



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

POSGRADO EN ANTROPOLOGÍA  
FACULTAD DE FILOSOFÍA Y LETRAS  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES ANTROPOLÓGICAS

ESTUDIO DEL CUERPO CALOSO Y LA COMUNICACIÓN  
HEMISFÉRICA EN PRIMATES. IMPLICACIONES  
SOCIOECOLÓGICAS Y EVOLUTIVAS

T E S I S

QUE PARA OPTAR AL GRADO DE

DOCTOR EN ANTROPOLOGÍA

P R E S E N T A

DIANA ARMIDA PLATAS NERI

TUTOR DE TESIS

DR. JAIRO IGNACIO MUÑOZ DELGADO

COMITÉ TUTORAL:

DR. CARLOS SERRANO SÁNCHEZ

DR. JOSÉ LUIS DÍAZ GÓMEZ

CIUDAD DE MÉXICO, 2011

---





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

# Índice

---

|   | <i>pag.</i> |
|---|-------------|
| <i>Agradecimientos</i> .....  | <i>x</i>    |
| <i>Resumen</i> .....  | <i>xi</i>   |
| <br>  |             |
| <b><i>Capítulo 1: Cerebro y antropología</i></b>  |             |
| Introducción.....   | 1           |
| 1.1 La Resonancia magnética en los estudios antropológicos.....                                   | 11          |
| <br>  |             |
| <b><i>Capítulo 2: Un breve vistazo a la evolución del cerebro primate.</i></b>                    |             |
| 2.1 El orden primate.....   | 16          |
| 2.2 La organización macroscópica del cerebro y el proceso de encefalización.....                  | 21          |
| 2.3 La evolución del cerebro primate.....   | 22          |
| <br>  |             |
| <b><i>Capítulo 3: Ecología y comportamiento del mono araña (Ateles geoffroyi).</i></b>            |             |
| 3.1 Evolución y distribución.....   | 29          |
| 3.2 Características físicas y neuroanatomía en general.....                                       | 30          |
| 3.3 Estructura social, estrategias de apareamiento y migración.....                               | 34          |
| <br>  |             |
| <b><i>Capítulo 4: Ecología y comportamiento del macaco cola de muñón (Macaca arctoides)º.</i></b> |             |
| 4.1 Evolución y distribución.....   | 38          |
| 4.2 Características físicas y neuroanatomía en general.....                                       | 40          |

|     |   |    |
|-----|---|----|
| 4.3 | Estructura social, estrategias de apareamiento y migración..... | 44 |
|-----|---|----|

### **Capítulo 5: El cuerpo calloso y la asimetría hemisférica**

|     |  |    |
|-----|--|----|
| 5.1 | Evolución del cuerpo calloso y la asimetría hemisférica..... | 46 |
| 5.2 | Anatomía del cuerpo calloso.....                             | 55 |
| 5.3 | Variabilidad del cuerpo calloso.....                         | 62 |

### **Capítulo 6: Planteamiento**

|     |                            |    |
|-----|----------------------------|----|
| 6.1 | Planteamiento.....         | 65 |
| 6.2 | Objetivo general.....      | 67 |
| 6.3 | Objetivos específicos..... | 67 |
| 6.4 | Hipótesis.....             | 68 |
| 6.5 | Hipótesis secundarias..... | 68 |

### **Capítulo 7: Método**

|      |  |    |
|------|--|----|
| 7.1  | Sujetos de estudio.....                                  | 70 |
| 7.2  | Mediciones somatométricas: talla y peso .....            | 70 |
| 7.3  | Procedimientos.....                                      | 71 |
| 7.4  | Imágenes cerebrales por Resonancia Magnética.....        | 74 |
| 7.5  | Mediciones de longitudes y áreas del cuerpo calloso..... | 78 |
| 7.6  | Medición del ángulo inferior del cuerpo calloso.....     | 81 |
| 7.7  | Medición del volumen del encéfalo.....                   | 82 |
| 7.8  | Medición del tamaño relativo del cuerpo calloso.....     | 84 |
| 7.9  | Medición de los segmentos del cuerpo calloso.....        | 84 |
| 7.10 | Dominancia hemisférica mediante preferencia manual.....  | 86 |

|      |                                 |    |
|------|---------------------------------|----|
| 7.11 | Asimetría hemisférica.....      | 91 |
| 7.12 | Estimaciones filogenéticas..... | 94 |
| 7.13 | Análisis de resultados.....     | 95 |

