

La transición del sistema nervioso entre invertebrados y vertebrados

Sergio Pablo Urquiza Bardone. Miriam Carranza.

Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

sergiopablo1966@gmail.com

carranmi@hotmail.com

Resumen: los vertebrados e invertebrados presentan un plan corporal muy diferente e invertido uno respecto del otro, incluyendo al SN, que se habría originado en el último ancestro común, el Urbilateria. Este habría tenido un SN ventral, centralizado, cefalizado y tripartito en el que quizás por un cambio de hábito se produjo la inversión del eje corporal, apareciendo así el primer deuterostomado. De este se originaron los cefalocordados, quienes se diferenciaron en los Crisozoos, de los que derivaron los vertebrados. En los Crisozoos habrían surgido la cresta neural y las placodas neurogénicas, una novedad evolutiva que en los vertebrados dan origen a nuevas estructuras cefálicas y troncales propias como ojos pares y arcos branquiales y sus derivados. Estos cambios podrían haber sido impulsados por el paso de una vida sedentaria a una vida móvil y depredadora. Aunque numerosas evidencias apoyan estas ideas aún se está lejos de un consenso.

Palabras Clave: evolución morfológica. Origen de los vertebrados. Evolución del sistema nervioso.

INTRODUCCIÓN

Los estudios morfológicos no pueden evidenciar fácilmente la transición estructural entre los filos. De aquí la dificultad en conformar una suerte de “morfología evolutiva de los animales”. Para sortear esta discontinuidad y estructurar la morfología animal con un sentido evolutivo se podría recurrir a la morfología y embriología comparadas, a la paleontología, a la filogenia y al análisis del patrón de expresión génica del desarrollo. Este es el primer paso de una serie de revisiones y textos didácticos que intentará tal abordaje, destinados a plasmar las principales transiciones morfológicas. En esta oportunidad se tratará el origen del Sistema Nervioso Central (SN) de los Vertebrados haciendo una breve referencia a la constitución morfológica del Sistema Nervioso (SN) presente en Insectos y algunos Deuterostomados y Vertebrados. Luego se analizarán algunas homologías morfológicas que podrían encontrarse en estos grupos, contextualizadas según la filogenia aceptada actualmente. A continuación se presentará el patrón de expresión génica común que se encuentra en dichos grupos. Esta aproximación resulta muy útil porque es difícil encontrar un patrón morfológico evolutivo entre el SN de todos los animales (Fritzsche

and Glover 2007). Finalmente serán presentadas diversas ideas que intentan explicar el origen del SN de los Vertebrados.

La gran diversidad de formas y estructuras de este sistema llevó durante mucho tiempo a pensar que su origen fuera completamente independiente en los diversos grupos animales (tendría un origen polifilético y por tanto no sería homólogo en estos grupos) (Moroz 2009). Sin embargo varios autores consideran que a partir de diversos descubrimientos de la genética del desarrollo, todos los sistemas nerviosos serían homólogos y tendrían su origen en el último ancestro común a los animales bilaterales, el Urbilateria (Hirt and Reichert 2007; Arendt et al 2008; Reichert 2009; Hirt 2010). El propósito de este trabajo es presentar algunas ideas que apoyan esta última corriente, aunque debe aclararse que aún falta mucho por hacer para llegar a un consenso respecto a este tema.

El sistema nervioso tiene la función de captar información del exterior y del propio cuerpo del animal, procesarla y responder a través de alguna modificación de la actividad corporal mediante la acción de glándulas o músculos (cambio en la actividad secretora y/o cambios de posición).

Este sistema está conformado por un conjunto de células específicas, las neuronas, que se vinculan unas con otras a través de las sinapsis. Además pueden comunicarse con células receptoras de información, o con células que ejecutan los cambios ordenados por las neuronas (células efectoras como células glandulares y musculares), a través de mecanismos similares a las sinapsis (unión neuromuscular en el músculo esquelético, por ej.).

Los Coanoflagelados antecesores de los Metazoarios no poseen un sistema nervioso, sin embargo cuentan con varios genes y productos génicos que luego se encuentran al diferenciarse en las sinapsis animales. (Lichtneckert and Reichert 2007).

