neuronales se rompen, o lisan, y pierden el núcleo. Así, el sistema nervioso del adulto presenta unas 7000 células sin núcleo y entre 339 y 372 células con núcleo, de las cuales solo entre 179 y 253 se ubican en el cerebro.

Algunos cambios volumétricos en el sistema nervioso se asocian también a procesos de lisis. El volumen del cerebro de la pupa, de unas 93.600 micras cúbicas, disminuye hasta 52.200 micras en el adulto. Además, la cutícula de la parte posterior de la cabeza, el área occipital, presenta numerosos pliegues, con lo que se reduce el tamaño de la cápsula cefálica en esa área. Cabe destacar que el sistema nervioso central de *Megaphragma mymaripenne* cuenta con muchas menos neuronas que otros insectos voladores, como las moscas domésticas, con 340.000 neu-

Los animales más pequeños poseen cerebros grandes con respecto al tamaño del cuerpo. Entre ambos tamaños se establece una relación de escala conocida como regla de Haller, comprobada desde hace tiempo entre vertebrados y recién confirmada en invertebrados. En las gráficas se muestran las comparaciones más completas de que se dispone entre ambos parámetros en animales con un rango de tamaños que abarcan 15 órdenes de magnitud. Se representa la relación entre la masa cerebral y la masa corporal en los distintos grupos (*arriba*), y la relación entre la fracción de la masa corporal total que se dedica al cerebro y la masa corporal (*abajo*). En este último caso se observa la magnitud de los desplazamientos de grado entre taxones. (Valores expresados en escala logarítmica.)

ronas. A pesar de las modificaciones extremas del sistema nervioso, las avispas *Megaphragma* exhiben comportamientos complejos, como la cópula, el vuelo y la búsqueda y reconocimiento de hospedadores, aunque estos no se han estudiado con detalle. No se conocen los mecanismos compensatorios que permiten esas conductas con un número tan bajo de neuronas, la mayoría de ellas anucleadas.

EL PRECIO DE MANTENER EL CEREBRO

Desde un punto de vista energético, el cerebro cuesta más de mantener que la mayoría de los otros tejidos. Los humanos, por ejemplo, poseemos un cerebro que representa poco más del 2 por ciento de nuestra biomasa, pero consume más del 15 por ciento de nuestra energía metabólica basal. Además, para realizar una misma operación, un cerebro reducido exhibe una densidad de procesamiento de información superior a la de un cerebro grande, con lo que el proceso resulta más costoso en términos unitarios. Esas diferencias implican que la selección natural a favor de la eficiencia energética actúa con mayor fuerza sobre las especies pequeñas que sobre las grandes. También plantean la cuestión de cómo pagan ese elevado coste energético los animales diminutos.

Con respecto al procesamiento de la información, los animales pueden adoptar varias estrategias para reducir los costes. Una, la de limitar el tamaño, significa reducir los tipos de conductas y, por consiguiente, la cantidad de tejido neural necesario para sostenerlas. Otra opción consiste en poseer un cerebro enorme, lo cual implica mantener distintos comportamientos y asumir los altos costes metabólicos de un sistema nervioso central agrandado. Por último, se podría optar por una economía en el diseño, basada en modificar las propiedades de las neuronas y de las redes neuronales con el fin de ampliar los comportamientos por unidad de tejido nervioso. Esta última opción permitiría a los animales pequeños exhibir conductas equiparables a las de los grandes sin tener que invertir en sistemas nerviosos enormes.

Hay varias formas en que los animales adoptan una economía en el diseño y reducen la energía destinada al cerebro. Todos cuentan con receptores sensoriales que se ajustan a estímulos específicos con el fin de mejorar la eficiencia. También existen filtros que se sirven de las propiedades mecánicas de sensores y estímulos para reducir los gastos de procesamiento