### **Capítulo 8: Resultados**

|     |  |     |
|-----|--|-----|
| 8.1 | Resultado de las variables somatométricas: talla y peso.....                       | 96  |
| 8.2 | Longitudes y áreas del cuerpo calloso y hemisferios y volumen del<br>encéfalo..... | 97  |
| 8.3 | Índices cuerpo calloso/hemisferio.....   | 99  |
| 8.4 | Ángulo inferior del cuerpo calloso.....  | 100 |
| 8.5 | Segmentos.....   | 101 |
| 8.6 | Asimetría hemisférica.....   | 103 |
| 8.7 | Preferencia manual.....  | 105 |
| 8.8 | Meta-análisis filogenético.....  | 106 |

### **Capítulo 9: Discusión.**

|                |     |
|----------------|-----|
| Discusión..... | 112 |
|----------------|-----|

|  |            |
|--|------------|
| <b>Referencias bibliográficas.....</b> | <b>122</b> |
|--|------------|

**Índice de figuras.**

|   |    |
|---|----|
| Figura 1: La craneometría.....  | 2  |
| Figura 2: La frenología.....  | 3  |
| Figura 3: Ejemplo de imágenes en T1 y T2.....   | 14 |
| Figura 4. Árbol filogenético de los primates.....   | 18 |
| Figura 5. Modelo del cerebro “trino”.....   | 22 |
| Figura 6. Reconstrucción del cráneo del <i>Tetorius homunculus</i> .....  | 24 |
| Figura 7. Panorama evolutivo de la superficie del cerebro de los antropoides...26                                   |    |
| Figura 8. La complejidad de la vida en grupo en los primates.....   | 28 |
| Figura 9. Morfología de <i>A. geoffroyi</i> .....   | 31 |
| Figura 10. Dibujos por Huxley del cerebro del <i>Ateles paniscus</i><br>.....                                       | 33 |
| Figura 11. Cerebro de <i>A. geoffroyi</i> .....   | 34 |
| Figura 12. Org. social y mano de <i>A. geoffroyi</i> .....  | 37 |
| Figura 13. Morfología de <i>M. arctoides</i> .....  | 41 |
| Figura 14. Cerebro de <i>Macaca</i> .....   | 43 |
| Figura 15. Org. social y mano de <i>M. arctoides</i> .....  | 37 |
| Figura 16. Diagrama de la evolución del cuerpo calloso.....   | 47 |
| Figura 17. Cerebros fijados de diversos vertebrados para ilustrar la aparición y desarrollo del cuerpo calloso..... | 48 |
| Figura 18. TAC del cerebro de una persona diestra.....  | 53 |

|   |    |
|---|----|
| Figura 19. Hacha de mano asociada a <i>Homo erectus</i> y chimpancé cascando nueces.....                              | 54 |
| Figura 20. Corte medio sagital del encéfalo de un individuo adulto.....   | 57 |
| Figura 21. Delimitaciones tradicionales del cuerpo calloso.....   | 58 |
| Figura 22. Topografía del cuerpo calloso modificaciones a partir de estudios por tractografía.....                    | 59 |
| Figura 23. Delimitación del cuerpo calloso en en monos rhesus y humanos basado en estudios tractográficos.....        | 59 |
| Figura 24. Proyecciones del cuerpo calloso.....   | 60 |
| Figura 25. Principales áreas sensoriales y motoras de la corteza cerebral.....  | 60 |
| Figura 26. Ejemplo de la medición de la talla.....  | 71 |
| Figura 27. Ejemplo del pesaje, medición y registro de dentición.....  | 72 |
| Fig. 28. Preparación por parte del equipo médico antes de iniciar la resonancia.....                                  | 74 |
| Fig. 29. Resonancia en T1 de <i>A. geoffroyi</i> donde se muestra la orientación sagital.....                         | 76 |
| Figura 30. Orientación de la línea cero del oído y orientación bicomisural.....                                       | 77 |
| Figura 31. Ejemplo de las confiabilizaciones interobservadores.....   | 78 |
| Figura 32. Acercamiento del área del cuerpo calloso.....  | 79 |
| Figura 33. MRI en T1 de la sección mediosagital de un <i>A. geoffroyi</i> , longitud polo frontal-polo occipital..... | 79 |
| Figura 34. MRI en T1 de la sección mediosagital de un <i>A. geoffroyi</i> , longitud del cuerpo calloso .....         | 79 |
| Figura 35. Ejemplo de las mediciones de longitudes y áreas realizadas.....  | 81 |