El SN está presente sólo en los eumetazoos (todos los animales, excepto las esponjas) y puede ser difuso o centralizado. El SN difuso sólo existe en Cnidarios y Celenterados y consiste en una red de neuronas sin polaridad donde los impulsos nerviosos corren en ambas direcciones. Este sistema es tomado por muchos autores como el SN más basal y simple que existe actualmente, porque según la visión tradicional no habría concentraciones de neuronas en órganos especiales. Sin embargo la naturaleza exacta de este SN está siendo discutida, inclusive la supuesta simplicidad y carencia de un SN (Lichtneckert and Reichert 2007; Arendt et al 2008; Hirt 2010). En cambio, el SN presente en casi todos los animales bilaterales consiste generalmente de una masa cefálica seguida por un cordón nervioso longitudinal donde los impulsos en cada neurona corren en un solo sentido. El SN puede estar ubicado ventralmente como en los protostomados o dorsalmente como en los deuterostomados (Schmidt Rhaesa 2007). Esta diferencia topográfica fundamental, hizo que se sostuviera que el origen de ambos SN fuese totalmente independiente en dichos grupos de animales, idea que actualmente está en discusión (Miller 2009; Moroz 2009; Hirt 2010).

Las diferencias en estos grupos son muy marcadas y siempre fue difícil explicar la orientación de sus sistemas de órganos, que están prácticamente invertidos en el sentido dorso ventral. Los Protostomados poseen, desde dorsal hacia ventral, un vaso circulatorio, el tracto digestivo y una cuerda nerviosa análoga a la médula espinal de los mamíferos. Los Deuterostomados, también desde dorsal a ventral, cuentan con el sistema nervioso, un vaso circulatorio y el tracto digestivo.

En los SN complejos y centralizados, las neuronas se agrupan constituyendo conjuntos más o menos definidos en la cabeza del animal, conformando uno o varios ganglio/s cefálico/s. Conectados a esta masa cefálica se encuentran uno, dos o hasta cuatro cordones nerviosos longitudinales. Dichas cordones consisten principalmente de axones y cuerpos neuronales, que conectan la masa cefálica y los nervios periféricos. También pueden encontrarse comisuras, que son cordones transversales que conectan los cordones longitudinales y a los ganglios nerviosos intercalados a lo largo de estos (Schmidt Rhaesa 2007; Richter et al 2010).

Existen dos tendencias evolutivas principales en el SN: hacia la centralización en cordones longitudinales y hacia la cefalización por concentración de órganos y núcleos nerviosos en regiones anteriores del cuerpo. Esto habría ocurrido por el cambio en la forma de vida y propulsión, que pasó de la locomoción ciliar en la mayoría de los filos invertebrados a un movimiento muscular con sentido antero-posterior que es mejor coordinado por cordones nerviosos centrales. Esto es notorio en los animales más activos como Artrópodos, Cefalópodos y Vertebrados, grupos que poseen los cerebros más complejos y desarrollados y comparten aparentemente la misma base genética de desarrollo. (Butler & Hodos 2005)

SNC GENERALIZADO DE LOS CORDADOS Y DE LOS VERTEBRADOS

Existen tres grandes grupos de animales, los Lofotrocozoos (Moluscos y Anélidos, principalmente), Ecdysozoos, (Artrópodos y Nemátodos), y Deuterostomados, (Equinodermos y Cordados) (Edgecombe et al 2011). Entre los Cordados se encuentran formas vertebradas e invertebradas, siendo que los Vertebrados incluyen a los Agnatos como lampreas y mixinos; Condrictios (tiburones); Osteíctios (peces óseos comunes), Anfibios, Reptiles, Aves y Mamíferos, y entre los Cordados invertebrados se encuentran los Cefalocordados (anfioxos) y los Urocordados (ascidias) (Kardong 2011).

Los Cordados comparten en forma exclusiva cinco caracteres, presentes en algún momento de su vida: notocorda, cuerda nerviosa dorsal y hueca, hendiduras branquiales, endostilo o, en vertebrados, su órgano homólogo la glándula tiroides y una cola postanal (Kardong 2011).

Los Vertebrados, un grupo de Cordados, tienen un SNC formado por el encéfalo, alojado en el cráneo y la médula espinal, ubicada en la columna vertebral. El encéfalo, a su vez, está conformado por varias regiones. En todos los Vertebrados, estas

divisiones tienen su origen durante el desarrollo del SNC en el embrión. Inicialmente se forman tres vesículas que desde anterior hacia posterior son: el prosencéfalo, el mesencéfalo y el rombencéfalo. A su vez la primera y tercer vesículas se subdividen nuevamente. La primera dará origen al telencéfalo (que formará los hemisferios cerebrales) y al diencefalo, (del que derivan el tálamo e hipotálamo, principalmente). El mesencéfalo formará los tubérculos cuadrigéminos o colículos (en mamíferos). Finalmente, del rombencéfalo, derivarán el cerebelo, en la parte dorsal y el puente de Varolio o protuberancia, en la parte ventral. Hacia la zona caudal, se extiende la médula oblonga que se continúa con la médula espinal.

