



Electroencefalograma y cerebro en reptiles

M. Crocco

Fragmentos
de la Sección 6 del Cap. 2,
"Perspectiva de conjunto y recientes desarrollos en herpetología",
en Juan Carlos Troiano y Mario Crocco, coordinadores,
*Biomedicina de reptiles: síntesis bio-sanitaria de su cuidado, manejo, conservación
y enfermedades*, en preparación.

Correspondencia / Contact: *Postmaster [-at-] neurobiol.cyt.edu.ar*

Electroneurobiología vol. 13 (3), pp. 267-282, 2005; **URL**
http://electroneubio.secyt.gov.ar/EEG_reptil.htm

Copyright © 2005 del autor / by the author. Esta es una investigación de acceso público; la copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación actual incluyendo la URL original (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribution of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with this article's full citation and original URL (above).

Introducción, por Mariela Szirko: El electroencefalograma de los reptiles invierte una relación básica en el electroencefalograma de los mamíferos: con frecuencia el de los reptiles pasa a presentar sincronías cuando están despiertos y a desincronizarse cuando están dormidos, mientras que en mamíferos es al revés. Así, pues, esta sincronización del electroencefalograma reptil no concurre con la desconexión sensitiva del entorno, funcionalmente equivalente a desaferentización cortical, que encontramos en el sueño mamífero. Además, el electroencefalograma reptiliano es pródigo en otros rasgos que entre los animales dotados de palio cerebral son peculiares, como su continuidad en el enfriamiento. Tales observaciones de electroencefalografía comparada conmueven difundidas nociones referidas al sentido funcional de los cambios observados en el electroencefalograma humano. Para contextualizar estos señalamientos, aquí se reproducen también algunos párrafos previos y subsiguientes referidos al cerebro reptil y su conducta. Este breve fragmento (sólo texto, sin figuras) del citado libro en preparación se anticipa en la forma de un artículo de *Electroneurobiología* debido a la escasez y la necesidad de sinopsis sobre el tema, al par que brinda un anticipo del libro en preparación.

Sumario: **Capítulo 2, Sección 6: el órgano cerebral**

- 6.1 Elementos conservados
- 6.2 El cerebro reptil puede regenerarse
- 6.3 El cerebro reptil continúa reproduciendo y añadiendo neuronas toda la vida
- 6.4 La migración de las nuevas neuronas en adultos es dirigida por medios empleados en el embrión
- 6.5 El cerebro reptil se defiende singularmente de la anoxia
- 6.6 Particularidades anatómicas del cerebro reptil
- 6.7 La corteza cerebral
- 6.8 [El electroencefalograma en reptiles](#)
- 6.9 Lateralización de la conducta
- 6.10 La longevidad reptiliana

6 - EL ÓRGANO CEREBRAL

6.1 Elementos conservados. Tales entradas sensoriales sirven a un **órgano cerebral** bastante especial. Lo que no significa que no sea conservador: preamniotas y amniotas comparten numerosos caracteres como la organización del cerebelo, de los ganglios basales (Smeets, Marín y González, 2000; Dávila *et al.*, 2002), del complejo amigdalino (Edwards, Kriegsfeld y Crews, 2004) y estriatal (Martínez Marcos *et al.*, 2005) y de las conexiones telencefálico-hipotalámicas (Moreno y González, 2005) y posiblemente los mecanismos de definición de áreas citoarquitectónicas (Trujillo, Alonso y Damas, 2004). Y la conservación es por supuesto aun mayor en los niveles subcelulares (Starke-Peterkovic *et al.*, 2005). Pero cada clase de vertebrados tiene sus especialidades.

6.2 El cerebro reptil puede regenerarse. Por una parte, **los reptiles son los únicos amniotas cuyo tejido cerebral es capaz de regenerarse espontáneamente**; con más funcionalidad, incluso, que aquella con la que algunos reptiles regeneran el apéndice caudal. En aves y mamíferos, las neuronas se reproducen tan parsimoniosamente que obtener completa evidencia de ello resultó complicado. En "anfibios" y peces, la reproducción neuronal es más tangible. En reptiles, las áreas colindantes con una lesión destructiva del tejido cerebral incrementan sus mitosis y, en unos siete u ocho meses en lagartos adultos (Romero-Alemán *et al.*, 2004), alcanzan la restauración estructural con un renovado marco de glía y la generación de nuevas neuronas y células gliales. Los saurios adultos y posiblemente también otros reptiles son así capaces de **regenerar grandes porciones de su telencéfalo después de una lesión experimental**. Ello denota un enorme potencial regenerador.

Cabe señalar que, pese a ese potencial, la refuncionalización completa no siempre se logra. Ello es particularmente notorio en los **nervios ópticos**, que constituyen porciones evaginadas del cerebro vertebrado. Tanto en es-

camados como en testudines se han observado respuestas heterogéneas (Dunlop *et al.*, 2004): en algunas serpientes y lacértidos la regeneración fue lenta pero se obtuvieron respuestas visuales, en agámidos la regeneración fue veloz pero las proyecciones a los centros visuales no fueron tópicas, en geckos los resultados fueron limitados y en la tortuga *Chelodina oblonga* han sido negativos.