|   |     |
|---|-----|
| Figura 36. Ejemplo de la medición del ángulo del cuerpo calloso.....  | 82  |
| Figura 37. Ejemplo de los pasos para la reconstrucción 3D del encéfalo de un macaco.....  | 83  |
| Figura 38. Se exponen la topografía de las fibras del cuerpo calloso de un macaco rhesus y un humano realizadas por difusión en las que se basó el estudio..... | 85  |
| Figura 39. Prueba 1.....  | 88  |
| Figura 40. Prueba 2.....  | 89  |
| Figura 41. Prueba 3.....  | 90  |
| Figura 42. Prueba 4.....  | 91  |
| Figura 43. Ejemplo de los pasos para la reconstrucción 3D del encéfalo de un mono araña.....  | 93  |
| Figura 44. Ejemplo del trazado de algunas mediciones del cuerpo calloso entre dos observadores.....   | 96  |
| Figura 45. Ejemplo de la reconstrucciones tridimensionales del encéfalo de un <i>A. geoffroyi</i> y un <i>M. arctoides</i> .....                                | 98  |
| Figura 46. MRI de la sección mediosagital de un <i>A. geoffroyi</i> y un <i>M. arctoides</i> , se muestra la medición del ángulo del cuerpo calloso.....        | 100 |
| Fig. 47. Reconstrucción del cuerpo calloso de un <i>A. geoffroyi</i> y un <i>M. arctoides</i> donde se comparan los segmentos del cuerpo calloso.....           | 101 |
| Fig. 48. Reconstrucción de los hemisferios cerebrales en orientación axial donde se muestra el grado de asimetría estructural por especie.....                  | 103 |
| Figura 49. Cuerpo calloso de trece especies de primates donde se muestra la angulación inferior.....  | 108 |



Figura 50. Cuerpo calloso en orientación media sagital de trece especies de antropoides.....110

### **Índice de tablas.**

Tabla 1: Resumen de los enfoques que la Antropología ha abordado para estudiar la evolución del cerebro.... 10

Tabla 2: Resumen de las técnicas de neuroimagen. ....12

Tabla 3. Características y tendencias del orden de los primates.....20

Tabla 4. Pesos del cerebro y medidas del área del cuerpo calloso de diferentes mamíferos.....50

Tabla 5. Resumen de los parámetros de adquisición de las imágenes.....75

Tabla 6. Comparación de medias de los valores de diferentes áreas, longitudes y volúmenes del cuerpo calloso y hemisferio para *A. geoffroyi* y *M. arctoides*.....96

Tabla 7. Comparación de las medias de los índices de longitud, índice de área e índice relativo para *A. geoffroyi* y *M. arctoides* .....99

Tabla 8. Comparación de las medias del ángulo inferior del cuerpo calloso entre *A. geoffroyi* y *M. arctoides* .....99

Tabla 9. Comparación de las medias de los segmentos del cuerpo calloso entre *A. geoffroyi* y *M. arctoides* .....101

Tabla 10. Comparación intraespecífica de las medias de los hemisferios de *A. geoffroyi* y *M. arctoides* .....102

Tabla 11. Comparación interespecífica de las medias de los hemisferios entre *A. geoffroyi* y *M. arctoides* .....102

|  |     |
|--|-----|
| Tabla 12. Valores del Índice de preferencia manual (HI) por prueba .....   | 106 |
| Tabla 13. Media del peso corporal, volumen cerebral, área media sagital del cuerpo calloso de 67 sujetos pertenecientes a 13 especies de antropoides.... | 109 |
| Tabla 14. Coeficiente de encefalización y peso corporal de diversas especies de primates.....  | 111 |