En verdad el SN es esencialmente muy simple. Podemos imaginarlo como un tubo cuyas paredes se han engrosado en diferentes proporciones según las zonas. Debido a este crecimiento diferencial, algunas regiones han cubierto a otras al crecer. Así el telencéfalo o hemisferios cerebrales (el “cerebro” comúnmente llamado), se desarrolló en tal magnitud en los mamíferos que dejó por debajo al diencefalo y al mesencéfalo, que parecen internos al primero, pero son realmente formaciones inferiores. Es como si en la copa de un árbol, por crecer mucho en altura y amplitud, sus ramas, al descender por el peso, taparan al tronco y lo hicieran interior.

Todos los Vertebrados tienen las mismas zonas y en el mismo orden. Las diferencias radican en cual de ellas adquiere mayor preponderancia. Alguna excepción a esta generalización podría encontrarse en los mixinos y lampreas, animales sin mandíbulas (agnatos) que se encuentran en la base de la evolución de los craniados o Vertebrados. El SN de estos animales es muy heterogéneo entre sus representantes y muestra notorias diferencias con el encéfalo y nervios craneales de los vertebrados gnatostomados (mandibulados), aunque la apariencia general recuerda al plan básico del encéfalo antes descrito. A continuación se presenta un esquema de encéfalo de Mixino (agnatos, Fig. 1 A, arriba) y de oca (Aves, Fig. 1 B, debajo)

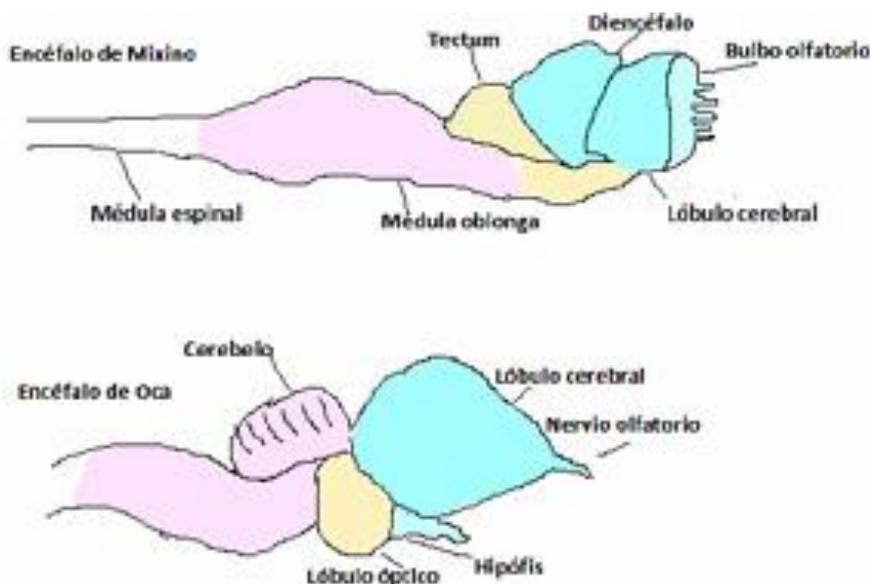


Figura 1. Encéfalo de dos Vertebrados diferentes donde se representan las distintas regiones encefálicas.

SNC de los cordados no vertebrados y de los deuterostomados

Los Cordados no vertebrados incluyen a los Cefalocordados como grupo basal y a las ascidias, que es el grupo hermano de los vertebrados. Los Hemicordados y los Equinodermos son deuterostomados muy diferentes reunidos en el taxón Ambulacraria. No son cordados, sino su grupo hermano. (Butler, A 2007; Edgecombe et 2011; Kardong 2011). Los Cefalocordados poseen un SNC simple, con una zona cefálica anterior, difícilmente asimilable a un encéfalo, y una cuerda longitudinal posterior. No posee divisiones netas o aparentes en el encéfalo, ni órganos de los sentidos pares equivalentes a los de los Vertebrados (ojos, oídos, etc). Su cuerda nerviosa es muy diferente a la hallada en los Vertebrados. Las ascidias, en su etapa de larva, que es su fase activa, posee un SN anterior tripartito, en forma de dos vesículas conectadas por un estrechamiento intermedio. De la vesícula posterior parten diversos nervios al resto del cuerpo, aunque no se distingue una prolongación nerviosa similar a la médula espinal de los Vertebrados. (Fritsch and Glover 2007).

Tradicionalmente se describe en los Hemicordados un SN superficial y difuso, aunque actualmente esta concepción está en discusión (Nomaksteinsky et al 2009, Burke et al 2011). Estos autores plantean que existe un SNC, aunque no tan definido como el de los craniados. Esto significa que la centralización del SN se habría dado previamente a la separación entre Cordados y Hemicordados, posiblemente en el origen de los deuterostomados o quizás antes. Como sea, estos animales presentarían redes y concentraciones neuronales locales, nada semejantes a un encéfalo. Poseen dos prolongaciones nerviosas, una dorsal y una ventral y no forman haces nerviosos periféricos (nervios periféricos). Tampoco se han encontrado órganos de los sentidos especializados similares a los de los Vertebrados.