6.3 El cerebro reptil continúa reproduciendo y añadiendo neuronas toda la vida. Un rasgo de mucho interés es que el cerebro de los reptiles continúa produciendo grandes cantidades de neuronas a lo largo de toda la vida. La evidencia acumulada en las últimas décadas ha sido revista por Font *et al.* (2001) y demuestra que todos los reptiles examinados hasta ahora continúan produciendo neuronas a un ritmo elevado en numerosas regiones del cerebro adulto. Esta **neurogénesis adulta** ha sido descrita en los bulbos olfatorios, telencéfalo rostral, áreas corticales, septum, estriado, cresta ventricular dorsal anterior, núcleo esférico y cerebelo. La intensidad de la proliferación varía mucho entre distintas áreas cerebrales y existen también importantes diferencias entre especies en cuanto a la tasa de producción de nuevas neuronas en las áreas que presentan neurogénesis adulta. Radmilovich, Fernández y Trujillo Cenoz (2003) hallaron en quelonios que la neurogénesis, postnatal pero no adulta sino juvenil, en cerebro y médula espinal se eleva en ambientes de temperatura más elevada. Resultados preliminares (Enrique Font, com. pers.) sugieren la existencia de variación estacional en la neurogénesis adulta.

6.4 La migración de las nuevas neuronas en adultos es dirigida por medios empleados en el embrión. La neurogénesis adulta y la regeneración neuronal **aprovechan los mismos mecanismos presentes durante la neurogénesis embrionaria** (Font *et al.*, 2001). Estos definen regiones citoarquitectónicas y fronteras de la expresión genética (para mesencéfalo *cf.* Trujillo, Alonso y Damas, 2004). Las nuevas neuronas nacen en el epéndimo que bordea los ventrículos y migran radialmente por el parénquima cerebral siguiendo procesos (prolongaciones) de las células de la **glía radial**. Las observaciones indican que las células de la glía radial también actúan como células madre ("stem cells") para la neurogénesis adulta y la regeneración. Una vez que las nuevas neuronas llegan a sus lugares de destino, extienden axones que alcanzan las áreas de proyección apropiadas. También se ha observado la **migración tangencial** de nuevas neuronas, que se desplazan en paralelo al epéndimo ventricular. La mayoría de estas neuronas que migran tangencialmente parecen destinadas a los bulbos olfatorios y forman, pues, parte de un sistema similar a la corriente rostral migratoria de los mamíferos. La proliferación y reclutamiento de neuronas nuevas parece resultar en el continuo crecimiento de la mayoría de las áreas que exhiben neurogénesis adulta. Se desconoce cuáles son las consecuencias funcionales de esta continua generación e integración de nuevas neuronas en los circuitos preexistentes.

6.5 El cerebro reptil se defiende singularmente de la anoxia. Las defensas reptilianas para contraponerse al daño cerebral anóxico han sido especialmente estudiadas en quelonios acuáticos (*Trachemys* y *Chryse-*

mys); debido precisamente a su singular resistencia, en algunos laboratorios el cerebro junto a los ojos de las tortugas de agua dulce son habitualmente removidos y mantenidos vivos como preparación *in vitro* durante varios días. Estos quelonios, dependiendo de la temperatura, pueden sobrevivir a días y meses de anoxia (Lutz y Milton, 2004; Nilsson y Lutz, 2004; Lutz y Nilsson, 2004). Empero lo hacen taponando ciertas conductancias iónicas y activando los canales K(ATP) mientras liberan cantidades suplementarias de adenosina y luego, progresivamente, de GABA. **Generan así una reducción drástica de la actividad neuroeléctrica cerebral**, manteniendo mínima actividad eléctrica, ocasional y periódica, así como una liberación progresiva de GABA y una liberación continua de glutamato y dopamina: la adenosina y el GABA modulan la liberación de glutamato. Con este régimen los reptiles **ingresan en coma reversible**; en ello no proceden como algunas carpas (*Carassius carassius*), que permanecen activas porque sólo suprimen funciones cerebrales seleccionadas mientras evitan autoenvenenarse con lactato (lo que logran gracias a producir anaeróbicamente cierto metabolito). Por ambas vías se logra evitar la caída irreversible de los niveles cerebrales de ATP ante la falta de oxígeno, de modo que el único factor que limita la supervivencia en anoxia en las tres especies es el agotamiento final de las reservas corporales de glucógeno. En contraste con estos animales, *Rana* adopta la estrategia de retardar tanto la caída, inducida por la anoxia, de los niveles de ATP cuanto la pérdida de la homeostasis iónica, de modo que el órgano cerebral continúa activo y puede ser salvado si la anoxia se limita a unas pocas horas solamente (Lutz y Nilsson, 2004). **Esta estrategia de los anuros, tan diferente a la de los reptiles estudiados, es similar a la de los mamíferos**, aunque en anuros logra desplegarse en un marco temporal mucho más dilatado.

6.6 Particularidades anatómicas del cerebro reptil. Por otra parte, junto a la persistencia de estas capacidades preamniotas, las secciones cerebrales del más alto nivel integrador, que forman el **cerebro anterior o telencéfalo**, se modificaron profundamente con la transición anamniota-amniota. Una de las principales tendencias evolutivas consiste en el **progresivo compromiso de los córtices** en el procesamiento de la información sensorial conducida a través del talámo a los ganglios basales de los tetrápodos.

En efecto, grandes diferencias existen entre "anfibios" y amniotas en cuanto a las destinaciones telencefálicas de las entradas sensoriales que se han comentado. En "**anfibios**" existe un palio cerebral que, aun faltándole estructura cortical propiamente dicha, erige una rudimentaria representación de sus funciones en el cuerpo estriado; pero la información sensorial llega al estriado mayoritariamente desde el tálamo. En lo esencial, pues, **el nivel más superior del arco sensoriomotor en "anfibios" es tálamo-estriatal**; el palio apenas puede integrar modulativamente unas pocas entradas. No obstante, es posible distinguir tres destinaciones paliales: palio lateral para las entradas olfatorias, palio medial para las entradas visuales y multisensoriales, y subpalio lateral para las entradas visual, octavolateral y somatosensorial.