en el receptor y a niveles superiores del sistema nervioso central. Numerosos insectos, por ejemplo, son muy sensibles a la luz polarizada, un rasgo asociado con la alineación de las moléculas de rodopsina en las microvellosidades de las membranas de los fotorreceptores. Existen otras posibilidades para reducir los costes del sistema nervioso central, como la transmisión analógica y la gradación de las despolarizaciones, que funcionan a distancias pequeñas y con mayor eficiencia energética que los potenciales de acción utilizados por muchos animales para la comunicación entre neuronas. Otra estrategia consiste en emplear las mismas neuronas para múltiples tareas, tanto en funciones sensoriales como motoras, algo habitual en los nemátodos. La neuromodulación resulta frecuente en los animales pequeños. En ella se modifican los efectos de un circuito neuronal al exponerlo a ambientes químicos diferentes, lo que da lugar a comportamientos distintos. Los nemátodos utilizan placas musculares que permiten que un único proceso sináptico estimule varios músculos. Cabe mencionar aún otras estrategias: el control indirecto de los cilios a través de los músculos; la reducción del número relativo de interneuronas, que transmiten señales de una neurona a otra, en oposición a las neuronas motoras y sensoriales, y la reorganización espacial de las neuronas y de las conexiones con el fin de minimizar la longitud total de axones y dendritas. Esta última táctica puede compararse con la que realiza un arquitecto cuando reduce al mínimo la longitud de los cables necesarios para proporcionar electricidad a un edificio. El sistema nervioso del nemátodo *Caenorhabditis elegans* se considera un diseño óptimo, desde este punto de vista de ahorro en hilos conductores. También la tendencia hacia la fusión de los diferentes ganglios del sistema nervioso central de los insectos más diminutos guarda relación con esa eficiencia. Se desconoce la frecuencia de los rasgos de ese diseño en los animales grandes en comparación con los pequeños.

Otras singularidades de los sistemas nerviosos reducidos atañen a las propias neuronas. Al menos en algunos grupos, las dendritas de las células más pequeñas son a su vez más pequeñas y al parecer más simples. Hace casi un siglo, el neuroanatomista Santiago Ramón y Cajal protagonizó una serie de estudios pioneros —y muy bellos— sobre el sistema nervioso de los insectos. Observó que las neuronas de los insectos eran más complejas que las de los vertebrados. Le gustaba referirse a la neuroanatomía de un insecto como un «finísimo reloj de bolsillo», en contraposición al «viejo reloj de pie del abuelo», correspondiente a un vertebrado. La importancia funcional de esas diferencias neuroanatómicas no se conoce en profundidad, pero creemos que constituyen puntos de partida prometedores para futuras investigaciones.

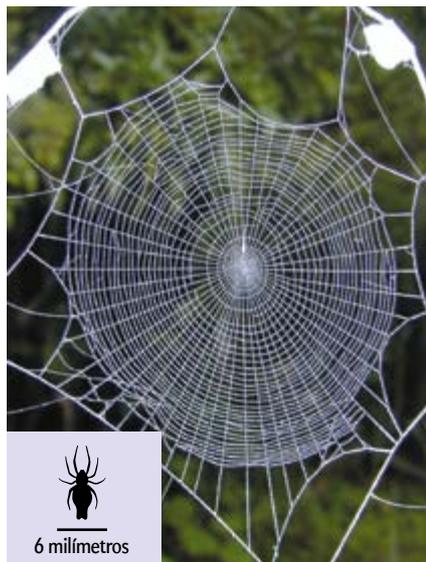
La economía en el diseño también podría darse a nivel de comportamiento, pero ese aspecto ha sido aún menos estudiado. Los ingenieros en robótica incorporan rasgos de diseño conductuales para reducir al mínimo los estímulos que generan información sobre el mundo exterior, con el fin de obtener la respuesta deseada. Una jerarquía rígida de subrutinas conductuales sencillas facilita-

ría un comportamiento concreto, si estas se ordenan secuencialmente para maximizar la acción motora deseada por bit de estímulo sensorial. Por ejemplo, atrapar un objeto que se va posicionando al azar es una tarea difícil que requiere una serie de transformaciones de estímulos visuales en acciones motoras. En un robot esa tarea se vuelve más fácil si ejecuta una subrutina para girarse y encarar el objeto, lo que desencadena una segunda subrutina para desplazarse a una distancia determinada del mismo. Atrapar el objeto desde una distancia y una dirección dadas simplifica la tarea. Por lo que sabemos, la posibilidad de que los animales pequeños tiendan a utilizar esos diseños de comportamiento no se ha explorado nunca.