Como se dijo antes, es difícil homologar órganos y tejidos entre estos últimos animales y los vertebrados, y entre estos y los protostomados. De todas maneras puede estudiarse la correspondencia entre grupos neuronales o neuronas individuales fáciles de identificar, o las proyecciones de ciertos grupos de neuronas, para determinar la homología entre órganos nerviosos (Glover and Fritsch 2009). Sin embargo este análisis es muy complejo y no hay aún pruebas concluyentes, por lo que será abordado superficialmente en esta oportunidad.

SN generalizado de los Insectos

De acuerdo a Ajjan (2008) y Richter et al (2010), los Insectos poseen un SN formado por un cordón nervioso longitudinal ventral y un cerebro formado por tres ganglios dorsales, que son desde cefálico hacia caudal, el protocerebro, el deutocerebro y el tritocerebro. El protocerebro inerva los ojos simples y compuestos y posee los lóbulos ópticos y es la parte más prominente de todo el cerebro de los insectos. En el deutocerebro se encuentran los lóbulos antenales, conectados a estos órganos olfatorios. Finalmente, el tritocerebro inerva el labro. En posición ventral al esófago y sin ser parte del cerebro se encuentra el ganglio subesofágico que inerva la zona de la boca en general. Este se conecta con la prolongación nerviosa ventral que es

frecuentemente doble, con un ganglio por segmento inicialmente en los grupos basales. Sin embargo, existe una enorme variación en el grado de concentración de estos ganglios con tendencia a la fusión en uno o unos pocos ganglios nerviosos y en la reunión de los cordones constituyentes de la prolongación nerviosa. Para ilustrar lo dicho en las siguientes figuras se observan: cerebro de una abeja obrera (Fig. 2 A, izquierda), cerebro de abeja reina (Fig. 2 B, derecha).

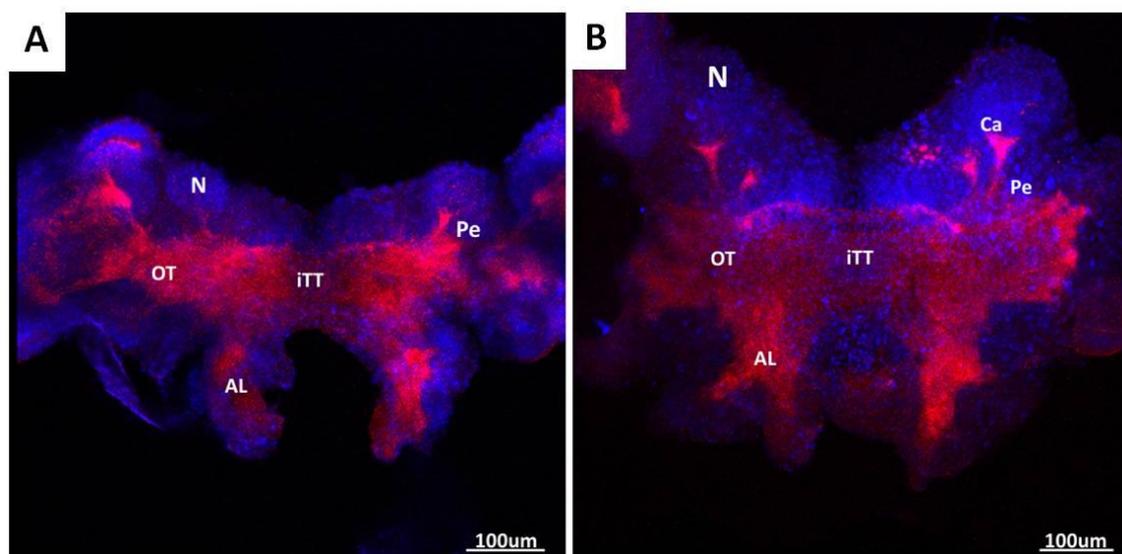


Figura 2. (A) Cerebro de obrera de *Apis mellifera* (B) Cerebro de reina durante la quinta fase larval. Los cerebros fueron coloreados con DAPI (núcleos, en azul) y faloidina (filamentos de actina-F, en rojo) Nótese claramente los cuerpos pedunculados: cálices (Ca) pedúnculos (Pe), y lóbulos antenales (AL) más desarrollados en reinas. Imágen reproducida con autorización de Moda *et al*, 2011 (Moda L.R.M, Bonatti V., Vieira J., Freire A.C.G., Bomtorin A.D., Barchuk A.R, Simões Z.L.P. A nutritionally-driven differential gene expression leads to heterochronic brain development in honeybees. In prep.)