En cambio, en reptiles, **núcleos talámicos específicos sensoriales** proyectan su información a la corteza dorsal y la eminencia dorsal ventricular (comentada luego), pero **también a los componentes estriatales**. Así, por ejemplo, se ha hallado en algunas especies como *Anolis carolinensis* que los ganglios basales cumplen roles cruciales para la expresión agresiva de territorialidad (cf. Greenberg, 2003), función que se hallaría parcialmente conservada en el taxón paralelo de los sinápsidos (primates: cf. Baxter, 2003). En lo esencial, **en reptiles el nivel más superior del arco sensoriomotor es tálamo-córtico-estriatal**; el palio puede integrar modulativamente muchas entradas sensoriales, a menudo iterando en paralelo el procesamiento brindado en el tálamo a las mismas.

La principal **similitud en las conexiones tálamocorticales** de reptiles y mamíferos es una estructura topográfica tal que las regiones corticales mediales se conectan con los núcleos talámicos mediales, mientras las regiones corticales laterales se conectan con los núcleos talámicos laterales (Zhu *et al.*, 2005). Las principales **diferencias** entre el tálamo **dorsal** de reptiles y de mamíferos son la ausencia en reptiles de eferentes telencefálicos recíprocos con el tálamo dorsal, es decir re-entrantes, y la carencia de neuronas microcircuitales, o sea, con circuitos locales, con la excepción del complejo geniculado dorsal en quelonios; y su presencia en mamíferos; un núcleo reticular talámico está presente en ambos.

Pero este procesamiento talámico parece especializarse en integrar la producción de cargas emocionales específicas y sensibilidad protopática, mientras el procesamiento cortical añade con exclusividad entonaciones motivacionalmente más neutras. Para ello, el **cerebro anterior de reptiles y sinápsidos** forma la superficie dorsal de sus hemisferios cerebrales con **un palio histo-, cito- y quimioarquitectónicamente desarrollado, subdividido** en tres segmentos mayores (otros prefieren segmentarlo en cuatro: cortex medial, dorso-medial, dorsal y lateral):

- un córtex **olfatorio, lateral**;
- un córtex topográficamente **límbico o marginal** que forma la "pared" **dorsomedial** del hemisferio; y
- un córtex **intermediario** que en mamíferos se compone enteramente de isocórtex, pero en reptiles (y aves) consiste por lo menos de **parte del córtex dorsal** (en aves el Wulst o hiperstriatum) **y una amplia protrusión intraventricular**, la eminencia dorsal ventricular; una importante función de ambos consiste en representar en el cuerpo estriado el mapa de las funciones corticales y el resultado de sus procesos. (En aves, toda la "pared" lateral completa del hemisferio forma parte de esta eminencia intraventricular).

Es de notar que en cuanto al cerebro y el resto del sistema nervioso central existen importantes **diferencias entre reptiles hembras y reptiles machos**, tanto anatómicas como metabólicas y de respuesta hormonal o funcional (Godwin y Crews, 1997).

6.7 La corteza cerebral. Tanto en los dinosaurios vivos (aves) y demás reptiles, cuanto en los sinápsidos vivos (mamíferos), el segmento palial intermediario recibe proyecciones sensoriales del tálamo y contiene **áreas sensoriales que procesan específicamente las entradas de una sola modalidad**. Pero en reptiles **toda la arquitectura palial despliega tres capas** con frecuencia bastante entrecruzadas pero dilucidables al ojo experto (Jakob 1911, 1941; cf. Supèr y Uylings, 2001), mientras que en los actuales sinápsidos los dos segmentos de palio tricapa o allocórtex – a saber, el córtex prepiriforme y el asta de Ammón o hipocampo – se hallan **separados por un palio de seis capas mucho más extenso**. Este, llamado isocórtex por su arquitectura o **neocórtex** por su aparición reciente, puede sin embargo hallarse **como primordio en reptiles** (Jakob, 1940, 1945). En cuanto a las cortezas filogenéticamente anteriores al neocórtex, en reptiles la corteza medial se ha revelado cumpliendo funciones similares a las del hipocampo (paleocórtex) de mamíferos y aves, no sólo en relación a las funciones de localización espacial sino **también en relación a procesos de aprendizaje** (López *et al.*, 2003). Las diferencias mayores entre los **segmentos paliales intermediarios de los amniotas** se refieren a los sistemas **motores** (cf. ten Donkelaar 1999) y, con respecto al allocórtex dorsal, que es el segmento palial reptil más parecido al isocórtex mamífero, la principal diferencia estructural es la carencia de ciertos tipos de neuronas evolutivamente adquiridas en las capas granulares y supragranulares del isocórtex de los mamíferos. Dicho más precisamente, **el palio tricapa reptiliano carece de varios tipos celulares característicos de las capas II-IV del palio mamífero de seis capas**, pero posee los principales tipos celulares característicos de las capas V-VI del isocórtex mamífero (Jakob, 1940, 1945; Reiner 1991, 1993).

6.8 El electroencefalograma en reptiles. Cuando el núcleo corporal se **enfía** unos pocos grados por debajo de sus temperaturas habituales, **aves y mamíferos mueren** porque las reacciones respiratorias celulares se tornan insuficientes para sus elevados requisitos metabólicos ("asfixia") – y sus electroencefalogramas se tornan planos. **Los reptiles, en cambio, pueden continuar viviendo aun enfriados** mucho más por debajo de sus temperaturas corporales óptimas. En ese caso **el electroencefalograma pierde amplitud, pero continúa**.