EL DESPLAZAMIENTO DE GRADO

Los desplazamientos de grado corresponden a un aumento o disminución en los coeficientes y potencias de las relaciones de escala entre el tamaño del cerebro y el del cuerpo en diferentes taxones. Se conoce poco sobre las transiciones evolutivas entre grados. Sin embargo, resultan cruciales para comprender cómo funcionan los sistemas nerviosos y cómo ha evolucionado la amplia gama de tamaños corporales en los animales. La mayor parte de las discusiones previas sobre ese tema han hecho hincapié en las transiciones evolutivas hacia un cuerpo más grande y hacia formas muy encefalizadas, tal vez debido a la posibilidad fascinante de que ello conllevara una mayor inteligencia. Los nuevos datos obtenidos en invertebrados resaltan los cambios evolutivos en la dirección opuesta —hacia la miniaturización— y los problemas de diseño del sistema nervioso en un cuerpo diminuto. Un desplazamiento de grado pudo haber facilitado la evolución de los tamaños corporales pequeños, más que si los animales hubiesen mantenido una relación cuerpo-cerebro de grados anteriores. Por ejemplo, si un animal que pesa 1 miligramo siguiese la regla de escala de las salamandras, tendría un cerebro que representaría un 20 por ciento de su cuerpo, una proporción exagerada para cualquier animal. Los desplazamientos de grado sugieren que los taxones de reducidas dimensiones, como las hormigas, han resuelto problemas de escalado que parecerían insuperables para animales más voluminosos, aunque se desconoce cómo y por qué lo han hecho.

Los cambios de diseño que se asocian a la mayoría de los desplazamientos de grado aún están por estudiar, pero tal vez




6 milímetros




6 milímetros

Estas telas fueron construidas por dos arañas tejedoras, *Allocyclosa* (izquierda) y *Anapisona* (arriba), con distintos tamaños corporales. Las mediciones realizadas en las telas demuestran que las arañas muy pequeñas, con cerebros minúsculos, construyen las telas con una precisión similar a la de las arañas grandes.

guarden relación con la evolución de nuevos mecanismos de diseño neural. Ello puede ilustrarse si se comparan dos grupos muy diferentes, los nemátodos, con una mísera dotación neuronal, y los vertebrados, con una dotación exagerada. El sistema nervioso del nemátodo *C. elegans* tiene solo 302 neuronas; otros nemátodos y pequeños invertebrados poseen aún menos. Cada neurona de *C. elegans* presenta solo unas 25 sinapsis, y las células están conectadas de forma uniforme y simple.

El contraste entre el cerebro de un nemátodo y el de un humano difícilmente puede ser mayor. Nuestro cerebro presenta una cifra astronómica de neuronas (unos 85.000 millones), un número enorme de sinapsis por neurona (por ejemplo, unas 10.000 por cada célula piramidal de la corteza) y niveles de conectividad muy altos. Solo en la corteza humana existen unos $10^{1.000.000}$ circuitos posibles, lo que llevó al premio nóbel Gerald Edelman a describir el cerebro humano como «la selva en la cabeza». El funcionamiento de nuestro cerebro depende más de las poblaciones de neuronas (de los patrones de actividad de grupos de neuronas interconectadas de forma recurrente) que de la actividad de las células individuales. La actividad por separado de una neurona no es ni coherente ni útil en el tratamiento de la información, mientras que de diferentes subconjuntos de la población neuronal pueden surgir distintos patrones de actividad neuronal [véase «El lenguaje del cerebro», por T. Sejnowski y T. Delbruck, en este mismo número]. Una disfunción en una neurona, por tanto, puede resultar intrascendente para un vertebrado, pero catastrófica para un nemátodo. La pérdida de cierta neurona en *C. elegans*, por ejemplo, reduce a cero su eficacia biológica, ya que incapacita la puesta de huevos en las hembras.

La observación de los circuitos de un chip de ordenador y de las fibras del cordón nervioso ventral de un nemátodo, con un número fijo de neuronas conectadas de manera invariable, nos hace percatar de su asombrosa semejanza. Esa estructura contrasta con el sistema nervioso de un vertebrado, que posee un diseño diametralmente opuesto al de un ordenador. Los procesos de desarrollo de ambos sistemas también son muy diferentes. El de los vertebrados se caracteriza por una producción excesiva de neuronas en etapas jóvenes, seguida de una eliminación selectiva de neuronas y sinapsis. El grado de destrucción de neuronas durante el desarrollo varía entre especies y dentro de cada una de ellas. Así, el porcentaje de células ganglionares de la retina eliminadas es del 80 por ciento en los gatos, entre el 60 y 70 por ciento en las ratas, ratones, macacos rhesus y humanos, y el 40 por ciento en aves y anfibios. En cambio, tal destrucción es casi inexistente en los nemátodos: en *C. elegans*, se descartan ocho neuronas, siempre las mismas, de un total de 310, es decir, un 2,6 por ciento. De modo simi-