¿Existe Homología del Sistema Nervioso entre Invertebrados y Vertebrados?

La filogenia animal actual está bastante aceptada en general, aunque los detalles de las ramificaciones son muy discutidos, siendo algunos grupos muy inestables en su posición filogenética (Giribert 2008; Telford et al 2008; Edgecombe et al 2011). Con todo, esta discusión será tan sólo introductoria por lo que los detalles sistemáticos no serán tan determinantes. Aquí sólo serán analizados y comparados los SN de Insectos y Cordados, especialmente Vertebrados para contextualizar la evolución del SN de estos últimos. Debe resaltarse sin embargo que ciertos cambios en la ramificación del árbol evolutivo pueden tener grandes efectos en las conclusiones en este tipo de análisis, por lo que siempre hay que estar atentos a ellos.

En el siglo IXX, Geoffroy Saint-Hyilaire propuso que habría una identidad morfológica entre los animales, considerando que los planes corporales de vertebrados e invertebrados son equivalentes pero invertidos uno respecto del otro. Esto no tuvo sustento experimental por mucho tiempo. Además en esa época la evolución, como paradigma, prácticamente no se consideraba en las discusiones

científicas (El Origen de las Especies escrito por Darwin se publicó en 1856), lo que a Saint Hillaire le valió burlas y total oposición. Actualmente sin embargo, se consideran como muy probables la ocurrencia de diversas homologías de desarrollo y moleculares entre dichos animales, aunque es difícil demostrar las homologías de órganos entre grupos muy distantes. De todas maneras durante buena parte del siglo XX se aceptó que la centralización del SN fue alcanzada varias veces en forma independiente y paralela, hasta el advenimiento de las técnicas moleculares que nuevamente puso en cuestión el aceptado origen polifilético del SN (Moroz 2009).

Ahora bien, ¿Cuáles serían las vías de desarrollo y genes compartidos? En todos los casos se encuentra el mismo patrón de expresión génica o uno muy similar en animales muy distanciados filogenéticamente (Reichert 2009). Estos grupos de genes serían, *otd/Otx*; *Pax 2/5/8* y *unpg, Gbx* para el encéfalo, y *Hox* para la cuerda nerviosa (ya sea dorsal o ventral). En cada par nombrado, primero se menciona al gen presente en insectos (*Drosophyla*) y en segundo lugar al de vertebrados. El par *otd/Otx*, determina la formación del protocerebro y deutocerebro en insectos, y del prosencéfalo y mesencéfalo en mamíferos. El segundo par, *Pax 2/5/8* define la zona entre el deutocerebro y tritocerebro en insectos, y la región límite entre el mesencéfalo y rombencéfalo en vertebrados. Finalmente el tercer par, *unpg, Gbx* codifica para el tritocerebro y cordón nervioso de insectos y para el rombencéfalo y médula espinal de vertebrados (Butler 2007; Hirth and Reichert 2007; Sprecher 2009).

Los genes *Hox* (genes homeóticos) encontrados en todos los Bilateria estructuran el eje antero posterior del cuerpo y determinan en insectos, mamíferos y en otros grupos, la formación del cerebro posterior y la cuerda dorsal. Otro paralelismo llamativo es que en ningún animal se expresan genes *Hox* en regiones anteriores al cerebro posterior. Incluso la formación del SN podría ser el rol más antiguo de este cluster génico. Los genes *Hox*, en Insectos y Vertebrados, dirigen la formación de tres columnas longitudinales en ambas prolongaciones nerviosas. Estas columnas celulares están situadas desde la línea media hacia los lados del cuerpo en los dos taxones en el mismo orden. Nuevamente los mismos genes producen el mismo patrón de desarrollo.

Además existe otra sorprendente coincidencia genética. En Insectos y Vertebrados se encuentran dos genes homólogos que regulan la formación del neuroectodermo que dará origen al SN: *sog/BMP 4* (short gastrulation y bone morphogenic protein por un lado, y *dpp/ Chd* (decanteplegic y Chordina) por el otro. Ambos genes determinan la formación de tejido nervioso. Así en experimentos donde un gen de un grupo es transferido a otro, se ve que en todos los casos los genes son funcionales y son lo suficientemente similares para que un gen de insecto determine el patrón corporal en un cordado o a la inversa (Sprecher 2009).

Lo más llamativo es que el patrón de expresión se encuentra invertido en ambos grupos, corroborando la visión del eje dorso ventral invertido, o mejor aún la idea de que la expresión del tejido nervioso se halla invertida (Hirth and Reichert 2007).