Los **potenciales evocados** por un destello luminoso también siguen ocurriendo en el cerebro reptil enfriado, pero mucho más **lentamente**; su pico se registra, a 35 °C, unos 30 milisegundos después del destello, pero a 5 °C recién aparece más de 150 milisegundos después (De Vera, González y Rial, 1994). **La amplitud del electroencefalograma puede reducirse unas ocho veces cuando el reptil pasa de 37 °C a 5 °C**, de modo que los dos tercios centrales de las excursiones electroencefalográficas pasan de comprender 40 microvoltios a comprender sólo 5 microvoltios. Varían casi en paralelo. A ojo de buen cubero, uno ajusta la presentación del registro según la temperatura del lugar: con un aparato portátil en días fríos a 5 °C lo ajusta para distinguir bien amplitudes de 5 microvoltios; en un laboratorio a 20 °C lo ajusta para distinguir bien amplitudes de 20 microvoltios y trabajando a

37 °C lo ajusta para observar excursiones de 40 microvoltios lo más cómodamente posible.

Esas excursiones del potencial electroencefalográfico pueden sumarse o sincronizarse, pero **en esto los reptiles contrastan agudamente con los mamíferos**. Al dormir llamado "dormir tranquilo" o "dormir de ondas lentas" corresponden, electroencefalográficamente, ondas lentas. Estas ondas en endotermos (mamíferos y aves) abarcan gran amplitud, con excursiones entre 70 y 370 microvoltios o más. La amplitud de estas oscilaciones deriva de que se trata de potenciales sumados temporoespacialmente, es decir sincronizados; sabido es que a la sincronización electroencefalográfica se le atribuía ser propia del dormir, mientras que el estado de vigilia se lo suponía caracterizado por oscilaciones que no se sincronizan lo suficiente para formar ondas de mayor amplitud (ver *Introducción*). En tal escenario, entre los numerosos prejuicios humanos que afectaron a los reptiles estaba la creencia de que estos animales no tenían actividad neuroeléctrica de ondas lentas. Esta se suponía propia del córtex cerebral; y los reptiles, cuyo telencéfalo y neocórtex son muy reducidos, *no debían* presentar electroencefalograma de ondas lentas – afirmación que a veces aún se encuentra en algunos textos. González y Rial se atrevieron a informar de su hallazgo en 1977, seguidos de Karmanova (1982) y varios más. Además de contradecir prejuicios, lo importante de estos descubrimientos fue que **los reptiles examinados se encontraban despiertos y activos, lo que significa que la vigilia reptiliana se caracteriza electroencefalográficamente por la sumación de potenciales que denominamos sincronización**. Esta no es una situación constante, ya que se halla irregularmente interrumpida por periodos de menor amplitud ("actividad desincronizada"), pero ocupa la mayoría del electroencefalograma de vigilia. En otras palabras, las ondas delta de 0,5 a 4 ciclos por segundo (Hz) y especialmente su banda central de 1 a 2,5 Hz son **propias de los reptiles despiertos y de nuestro dormir profundo**.

En reptiles, al igual que en otros ectotermos y en mamíferos y aves muy inmaduros (fetos y neonatos de mamíferos y embriones en huevos de gallina) la activación cortical siempre se acompaña de aumentos en la amplitud de las excursiones electroencefalográficas. Muchos autores han encontrado que esta **amplitud del electroencefalograma en reptiles disminuye con la reducción de actividad**, siendo máxima en la vigilia alerta y mínima en el reposo, especialmente nocturno (De Vera *et al.*, 2005; Huitrón-Reséndiz *et al.*, 1997; Hartse y Rechtschaffen, 1982; Luttges y Gamow, 1970; Tauber *et al.*, 1968). Ello, que tanto contrasta con lo observado en mamíferos, es bien conocido de "anfibios" y "peces" (Enger, 1957; Schad y Weiler, 1959; Bartelémy 1975, etc.). No obstante **esta sincronización no concurre con la desconexión sensitiva del entorno**, funcionalmente equivalente a desafe-rentización cortical, que encontramos en el sueño mamífero – caracterizado en su mayor parte por dichas "ondas lentas".

Por cuanto la sumación en ondas lentas **no es una condición constante** de la vigilia reptiliana, no se puede simplemente suponer que la actividad a baja temperatura corporal exija sincronizar las oscilaciones sumándolas, de modo que sea debido a ello que el electroencefalograma vigil de los reptiles pre-

sente las ondas lentas que en endotermos, en cambio, son propias de una de las "fases" del dormir. Pero ello puede explicar por qué antes, explorando reptiles durmientes y en consecuencia posiblemente demasiado fríos o mal termorregulados, no se habían encontrado las ondas lentas "propias del sueño" – concordando con el mencionado prejuicio. **Las "ondas del sueño" había que buscarlas en reptiles bien activos**, lo que requiere una tecnología que en los comienzos de la electroencefalografía herpetológica no se disponía.

En reptiles vigiles y activos también se han descrito (Strejcková y Servít, 1973; De Vera, González y Rial, 1994) los llamados husos o "*spindles*" que podrían reflejar actividad cortical moduladora de las aferencias talámicas, a veces precedidas por los llamados "complejos K", grandes espigas que han sido consideradas potenciales evocados de mucha amplitud. La frecuencia pico de los husos **también** depende de la temperatura (De Vera, González y Rial, 1994), **pasando de frecuencias bajas a altas a medida que la temperatura corporal aumenta**.