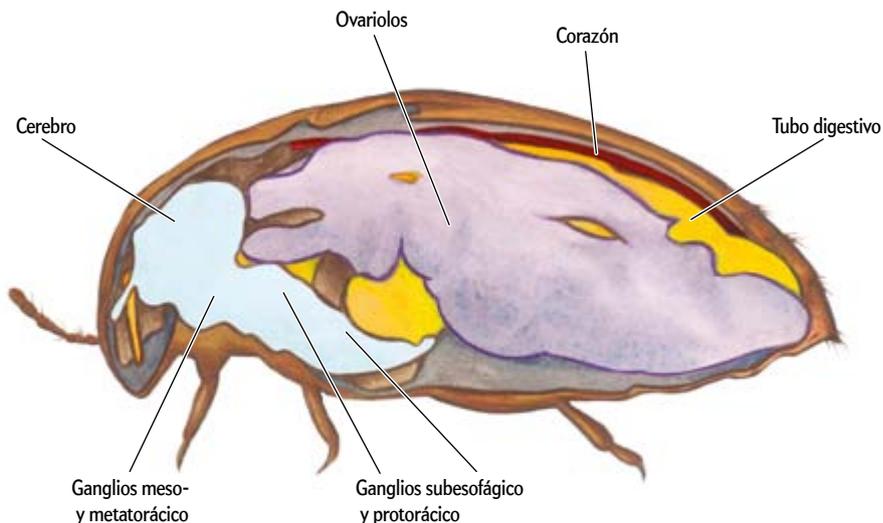
Para acomodar un sistema nervioso central grande en un cuerpo pequeño, los invertebrados deben realizar compensaciones anatómicas. En el adulto del escarabajo encapuchado (*Sericoderus lateralis*), el cerebro se ha trasladado casi en su totalidad de la cabeza al protórax, desplazando otras estructuras.

lar, el segundo estadio juvenil y el adulto de la araña tejedora *Argiope aurantia* cuentan casi con el mismo número de neuronas, a pesar del volumen 24 veces superior del adulto. Tales contrastes hacen pensar que el funcionamiento del sistema nervioso varía mucho entre los distintos grupos del reino animal, en oposición a la homogeneidad que hallamos en la bioquímica, la genética molecular y el desarrollo molecular. El diseño tan austero de los nemátodos representaría una adaptación que permitió la evolución de un tamaño corporal miniaturizado.

GRADOS Y COMPORTAMIENTO

La suposición común derivada de los vertebrados —que los animales de grados inferiores poseen menos capacidades conductuales— no está bien respaldada por los hechos. En los adultos de las arañas tejedoras, cuya masa corporal puede variar hasta un factor de 400.000, no existen datos que demuestren un rendimiento inferior en cuanto a la construcción de la tela. Igual sucede si se comparan abejas de la miel y salamandras. Las salamandras más pequeñas y las abejas tienen aproximadamente el mismo tamaño corporal, pero las abejas se sitúan en un patrón alométrico inferior al de las salamandras. Sin embargo, una abeja es capaz de proezas tales como orientarse utilizando puntos de referencia físicos y la luz polarizada del sol; aprender pautas complejas que implican diferentes modalidades sensoriales o conceptos generales (como diferente/similar o encima/debajo), y usar un lenguaje para comunicar a sus compañeras de colmena dónde encontrar comida. Sería difícil defender el argumento de que el comportamiento de una abeja es inferior al de una pequeña salamandra.

Incluso los nemátodos, de neuroanatomía simple, muestran conductas no muy diferentes a las de numerosos animales con muchas más neuronas. *C. elegans* detecta y responde a diversos estímulos, como el contacto físico con objetos, y percibe diversas sustancias, concentraciones de oxígeno, osmolaridad, pH, temperatura, luz y feromonas. Esos estímulos se utilizan para coordinar respuestas motoras y para evaluar condiciones tales como la densidad y el sexo de congéneres. Las respuestas motoras consisten en diferentes movimientos para nadar y arrastrarse sobre una superficie, para invertir esos movimientos o para alterarlos a intervalos fijos de tiempo. Esos animales se orientan y se acercan o alejan de ciertos estímulos; forrajeo, engullen la comida, realizan movimientos de deglución y defecan; buscan pareja, copulan y ponen huevos. Además, los