También en Hemicordados se expresarían los genes que indican una división del SN en tres zonas (Rocha et al 2006), y además comparten buen número de genes con los cordados (Gerhart et al 2005). Como se mencionó anteriormente, hay pruebas que estos animales tendrían un SN, y al estar incluidos entre los deuterostomados más basales, puede inferirse que el SN habría estado presente en los ancestros de los deuterostomados.

Estos hallazgos permiten apoyar la idea de un SN monofilético, o sea, con un mismo origen para todos los animales ya que situaciones similares se encuentran en otros taxones (Arendt et al 2008; Strausfeld 2010, Tomer et al 2010). También debe observarse que el último ancestro entre Insectos y Cordados sería común al resto de los protostomados y al de los deuterostomados, por lo que es válido suponer que dicho ancestro tendría que haber poseído esos mismos genes (Sprecher 2009) y quizás algunas estructuras complejas que habrían originado los SN actuales de todos los animales. Como puede apreciarse, hay al menos una gran coincidencia en que prácticamente todos los animales usan las mismas vías genéticas para determinar el patrón de desarrollo del SN y del cuerpo. La discusión es si esto basta para aseverar que el SN es homólogo en todos los animales porque comparten el mismo patrón de expresión génica en algunas fases del desarrollo o sólo es un fenómeno de convergencia y/o paralelismo evolutivos (Moroz 2009).

En la línea Cefalocordado-Vertebrado aparecieron en algún momento los diferentes órganos que conforman la cabeza de los Vertebrados, incluido el encéfalo. Cualquier teoría al respecto deberá explicar no sólo el origen del SN sino también de las estructuras cefálicas exclusivas de los Vertebrados. Entre estas están la teoría de la nueva cabeza de Northcutt y Gans y la hipótesis de la Transformación Serial o Cephalata de Butler (Butler 2000; Butler and Hodos 2005).

Ambas se basan en que las diferencias fundamentales entre vertebrados y los otros cordados tendrían origen en las células de la cresta neural y en las placodas neurogénicas, tejidos embrionarios exclusivos de los vertebrados (Butler and Hodos 2005), (si bien aparentemente algunas ascidias tendrían indicios de cresta neural). La células de la cresta neural se originan en los pliegues dorsales del tubo neural y generan: tejido nervioso, células gliales, ganglios espinales, huesos, cartílagos, médula suprarrenal, músculo liso, fibroblastos, etc, tanto de la zona cefálica como del tronco (Hall 2008). Como se ve, su potencial histoformador es enorme, y aquí radica la diferencia entre la cabeza de los vertebrados e invertebrados.

Northcutt (1983), señala que no habrían existido formas intermedias, cosa que, por el contrario predice la teoría de Butler (2000), y que recientemente fue apoyada por Chen (2011).

Chen (2011) aclara varios puntos sobre la evolución del SN y de la cabeza de los Vertebrados según la interpretación que realiza de algunos fósiles, de la morfología y del patrón de expresión génica de *Amphioxus*. Así surge la idea que un cefalocordado ancestral habría originado un linaje que luego se ramificaría, originando las ascidias y

los cristozoos. De estos últimos derivarían los vertebrados y procraniados. Estas relaciones evolutivas pueden observarse en el siguiente esquema (Fig. 3).



Figura 3. Relaciones evolutivas de los deuterostomados y craniados (vertebrados)

CONCLUSIONES

Una buena razón para proponer que Cordados y varios otros filos han heredado el SN de un ancestro común (monofilia del SN) es que diversos aspectos morfológicos, moleculares y de desarrollo son similares en Insectos y Vertebrados (Nielsen 1999; Butler 2000; 2005; Arendt et al 2008; Reichert 2009; Hirt 2010;) o entre estos y Anélidos (Tomer, 2010; Strausfeld, 2010). Sin embargo esta similitud podría también deberse a homoplasia entre las estructuras nerviosas (Polifilia del SN, Moroz 2009) o a la existencia de homología profunda u homocracia debido a la herencia común desde un ancestro común de módulos de desarrollo (Nomaksteinsky et al 2009).

Viendo el árbol filogenético de los Metazoos es sorprendente el que Vertebrados derivados, como Mamíferos y Artrópodos derivados, como Insectos compartan los mismos genes que demarcan las zonas del encéfalo, además de los otros mecanismos de desarrollo analizados. Los hallazgos de Tomer et al (2010) refuerzan la idea de que el SN habría derivado de un centro nervioso complejo y centralizado, quizás como un centro de asociación.

Por otro lado, está la cuestión del origen del SN de los Vertebrados. Parece convincente la interpretación y escenarios evolutivos brindados por Chen (2011), si bien este no parece acordar con la idea de un SN en Urbilateria. Como sea, sus hallazgos no parecen contradecir este concepto y podrían integrarse en una visión articulada con la planteada por Brown et al (2008), sobre el origen de los deuterostomados.