Es sabido que no se conocen diferencias entre los electroencefalogramas de humanos y otros mamíferos, reptiles, "anfibios" o "peces", aparte de la amplitud (Bullock, 2003). Siendo la amplitud similar, la mera observación del electroencefalograma no permite distinguir a qué clase de vertebrado pertenece; mucho menos, precisar la especie. El electroencefalograma de los reptiles exhibe la misma variedad de frecuencias que el de los mamíferos, pero la mayor parte de su potencia se concentra en las frecuencias bajas. En efecto, no es infrecuente hallar más de los dos tercios de la potencia electroencefalográfica constituyendo la banda de ondas delta, de 0,5 a 4 ciclos por segundo (Hz), y menos de un tercio repartido en todas las restantes bandas exploradas hasta alrededor de 70 Hz. Estas bandas en consecuencia sostienen sus oscilaciones con una energía (amplitud) muchísimo menor. Este perfil se acusa más en las bajas temperatura, de modo que **la elevación de la temperatura corporal conlleva un deslizamiento de la potencia**, que proporcionalmente se distribuye un poco más sobre las frecuencias más altas.

Buena parte de esa neuroactividad es ajena a la determinación de entonaciones subjetivas en un psiquismo circunstanciado al cerebro en cuestión. Refleja actividad nerviosa central y autonómica, y en particular De Vera *et al.* (2005) evidenciaron que **parte del curso de las variaciones electroencefalográficas en lacértidos son determinadas por las oscilaciones de potencia que generan el ritmo respiratorio**, cuya producción durante el desarrollo, a su vez, probablemente ha sido altamente conservada durante la filogenia (Hedrick, 2005). Asimismo, reflejan **sólo un sector de la regulación neural cardiovascular** (De Vera y González, 1997, 1999). Esta regulación neural ha sido descrita como respuesta integrada a la interacción continua de reflejos inhibitorios y excitatorios que forman un sistema dinámico retroalimentado por las oscilaciones hemodinámicas y sus ciclos. En reptiles, tal regulación neural cardiovascular presenta ciertas características especiales. Contrariamente a lo observado en el empleo de receptores colinérgicos por los mamíferos, en lagartos los sistemas receptores α_1 -

adrenérgicos centrales parecen no hallarse involucrados en la transmisión química sináptica reflejada en el electroencefalograma, mientras que el electroencefalograma reptil sería extraordinariamente dependiente de la transmisión química sináptica en el nivel de los receptores centrales β -adrenérgicos (De Vera, González y Pereda, 2000).

En cuanto a los fenómenos electroencefalográficos que en *Trachemys* y *Chrysemys* acompañan al coma reversible con el que toleran la falta de oxígeno por días y hasta por meses (*vide supra*), la secuencia informada por Lutz y Milton (2004) es la siguiente. En los primeros cien minutos de respirar N₂, la amplitud del electroencefalograma se reduce progresivamente. Predomina la actividad de ondas lentas (3–12 Hz) y baja amplitud; el espectro de la potencia electroencefalográfica total disminuye sobre todas las frecuencias, hasta estabilizarse alrededor de un orden de magnitud más bajo que en normoxia. Durante este período, aparecen erupciones de unos 3 segundos, de ondas lentas (3–8 Hz), rítmicas y de voltaje elevado para el escenario descrito (24 μ V), similares a las ondas theta asociadas en mamíferos y aves con el dormir de ondas lentas. Tal sincronización podría relacionarse, piensan Lutz y Milton, con un apagamiento coordinado de algunas funciones neuroeléctricas. Luego, durante el estado basal anóxico subsiguiente, la actividad eléctrica se reduce grandemente, la amplitud electroencefalográfica pasa a rondar un 20% del nivel normóxico y la potencia total permanece en el 10% de la normal. Correspondiendo a la continuación de la actividad eléctrica en ese bajo nivel, las bombas iónicas, aunque deprimidas, permanecen activas. Pero esta actividad deprimida es interrumpida periódicamente (0.5–2 min^{-1}) por emisiones breves (2–15 s) de actividad de frecuencia mezclada, emisiones que los investigadores citados consideran necesarias para alguna función (como mantener la integridad circuital o monitorear su estado). Algo similar a estas observaciones de Lutz y Milton **se observa en las tres clases amniotas cuando el registro se efectúa sobre individuos murientes**, donde el registro ya prácticamente plano también se ve interrumpido por similares episodios mientras el proceso irreversible progresa. La continua liberación y recaptación de neurotransmisores tales como el glutamato y la dopamina podría ser determinantes de esta actividad. Se observa un completo recobro del electroencefalograma (Fernandes *et al.*, 1997) y de las amplitudes de los potenciales evocados dentro de las dos horas de reoxigenación.

6.9 Lateralización de la conducta. Los reptiles pueden ser zurdos o diestros para diversas conductas, y una u otra lateralización puede ser dominante según la especie o la población considerada. Buen ejemplo es el lagarto agámido *Ctenophorus ornatus*, que para responder predatoriamente a las presas presenta marcada lateralización, por lo común del ojo derecho (hemisferio cerebral izquierdo: Robins *et al.*, 2005). También "peces", "anfibios", aves y mamíferos exhiben diversas formas y grados de lateralización de la función cerebral, esencialmente motora. Esta **lateralización se hereda y selecciona como rasgo dominante** determinado por asimetrías funcionales entre los lados izquierdo y derecho del cerebro, de modo que **la mayoría de los individuos en una población o en toda la especie se caracterizan por una peculiar asimetría neurológica, en vez de ser**

ambidextros o presentar dominancia del lado opuesto. Esta preferencia heredada por la mayor frecuencia de respuesta con un lado del cuerpo, antes que con el otro, se refiere tanto a las conductas iniciadas por el organismo dentro de largas secuencias autosostenidas cuanto a las respuestas a estímulos inmediatamente precedentes (Rogers, 2002); en aves hay estudios de su presencia en embriones antes de eclosionar (p.e. Andrew, 1988; Vallortigara, 2000; Bobbo *et al.*, 2002). Existen tipos de lateralización sorprendentemente similares entre mamíferos, aves y demás reptiles, "anfibios" (Malashichev y Wassersug, 2004) y "peces".