### ***Índice de gráficos.***

|  |     |
|--|-----|
| Gráfico 1. Valores del cociente de asimetría hemisférica (AQ) .....      | 104 |
| Gráfico 2. Valores del Índice de preferencia manual (HI) por prueba..... | 105 |
| Gráfico 3. Total del Índice de preferencia manual (HI).....              | 107 |

## Agradecimientos

¡Por fin soy doctora! Y esto lo debo a un sin fin de gente a la que me gustaría agradecer su invaluable ayuda en mi formación. Un lugar muy especial merecerá siempre mi tutor el Dr. Jairo Muñoz Delgado. Su interés, entusiasmo y guía fueron parte importante para esta investigación. Sobre todo gracias por entender la independencia que necesitaba para gozar de mis proyectos personales.

Los años vividos durante el doctorado oscilaron entre lo real, lo irreal, la ironía y la paradoja, por lo que me pareció inútil tratar de cambiar el estado de las cosas y me dediqué a aprender y a gozar de la impermanencia. Esto combinado con la generosidad que ha tenido la vida conmigo me ha enseñado a sonreír y a conservar la costumbre de mantener un espíritu inquieto y tranquilo aunque esto parezca una contradicción.

Fue igualmente un honor compartir este trabajo con los otros miembros de mi comité: El Dr. Carlos Serrano quien siempre ha apoyado mi trayectoria académica y el Dr. José Luis Díaz quien me ayudo a dar forma, a afinar y a refinar muchas de las ideas presentes en esta disertación. Creo que durante este tiempo me acostumbé a escribir presuponiendo sus ojos críticos y alentadores encima de mi hombro.

También mi gratitud muy especial al Dr. Marc Braun de la Universidad de Nancy, Francia, quien durante mi estancia de investigación en esta universidad me dio la oportunidad de un viaje sorprendente por el quehacer neurocientífico y su método. Gracias también a su familia y a su equipo por tan cálido recibimiento.

Como mencionaba, en esta tesis subyacen la colaboración desinteresada y la rica discusión de muchos personajes, ejemplo de ello es el Dr. Rubén Conde quien me rescató de muchas de mis cabilaciones técnicas, David Trejo, Sarael Alcauter y por supuesto la participación de Aurelio Campos y Rafael Ojeda, todos ellos fueron de gran valía en la parte operativa.

Durante este tiempo intercambie experiencias con mis compañeros y amigos del laboratorio de Cronoecología, gracias por este tiempo, sobre todo gracias por escuchar innumerables veces mi tema y comprender mis silencios, gracias hermanitos, cuasihermanitos, madres y padre. Y claro gracias por acompañarme a deshoras para preparar a los monitos y por su colaboración en las pruebas de lateralización.

Este trabajo tuvo algunos interludios. En ellos compartí experiencias enriquecedoras que me hicieron trascender los libros y conocer a grandes amigos que siempre han estado al tanto de este proyecto, gracias amigos de la Asociación Mexicana de Primatología, de los Zoológicos del GDF y de Conservación sin Fronteras, gracias por no cesar de preguntar: ¡ya! ¡ya! ¿Para cuándo? Gracias por su ayuda y por todo lo vivido.

Siempre me dará risa como conocí a la Dra. Silvia Hidalgo, coincidencias de la vida, bueno me alegro de esta gran coincidencia. Gracias doña, ha sido para mí un deleite compartir ideas, discutir las y fortalecerlas juntas, gracias por brindarme tu amistad, ejemplo y asesoría, a pesar de todos los vericuetos. Igualmente gracias al Dr. Alfredo Rodríguez y a sus colaboradores por recibirme en el Laboratorio de Imagen y Resonancia Magnética de la UAM, espero que este sea el inicio de muchos proyectos juntos.