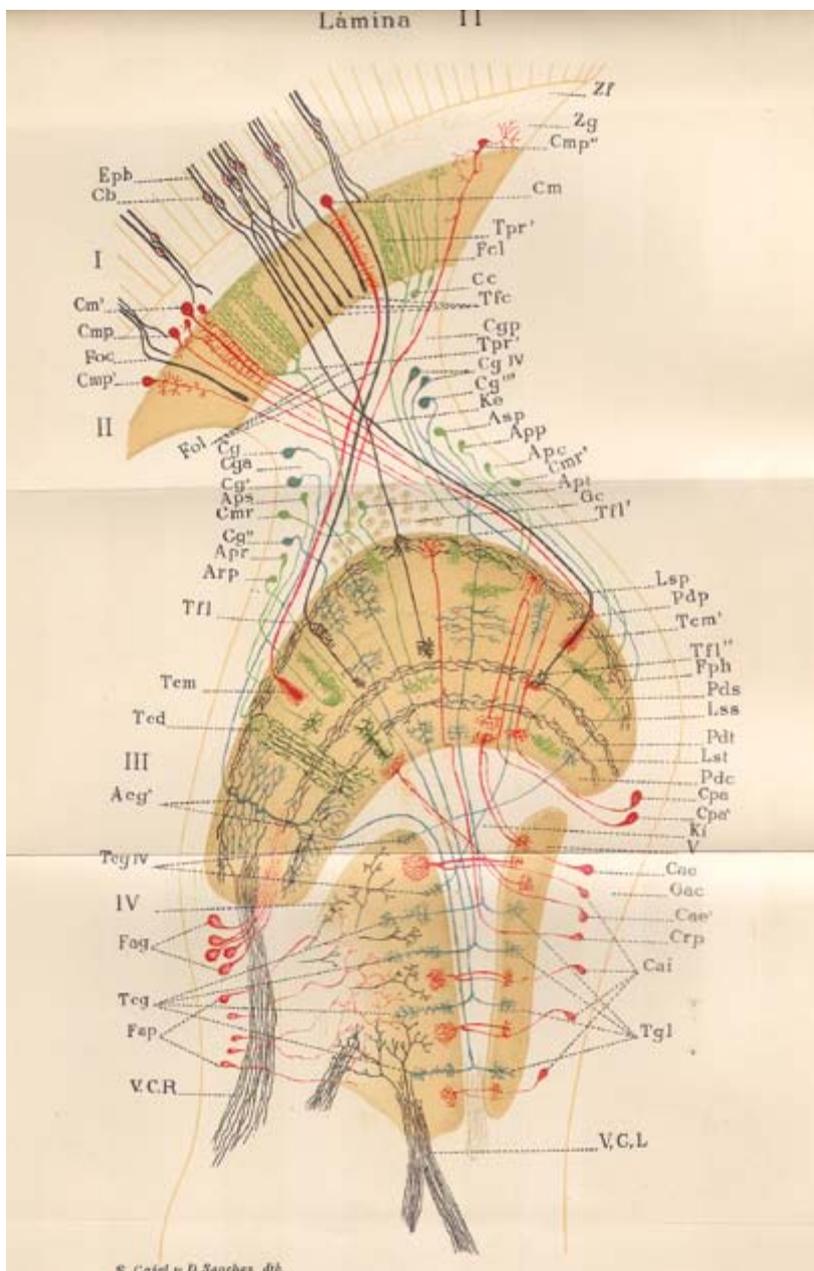
ADAPTADO DE «MINIATURIZATION EFFECTS IN LARVAE AND ADULTS OF MIKADO SP., ONE OF THE SMALLEST FREE-LIVING INSECTS», POR ALEXEY POLUYO Y ROLF BEUTEL EN ARTHROPOD STRUCTURE AND DEVELOPMENT, VOL. 38, PÁGS. 247-270, 2010; EMMA SKURNICK (ILUSTRACIÓN)/AMERICAN SCIENTIST MAGAZINE

membrados aprenden a modificar una serie de comportamientos motores a partir de la experiencia.

¿CÓMO VALORAR EL COMPORTAMIENTO?