Pese a su ubicuidad entre los vertebrados, para nada todas las formas de lateralización se desarrollan solamente – ni siquiera principalmente – siguiendo determinaciones genéticas. Se han reconocido **claras y potentes influencias de la estimulación ambiental sobre el desarrollo de algunos tipos de lateralización**, a las que la investigación ha prestado especial atención especialmente en aves y recientemente en agámidos. Las observaciones abonan la idea de que **la fortaleza o consolidación y la dirección que adquiere una lateralización genéticamente determinada dependen de la experiencia** (Robins *et al.*, 2005).

6.10 La longevidad reptiliana. En tortugas existen argumentos que abonan la conjetura de que **los mencionados procesos que protegen el cerebro de los quelonios contra la anoxia y subsecuente reoxigenación, conservando cuidadosamente la función de los canales iónicos, también podrían contribuir a la longevidad**, ya que muchos de esos procesos se asocian con la neurodegeneración relacionada a la edad (Lutz, Prentice y Milton, 2003). El cerebro quelonio en anoxia controla la toxicidad de los neurotransmisores excitatorios balanceando las liberaciones de dopamina y de glutamato y los mecanismos de recaptación que aún permanecen activos; fortaleciendo el tono inhibitorio con un sostenido aumento del GABA extracelular y de la densidad de sus receptores; y empleando otros mecanismos contra la formación de oxidantes y contra su acción, mecanismos que vemos activarse selectivamente durante la anoxia y el recobro desde la misma.

En términos más generales, débese señalar que muchos reptiles **viven extensamente** y parecen presentar un peculiar **retardo de la senescencia**. En sí mismo ello es imperfectamente conocido porque, aparte de las compilaciones de tiempo de cautiverio, la senescencia suele resultar descripta en términos de mortalidad y no como cambios de capacidades relacionados con la edad; la investigación herpetológica, en materia de compilar mortalidades por cohortes etarias e identificar diferencias de las poblaciones en edad, tiene aún muchísima tarea por hacer. Pero la duración intrínseca media de la vida es un rasgo evolutivamente determinado y **las longevidades específicas para cada especie resultan con frecuencia de regímenes de selección impuestos por el ambiente**. Es conocido que la selección de medios para protegerse de la predación, como venenos o ponzoñas, es importante en la evolución de la senescencia (Blanco y Sherman, 2005). En este aspecto, la longevidad de muchos reptiles **contrasta** con las de otros grupos zoológicos de tamaño también mediano a muy grande, como los **cefalópo-**

dos, que precisamente seleccionaron **crecimientos velocísimos y exigüísima longevidad**.

En tales circunstancias, la terminación de la vida es un medio de ajustar la depuración poblacional que, a su vez, puede establecer la aparición de senescencias específicas en término de resistencia a la acumulación de mutaciones o tardíos efectos colaterales nocivos (pleiotropía antagónica) de genes que fueron útiles antes, en etapas tempranas de la vida individual. En tal sentido existen modelos teóricos (p.e. Kardong, 1998) que combinan la mortalidad al azar de crías de serpientes con el crecimiento adulto continuado, tratando de dar cuenta de la pospuesta senescencia observada.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Andrew, R. J. (1988), The development of visual lateralization in the domestic chick, *Behav Brain Res.* 29, 201-209.

Barthelémy, L.; Peyraud, C; Belaud, A. y Mabin, D. (1975), Étude électroencéphalographique de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.), *J. Physiol. (Paris)* 70, 173-185.

Baxter L. R. Jr. (2003), Basal ganglia systems in ritualistic social displays: reptiles and humans; function and illness, *Physiol Behav.* 79 (3), 451-60.

Blanco, M. A. y Sherman, P. W. (2005), Maximum longevity of chemically protected and non-protected fishes, reptiles, and amphibians support evolutionary hypotheses of aging. *Mech Ageing Dev.* 126 (6-7), 794-803.

Bobbo, D., Galvani, F., Mascetti, G. G. y Vallortigara G. (2002), Light exposure of the chick embryo influences monocular sleep. *Behav Brain Res.* 132, 447-66.

Bullock, Theodore Holmes (2003), Have brain dynamics evolved? Should we look for unique dynamics in the sapient species? *Neural Comput.* 15 (9), 2013-2027.

Dávila, José Carlos; Andreu, Manuel José; Real, M. Ángeles; Puelles, Luis y Guirado, Salvador (2002), Mesencephalic and diencephalic afferent connections to the thalamic nucleus rotundus in the lizard, *Psammotromus algirus*, *European Journal of Neuroscience* 16 (2), 267-282.