Asumiendo la homología del SN en los animales y la existencia de un SN tripartito en Hemicordados, uno de los escenarios posibles sería la emergencia de un SNC relativamente avanzado, de tipo protostomado, centralizado, cefalizado y tripartito en Urbilateria. Luego se habría producido la división entre protostomados y deuterostomados, donde se daría la inversión del eje corporal, con la formación de una nueva boca. Desde aquí aumentaría progresivamente la complejidad cefálica, incluyendo la del SN, posiblemente con la aparición de cartílago no celular y hendiduras faríngeas como se aprecia en los Hemicordados. Luego en la línea cristozaa- procraniata-craniata se originarían las crestas neurales y placodas, con un SN ya centralizado desde el principio en Urbilateria, e invertido en la línea de los deuterostomados. Esta progresiva complejidad aumentaría en forma gradual en las estructuras cefálicas, hasta conformar la cabeza típica de los vertebrados. De esta línea morfológica, como es lógico esperar por lo que se observa en el patrón evolutivo de los animales, se apartarían en distintos momentos numerosos grupos por simplificaciones adaptativas secundarias como ascidias y equinodermos, los que han perdido ciertos caracteres morfológicos particulares o modificado drásticamente sus planes corporales.

Si bien se avanzó mucho en el conocimiento de la filogenia e historia evolutiva más temprana de los Cordados y los animales en general, varios escenarios evolutivos acerca del tema que nos ocupa son posibles. Debe ser tenido en cuenta que existen numerosos puntos de ramificación evolutiva y de emergencia de innovaciones morfológicas los cuales deben ser explicados y compatibilizados. De dichos cambios pueden mencionarse el origen de los animales bilaterales, la aparición de los deuterostomados, de los Hemicordados y de los Vertebrados, por citar solo algunos. En cada punto se han dado cambios morfológicos de mayor o menor envergadura que no siempre pueden ser conocidos cabalmente. De ahí el buen número de hipótesis alternativas contrapuestas o complementarias que existen, casi sobre cada característica posible (Moroz 2009, Satoh et al 2008; Gerhart 2000).

BIBLIOGRAFÍA

- Ajjan, Iskandar Nervous system. (2008)In: Encyclopedia of entomology 2nd ed. Ed. by John Capinera Springer .
- Arendt, D., Denes, A.S., Jekely, G., and Tessmar-Raible, K. (2008). The evolution of nervous system centralization. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 363, 1523–1528.
- Brown, F. D., Prendergast, A. and Swalla, B. J. (2008), Man is but a worm: Chordate origins. *genesis*, 46: 605–613. doi: 10.1002/dvg.20471.
- Burke R. (2011) Deuterostome neuroanatomy and the body plan paradox. *Evolution & Development* 13:1, 110–115 DOI: 10.1111/j.1525-142X.2010.00460.x.

- Butler A.B. 2000 Chordate evolution and the origin of craniates : an old brain in a new head. *Anat Rec (New Anat)*; 261 : 111-25.
- Butler, Ann (2007) Evolution of Brain: At Invertebrate– Vertebrate Transition In "Encyclopedic Reference of Neuroscience" eds Binder MD, Hirsch CM & Nobutaka H, Springer
- Butler, A. B. and Hodos, W. (2005) *Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation*, Second Edition, John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA
- Chen Jun Yuan (2011) The origins and key innovations of vertebrates and arthropods. *Palaeoworld* 20, 257–278; doi:10.1016/j.palwor.2011.07.002.
- Edgecombe GD, Giribet G, Dunn CW, Hejnol A, Kristensen RM, Neves RC, Rouse GW, Worsaae K, Sorensen MV (2011) Higher-level metazoan relationships: recent progress and remaining questions. *Org Divers Evol* 11:151–172
- Fritzsich, B and Glover, J. Evolution of the Deuterostome Central Nervous System: An Intercalation of Developmental Patterning Processes with Cellular Specification Processes, In: J. Kaas, *Evolution of Nervous Systems*, Ac. Press, Ox., 2007, Pages 1-24.
- Gerhart J. 2000 Inversion of the chordate body axis: Are there alternatives? *PNAS* April 25, 2000 vol. 97no. 9 4445-4448 doi:10.1073/pnas.97.9.4445.
- Gerhart, John; Lowe, Christopher and Marc Kirschner. (2005) Hemichordates and the origin of chordates *Current Opinion in Genetics & Development*, 15:461–467.
- Giribet G 2008 Assembling the lophotrochozoan (=spiralian) tree of life. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363, 1513–1522. doi:10.1098/rstb.2007.2241
- Glover, J.C.; Fritzsich, B. Brains of Primitive Chordates. *The Encyclopedia of Neuroscience*, Larry R. Squire, Ed. 2009. Elsevier.
- Hall B K (2008) The neural crest and neural crest cells: discovery and significance for theories of embryonic organization; *J. Biosci.* **33** 000–000.
- Hirth, F and Reichert H. Basic Nervous System Types: One or Many?, In: Editor-in-Chief: Jon H. Kaas, Editor(s)-in-Chief, *Evolution of Nervous Systems*, Ac. Press, Oxford, 2007, Pages 55-72.
- Hirth, Frank 2010 On the Origin and Evolution of the Tripartite Brain. *Brain Behav Evol* 2010;76:3–10 DOI: 10.1159/000320218
- Kardong, Kenneth V. *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution* . Ed. McGraw-Hill — 6th ed 2011-2012.