La idea de que los desplazamientos de grado se asocian a diferencias en la capacidad conductual entre especies se basa en la suposición de que el tamaño cerebral y la capacidad conductual se hallan correlacionados. Los estudios comparativos han resultado a menudo confusos debido al uso de parámetros de comportamiento imprecisos y difíciles de definir, como la inteligencia. Entretanto, una pregunta importante sigue sin respuesta: ¿cómo podemos cuantificar y comparar el comportamiento en diferentes taxones? El volumen del repertorio de conductas de un animal se ha utilizado a veces como medida cuantitativa de la complejidad de su comportamiento. Sin embargo, esa idea intuitivamente atractiva adolece de varios inconvenientes. En un estudio realizado con hormigas, Blaine Cole, actualmente en la Universidad de Houston, destacó algunos de ellos. El parámetro se basa en decisiones subjetivas para distinguir entre comportamientos y presenta un problema habitual en los sistemas artificiales de clasificación. Los observadores con un talante «fragmentador» reconocerán un mayor número de comportamientos que los «aglutinadores». Además, las comparaciones de repertorio se basan en varias suposiciones no verificadas: que cada comportamiento es igualmente exigente en términos de procesamiento neural; que las conductas que se denominan del mismo modo en diferentes especies son igualmente exigentes, y que los comportamientos raros, que suelen pasar más inadvertidos al observador, no influyen en la evolución del cerebro. Asimismo, se supone que la velocidad y la precisión con la que se realiza una conducta dada son las mismas en distintas especies, y que las influencias ambientales que modulan el comportamiento resultan mínimas. También se realiza el improbable supuesto de que las colonias de laboratorio revelan la totalidad de las conductas importantes.

Esos problemas han llevado a algunos investigadores a adoptar otros parámetros, tales como la frecuencia de errores en la toma de decisiones, o el grado de precisión al ajustar el comportamiento a otras variables. Esos rasgos pueden compararse de forma más uniforme entre diversas especies. Se ha planteado la hipótesis de que la precisión del comportamiento (la capacidad de repetir un comportamiento de modo exacto e invariable) está menos desarrollada en animales de cerebro pequeño. Estos pueden cometer errores o imprecisiones de varias maneras. Por un lado, al poseer menos receptores sensoriales, reciben menos estímulos y, por tanto, disponen de una información del entorno



El neuroanatomista Santiago Ramón y Cajal, galardonado con el premio Nobel, produjo estudios pioneros, muy bellos, sobre el sistema nervioso de los insectos. En este elegante esquema de 1915 se ilustra la compleja anatomía de las neuronas en la retina y el lóbulo óptico de la abeja.

menos fiable. Además, realizan un procesamiento menos exhaustivo de los estímulos, ya que cuentan con un reducido número de interneuronas o dendritas. Las respuestas motoras o de coordinación entre los diferentes apéndices pueden verse afectadas por la escasa retroalimentación de los propioceptores (los sensores de los estímulos del interior del cuerpo) o por el aumento de ruido de fondo del sistema nervioso.

Los datos disponibles sobre las más diminutas arañas tejedoras no indican limitaciones conductuales y no confirman la hipótesis de la limitación del tamaño. Esos animales exhiben modificaciones morfológicas para albergar un cerebro agrandado, lo que indica que han desarrollado estrategias concordantes

tes con la opción de poseer un tamaño cerebral enorme, según se ha descrito antes. Sin embargo, desconocemos el alcance de esta observación debido a la falta de datos comparativos. Tampoco se han comparado a fondo otras conductas en arañas y otros pequeños animales. Un rasgo que podría estudiarse en diferentes especies y del que podrían obtenerse resultados relevantes es la capacidad para aprender y recordar distintos tipos de experiencias.