- De Vera, Luis y González, Julián (1997), Power spectral analysis of short-term RR interval and arterial blood pressure oscillations in lizard (*Gallotia galloti*): Effects of parasympathetic blockade, *Comp. Biochem. Physiol.* 118A (3), 671-678.
- De Vera, Luis y González, Julián (1999), Power spectral analysis of short-term RR interval and arterial blood pressure oscillations in the lizard, *Gallotia galloti*: Effects of sympathetic blockade, *J. Experimental Zoology* 283, 113-120.
- De Vera, Luis; González, Julián y Pereda, Ernesto (2000), Relationship between cortical electrical and cardiac autonomic activities in the awake lizard, *Gallotia galloti*, *J. Experimental Zoology* 287, 21-28.
- De Vera, Luis; González, Julián y Rial, Rubén V. (1994), Reptilian waking EEG: slow waves, spindles and evoked potentials, *Electroencephalography & clinical Neurophysiology* 90, 298-303.
- De Vera, Luis; Pereda, Ernesto; Santana, Alejandro y González, Julián (2005), Time-related interdependence between low-frequency cortical electrical activity and respiratory activity in lizard, *Gallotia galloti*, *J. Experimental Zoology* 303A, 217-226.
- Dunlop, S. A.; Tee, L. B.; Stirling, R. V.; Taylor, A. L.; Runham, P. B.; Barber, A. B.; Kuchling, G.; Rodger, J.; Roberts, J. D.; Harvey, A. R. y Beazley, L. D. (2004), Failure to restore vision after optic nerve regeneration in reptiles: interspecies variation in response to axotomy. *J Comp Neurol.* 478 (3):292-305.
- Edwards, N.; Kriegsfeld, L. y Crews, D. (2004), Neural substrates for sexual and thermoregulatory behavior in the male leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Brain Res.* 1029 (1), 77-83.
- Enger, P. S. (1957), The electroencephalogram of codfish (*Gadus callarias*), *Acta Physiologica Scandinava* 39, 55-72.
- Fernandes, J. A.; Lutz, Peter L.; Tannenbaum, A.; Todorov, A. T.; Liebovitch, L. y Vertes, R. (1997), Electroencephalogram activity in the anoxic turtle brain, *Am. J. Physiol.* 273, R911 -R919.
- Font, Enrique; Desfilis, E.; Pérez-Canellas, M. M. y Garcia-Verdugo, J. M. (2001), Neurogenesis and neuronal regeneration in the adult reptilian brain, *Brain Behav Evol.* 58 (5), 276-95.

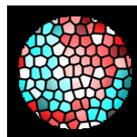
- Godwin, John y Crews, David (1997), Sex differences in the nervous system of reptiles, *Cellular & Molecular Neurobiology* 17 (6), 649-669: <http://cluster3.biosci.utexas.edu/faculty/lizard/public/SexDiff.pdf>.
- González, Julián y Rial, Rubén V. (1977), Electrofisiología de la corteza telencefálica de reptiles (*Lacerta galloti*): EEG y potenciales evocados. *Revista Española de Fisiología* 33, 239-248.
- Greenberg N. (2003), Sociality, stress, and the corpus striatum of the green anolis lizard, *Physiol Behav.* 79 (3):429-40.
- Hartse, K. M. y Rechtschaffen, A. (1982), The effect of amphetamine, nembutal, alpha-methyl-tyrosine, and parachlorophenylalanine on sleep-related spike activity of the tortoise, *Geochelone carbonaria*, and on the cat ventral hippocampus spikes. *Brain, Behavior & Evolution* 21, 199-222.
- Hedrick, M. S. (2005), Development of respiratory rhythm generation in ectothermic vertebrates. *Respir. Physiol. Neurobiol.* 149 (1-3), pp. 29-41
- Huitrón Reséndiz, S.; Ríos, C.; Rojas, P.; Mexicano, G. y Ayala Guerrero, F. (1997), Effect of *p*-chlorophenylalanine (PCPA) of sleep and monoamines content in the brain of a lizard species, *Brain Research* 761, 19-24.
- Jakob, Christfried (1911), *Vom Tierhirn zum Menschenhirn*, Lehman Vlg., München. Orig. castellano, Chr. Jakob y Clemente Onelli (1913), *Atlas del cerebro de los mamíferos de la República Argentina*, Kraft, Buenos Aires, 1913. Presentado originalmente al Congreso Científico Intl. Americano en Buenos Aires, 1910, y publicado con fondos del mismo Congreso.
- Jakob, Christofredo (1940), *El cerebro humano: su ontogenia y filogenia*, Folia Neurobiológica Argentina, Atlas III.
- Jakob, Christofredo (1941), *Neurobiología general*. Folia Neurobiológica Argentina, Vol. I de texto.
- Jakob, Christofredo (1945), *El yacaré (Caiman latirostris) y el origen del neocórtex*, Folia Neurobiológica Argentina 4, 1-133.
- Kardong, Kenneth V. (1987), *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution* (Mac-Graw Hill Education).
- Kardong, Kenneth V. (1998), *Evolution of aging: Theoretical and practical implications from rattlesnakes*, *Zoo Biology* 15 (3), 267-277.