Lichtneckert, R H. Reichert - Origin and Evolution of the First Nervous System, In: Editor-in-Chief: Jon H. Kaas, Ed.: Evolution of Nervous Systems, Ac. Press, Oxford, 2007, 289-315.

Miller G. (2009). Origins. On the origin of the nervous system. *Science* 325, 24–26. doi: 10.1126/science.325_24, disponible en: http://thinknegentropy.com/wp-content/uploads/2010/11/origins_nervous_system.pdf.

Moroz L. On the Independent Origins of Complex Brains and Neurons *Brain Behav Evol* 2009;74:177–190 DOI: 10.1159/000258665.

Nielsen C, 1999 Origin of the chordate central nervous system and the origin of chordates.

Nomaksteinsky M, Rottinger E, Dufour HD, Chettouh Z, Lowe CJ, Martindale MQ, Brunet JF. Centralization of the deuterostome nervous system predates chordates. *Curr Biol.* 2009;19:1264–1269.

Reichert H (2009): Evolutionary conservation of mechanisms for neural regionalization, proliferation and interconnection in brain development. *Biol Lett* 5: 112–116.

Richter S, Loesel R, Purschke G, Schmidt-Rhaesa A, Scholtz G, Stach T, Vogt L, Wanninger A, Brenneis G, Döring C, Faller S, Fritsch M, Grobe P, Heuer CM, Kaul S, Møller OS, Müller CHG, Rieger V, Rothe BH, Stegner MJ, Harzsch S: Invertebrate neurophylogeny: suggested terms and definitions for a neuroanatomical glossary. *Front Zool* 2010, 7:29

Rocha, R. M. ; Tavares, Y.A G. ; Silva, G. S. ; Metri, R. 2006. Origem e Evolução de Deuterostomia. In: E. L A Monteiro Filho; J. M. da R.Aranha. (Org.). Revisões em Zoologia I. 1 ed. Curitiba: SEMA, p. 199-215.

Satoh N. 2008. An aboral-dorsalization hypothesis for chordate origin. *Genesis* 46:614–622.

Schmidt-Rhaesa, A. *The Evolution of Organ Systems*, Oxford University Press, Oxford, 2007.

Sprecher SG (2009). "Evolution of the brain in *Urbilateria*". In "Encyclopedic Reference of Neuroscience" eds Binder MD, Hirsch CM & Nobutaka H, Springer. DOI: 10.1007/978-3-540-29678-2_3154 .

Strausfeld N.J. Brain Homology: Dohrn of a New Era? *Brain Behav Evol* 2010;76:165–167 DOI: 10.1159/000322150 Published online: December 22, 2010.

Telford M.J, Bourlat S, Economou A, Papillon D, Rota-Stabelli O 2008 The evolution of the Ecdysozoa. Phil. Trans. R. Soc. B. **363**, 1529–1537.[doi:10.1098/rstb.2007.2243](https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2243).

Tomer, R., Denes, A., Tessmar-Raible, K., & Arendt, D. Profiling by Image Registration Reveals Common Origin of Annelid Mushroom Bodies and Vertebrate Pallium. Cell, Volume 142, Issue 5, 800-809, 3 September 2010.

BIBLIOGRAFÍA DE CONSULTA

Butler, Ann 2007 Evolution of Brain: At Invertebrate– Vertebrate Transition. In: "Encyclopedic Reference of Neuroscience" eds Binder MD, Hirsch CM & Nobutaka H, Springer.

Butler, Ann B. (Dec 2008) Brain Evolution and Comparative Neuroanatomy. In: eLS. John Wiley & Sons Ltd, Chichester. <http://www.els.net> [doi: 10.1002/9780470015902.a0000088.pub2].

Louryan S. (2005) *La formation de la tête des vertébrés: faits et hypotheses*. Revue Médicale de Bruxelles, vol. 26, n2, pp. 98-102.

Recibido: 21 diciembre 2011.

Aceptado: 30 septiembre 2012.