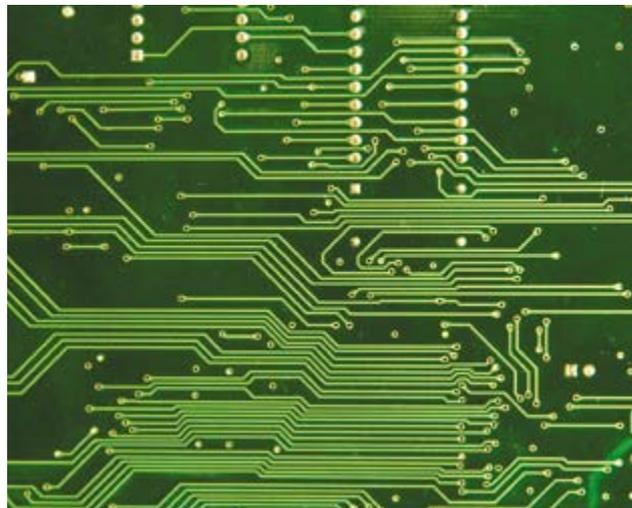
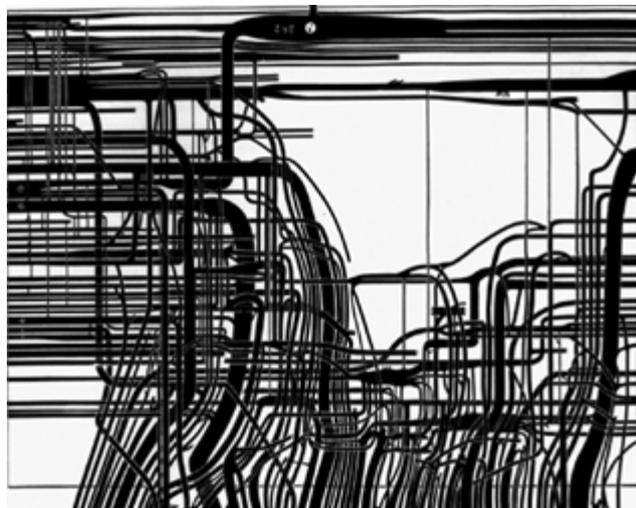
Por último, el uso de parámetros demasiado genéricos, como el tamaño total del cerebro, en lugar de medir las regiones directamente implicadas en las conductas, puede hacer confusas las comparaciones entre especies. Los murciélagos, por ejemplo, dependen del sentido del oído mucho más que nosotros. Debido a las diferencias de tamaño corporal, nuestra región auditiva en la zona subcortical del cerebro es mayor que la de estos quirópteros, lo que demuestra que el tamaño total no es informativo. Sin embargo, el tamaño relativo revela que la región auditiva del murciélago representa el 1,6 por ciento de su volumen cerebral, en comparación con el 0,015 por ciento en la especie humana. El problema de asociar comportamientos con regiones específicas del cerebro se ve agravado por las diferencias culturales entre las disciplinas científicas. Las investigaciones sobre el comportamiento suelen adoptar una estrategia comparativa y se basan en datos de diferentes especies. En cambio, los estudios neurobiológicos a menudo se centran en un escaso número de organismos modelo examinados en el laboratorio, donde expresan una gama de comportamientos más reducida que en la naturaleza. De hecho, un estudio reciente demostró que, a juzgar por el número de publicaciones, el 75 por ciento de los esfuerzos de los neurocientíficos se habían concentrado tan solo en tres especies: el ratón, la rata y la especie humana. Si se tiene en cuenta la estimación reciente de que existen 7,7 millones de especies animales en el mundo, se hace patente que esos modelos representan el $3,9 \times 10^{-5}$ por ciento de la biodiversidad animal.

CONSECUENCIAS RELEVANTES

Los problemas asociados a la miniaturización son más generales de lo que en principio pudiera parecer. Además de las múlti-

ples especies con adultos en miniatura, muchas presentan adultos de tamaño moderado pero con estadios juveniles de vida libre muy pequeños. Los problemas ecológicos relacionados con la obtención y consumo de energía en los individuos jóvenes seguramente difieren de los que tienen los adultos. Debido a los mayores costes metabólicos, los animales más pequeños viven sin duda con unas limitaciones energéticas muy estrictas, sin gran capacidad para amortiguar episodios de escasez de alimentos. Ese hecho podría tener importantes repercusiones biológicas, como una reducción de la distribución geográfica del animal o de su supervivencia en períodos de escasez de alimentos u otros tipos de estrés, con lo que podrían favorecerse estrategias ecológicas alternativas. Las avispas parásitas (Hymenoptera), que utilizan huevos de insectos como huéspedes, son uno de los insectos adultos más pequeños que se conocen, tal vez porque sus larvas eclosionan en un entorno hospedador que contiene todos los nutrientes necesarios, lo que permite reducir al máximo el tamaño de los huevos y las reservas energéticas.

Los estadios juveniles de las especies representarían la vanguardia de las innovaciones evolutivas para resolver problemas fisiológicos asociados a la reducción del tamaño corporal de un linaje. ¿Guardan relación los desplazamientos de grado con las innovaciones que aumentan la eficiencia energética en el sistema nervioso central? Por ejemplo, los gorgojos exhiben un patrón alométrico entre cerebro y cuerpo de bajo grado, en comparación con muchos otros insectos. ¿Hay diseños que hacen que el sistema nervioso resulte más eficiente a la hora de generar capacidades conductuales? ¿Se asocia esa eficiencia al éxito evolutivo y ecológico de los gorgojos, uno de los taxones más diversos que existen en el mundo animal? Se desconocen las respuestas a esas preguntas, en parte porque rara vez han sido formuladas. Coincidimos con el biólogo John Bonner, de la Universidad de Princeton, quien subraya en su reciente libro que «el tamaño sí importa» en ecología y evolución. La comprensión de la evolución de la forma y la función del cerebro requiere datos exhaustivos sobre neuroanatomía, neurofisiología, comportamiento y ecología obtenidos en una gran variedad de especies, no solo en algunos animales modelo. Los es-