- Karmanova, I. G. (1982), Evolution of sleep: Stages of the formation of the wakefulness-sleep cycle in vertebrates. S. Karger, Basilea.
- López J. C., Vargas J. P., Gomez Y. y Salas C. (2003), Spatial and non-spatial learning in turtles: the role of medial cortex, *Behav Brain Res.* 143 (2):109-20.
- Luttges, M. W. y Gamow, R. I. (1970), Garter snakes: studies on spontaneous and evoked brain responses with electroencephalography, *Comm. Behav. Biology* 5, 115-130.
- Lutz Peter L., Prentice H. M. y Milton, Sarah L. (2003), Is turtle longevity linked to enhanced mechanisms for surviving brain anoxia and reoxygenation? *Exp Gerontol.* 38 (7):797-800.
- Lutz, Peter L. y Nilsson, G. E. (2004), Vertebrate brains at the pilot light, *Respir Physiol Neurobiol.* 141 (3), 285-96.
- Lutz, Peter L. y Milton, Sarah L. (2004), Negotiating brain anoxia survival in the turtle, *J Exp Biol.* 207(Pt 18):3141-7. <http://jeb.biologists.org/cgi/content/full/207/18/3141>
- Lutz, Peter L., Nilsson, G. E. y Prentice, H. M. (2003). *The Brain without Oxygen: Causes of Failure Molecular and Physiological Mechanisms for Survival*, tercera edición. Kluwers, Dordrecht.
- Malashichev, Yegor B. y Wassersug, Richard J. (2004), Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn? *BioEssays* 26, 512-522.
- Martínez-Marcos, Alino; Ubeda-Banon, I.; Lanuza, E. y Halpern, M. (2005), Chemoarchitecture and afferent connections of the "olfactostriatum": a specialized vomeronasal structure within the basal ganglia of snakes, *J Chem Neuroanat.* 29 (1):49-69.
- Moreno, Nerea y González, Agustín (2005), Forebrain projections to the hypothalamus are topographically organized in anurans: conservative traits as compared with amniotes, *European Journal of Neuroscience* 21 (7), 1895-1910.
- Nilsson G. E. y Lutz, Peter L. (2004), Anoxia tolerant brains. *J Cereb Blood Flow Metab.* 24 (5), 475-86.

- Radmilovich M.; Fernández, A. y Trujillo-Cenoz, O. (2003), Environment temperature affects cell proliferation in the spinal cord and brain of juvenile turtles, *J Exp Biol.* 206 (Pt 17), 3085-93.
- Reiner, Anton (1991), A comparison of neurotransmitter-specific and neuropeptide-specific neuronal cell types present in the dorsal cortex in turtles with those present in the isocortex in mammals: implications for the evolution of isocortex, *Brain Behav Evol.* 38 (2-3), 53-91.
- Reiner, Anton (1993), Neurotransmitter organization and connections of turtle cortex: implications for the evolution of mammalian isocortex, *Comp Biochem Physiol Comp Physiol.* 104 (4), 735-48.
- Robins, A.; Chen, P.; Beazley, L. D. y Dunlop, S. A. (2005), Lateralized predatory responses in the ornate dragon lizard (*Ctenophorus ornatus*), *Neuroreport.* 16 (8), 849-852.
- Rogers L. J. (2002), Lateralised brain function in anurans: comparison to lateralisation in other vertebrates, *Laterality* 7 (3):219-39.
- Romero-Alemán, M. M.; Monzón-Mayor, M.; Yanes, C. y Lang, D. (2004), Radial glial cells, proliferating periventricular cells, and microglia might contribute to successful structural repair in the cerebral cortex of the lizard *Gallotia galloti*, *Exp. Neurol.* 188 (1), 74-85.
- Schad, H. y Weiler, I. J. (1959), Electroencephalographic patterns of the goldfish (*Carassius auratus* L.), *J. Exper. Biol.* 36, 435-452.
- Smeets, Wilhelmus J. A. J.; Marín, Oscar y González, Agustín (2000), Evolution of the basal ganglia: new perspectives through a comparative approach, *Journal of Anatomy* 196 (4), 501-517.
- Starke-Peterkovic, T.; Turner, N.; Else, P. L. y Clarke, R. J. (2005), Electric field strength of membrane lipids from vertebrate species: membrane lipid composition and Na⁺-K⁺-ATPase molecular activity, *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.* 288 (3), R663-70; *cf.* también *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol.* 288 (5), R1422.
- Strejcková, A. y Servít, Z. (1973), Isolated head of the turtle. A useful experimental model in the physiology and pathophysiology of the brain. *Physiol. Bohemoslov.* 22, 37-41.

- Supèr, H. y Uylings, H. B. M. (2001), The Early Differentiation of the Neocortex: a Hypothesis on Neocortical Evolution, *Cerebral Cortex* 11 (12), 1101-1109.
- Tauber, E. S.; Rojas Ramírez, J. y Hernández Peón, R. (1968), Electroencephalography & clinical Neurophysiology 24, 424-433.
- ten Donkelaar H. J. (1999) Some introductory notes on the organization of the forebrain in tetrapods, *Eur J Morphol.* 37 (2-3), 73-80.
- ten Donkelaar, H. J. (1998). Reptiles. En Nieuwenhuys, R.; Ten Donkelaar, H. J. y Nicholson, C. coords., *The Central Nervous System of Vertebrates*. Springer-Verlag, Berlin.
- Trujillo CM, Alonso A y Damas C. (2004), Radial glia defines boundaries and subdivisions in the embryonic midbrain of the lizard *Gallotia galloti*, *J Comp Neurol.* 473 (2):162-76.
- Vallortigara, G. (2000), Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals' left and right perceptual worlds. *Brain Lang.* 73, 189-219.
- Zhu, D.; Lustig, K. H.; Bifulco, K. y Keifer, J. (2005), Thalamocortical connections in the pond turtle *Pseudemys scripta elegans*. *Brain Behav Evol.* 65 (4), 278-292.

Copyright © 2005 del autor / by the author. Esta es una investigación de acceso público; su copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación incluyendo la URL original (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribution of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with the article's full citation and original URL (above).



revista

Electroneurobiología

ISSN: 0328-0446