El diagrama de las conexiones de 70 de las 134 fibras cerca del cordón nervioso ventral del nemátodo *Ascaris megalocephala* (izquierda) se asemeja a la arquitectura de un moderno chip de ordenador (derecha), con un número fijo de elementos y conexiones invariables entre ellos, a diferencia de lo que sucede en el cerebro humano, donde el número de neuronas y la conectividad entre ellas varía de forma drástica.



KIM TAYLOR, WARREN PHOTOGRAPHIC LTD./AMERICAN SCIENTIST MAGAZINE

tudios acerca del sistema nervioso y el comportamiento de especies muy pequeñas tienden a revelar fenómenos que no se observan en las más grandes, examinadas con mayor frecuencia. Las investigaciones neuroetológicas en los taxones con animales diminutos nos reservan tremendas oportunidades, así como la síntesis de datos e ideas de campos tan dispares como la alometría cerebral, el comportamiento animal, la ecología, la neurobiología, la zoología clásica de invertebrados y la biología molecular y del desarrollo. El conocimiento de los patrones y los procesos implicados en la miniaturización del cuerpo y del cerebro podría también arrojar luz sobre aquellos asociados al aumento de tamaño, lo que puede ayudarnos a comprender mejor las cruciales transiciones entre grados evolutivos.

No podemos concluir este análisis sin tener en cuenta un último aspecto. Hemos examinado varias consecuencias de la regla de Haller, pero no hemos dado ninguna explicación sobre por qué debería cumplirse. ¿A que se debe que organismos tan diversos como las distintas castas de hormigas que viven en un

Las abejas, con un cerebro que alberga unas 850.000 neuronas, exhiben comportamientos complejos, equiparables o superiores a los de numerosos vertebrados. Mediante una danza en forma de ocho, utilizando el ángulo entre el tramo recto de la danza y la dirección de la gravedad, una abeja informa a sus compañeras sobre la ubicación de los alimentos en relación a la posición del sol, así como la distancia de estos respecto a la colmena.

nido, los primates, las salamandras o los escarabajos posean un cerebro grande en relación a su reducido tamaño corporal? Los nuevos datos sobre invertebrados ayudan a descartar algunas interpretaciones antiguas que solo resultaban válidas para determinados grupos de vertebrados. Pero carecemos de una explicación general alternativa. En biología no es habitual que una tendencia universal como la regla de Haller presente una serie tan depauperada de hipótesis para explicarla. A menudo, el problema reside en un exceso de ideas contrapuestas que deben ser demostradas. Entender por qué la regla de Haller se cumple de modo tan uniforme puede contribuir a responder preguntas clave acerca de la evolución del sistema nervioso central y la existencia de los diferentes desplazamientos de grado.

© American Scientist Magazine

PARA SABER MÁS

- Miniaturization of body size: Organismal consequences and evolutionary significance. J. Hanken y D. B. Wake en *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 24, págs. 501-519, 1993.
- Why size matters. J. Bonner. Princeton University Press, Princeton, N.J., 2006.
- Miniaturization effects in larvae and adults of *Mikado* sp. (Coleoptera: Ptiliidae), one of the smallest free-living insects. A. A. Polilov y R. G. Beutel en *Arthropod Structure and Development*, vol. 38, págs. 247-270, 2009.
- Are smaller animals behaviorally limited? Lack of clear constraints in miniature spiders. W. G. Eberhard en *Animal Behaviour*, vol. 81, págs. 813-823, 2011.
- The allometry of CNS size and consequences of miniaturization in orb-weaving spiders. R. Quesada, E. Triana, G. Vargas, M. Seid, J. Douglass, W. G. Eberhard y W. T. Wcislo en *Arthropod Structure & Development*, vol. 40, págs. 521-529, 2011.

¿Buscas empleo
en el sector de
la ciencia y la
tecnología?

naturejobs

La mayor bolsa de empleo
científico del mundo
ahora también en

investigacionyciencia.es

nature publishing group 