La parte estadística fue cuidada por el Dr. José Luis Castrejón, gracias José Luis por ser mi maestro y amigo. Mi gratitud también a mis maestros (en muchos sentidos) la Dra. Ana María Santillán y el Dr. José Luis Vera por soportar mis apuraciones para leer este trabajo y por sus atinados comentarios.

El resultado de este proyecto no hubiera sido posible sin la colaboración de mi maestro el Dr. Fernando Chico Ponce de León. Nunca dejaré de maravillarme el espectáculo que significa verlo conversar con maestría de cualquier tema. Inteligente, culto, incisivo pero sobre todo un gran ser humano, gracias por aceptarme como su pupila.

Mis padres, que ahora lucen sus cabellos grises (y algunos verdes por mi causa) pero que en amor y generosidad son los mismos que hace años. Gracias por entender mi locuacidad y por introducirme al mágico mundo de la ciencia que disolvieron en la experiencia cotidiana desde mi niñez. Espero algún día retribuirles parte de lo mucho que me han dado.

Finalmente mi más profunda gratitud a la UNAM, al Posgrado en Antropología y al CONACYT por la gran calidad educativa que me han brindado y por el financiamiento otorgado a lo largo de este proyecto. También y no menos importante, gracias a Luz, Vero, Hilda, Paty y a la coordinación del posgrado por siempre estar ahí, ayudandome con trámites, papeles y dudas existenciales. Y a todos los que he omitido en estas páginas, pero que han seguido atentamente este proyecto.

De esta manera concluye esta travesía. Lo sombrío es que los de mi generación y los de generaciones subsecuentes tenemos que arreglarnos cada vez con menos. Menos esperanzas, exiguos ingresos, ocupaciones temporales, así que no nos queda de otra más que construir el futuro y como decía Piere Curie hacer de la vida un sueño y de los sueños una realidad.

*SABBE SATTA SHUKI HONTU*

## Agradecimientos institucionales



Posgrado en Antropología, Instituto de Investigaciones Antropológicas, Departamento de Historia y Filosofía de la Medicina, Laboratorio de Neuropsicología de la Facultad de Medicina, UNAM.



Grupo de Cronoecología y Etología Humana, Departamento de Neuroanatomía, Área de Neuroimagen del Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente.



Hospital Infantil de México Federico Gómez



Universidad de Nancy, Francia



Centro Nacional de Investigación en Instrumentación e Imagenología UAM-I



Hospital Ángeles del Pedregal



Laboratorios Azteca



Escuela Nacional de Antropología e Historia



Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

## Resumen

Como reflexionó Washburn en 1951 la Antropología Física debe enfocar sus esfuerzos en alcanzar una mejor comprensión del proceso de evolución primate en general y humana en particular, en este contexto la multidisciplinaria e interdisciplinaria juegan un papel fundamental para entender el comportamiento humano, su biología y su historia (Washburn, 1951; Ponce de León, 2007; Fuentes, 2010). Ejemplo de lo anterior ha sido el estudio del cerebro el cual es punto de confluencia para diversas disciplinas, donde la Antropología ha aportado datos de interés a su proceso evolutivo, variabilidad y función (Semendeferi, 2001; Rilling, 2008).

En este sentido, la suma de otras disciplinas como las neurociencias y la inclusión de técnicas de neuroimagen no invasivas como la Resonancia magnética han hecho posible comparar cerebros *in vivo* de humanos y primates, lo que nos permite elucidar estructuras morfológicas y relacionarlas con diversas habilidades cognitivas y así comprender mejor el fenómeno humano (Damasio y Semendeferi, 1999; Paxinos et al., 2000; Semendeferi, 2001; Saleem y Logothetis, 2007; Rilling, 2008; Falk, 2008).

Ante estas posturas, el presente trabajo se orienta en el estudio de la filogenia del cuerpo calloso con énfasis en el análisis de esta estructura en el mono araña (*A. geoffroyi*) y el macaco cola de muñón (*M. arctoides*) en relación a la asimetría hemisférica y la lateralización manual.

Hace unos 50 millones de años, aparece la tendencia al aumento en el volumen del encéfalo en el orden primate (Allman, 1971, 1991). Este crecimiento, introduce problemas para la comunicación interhemisférica de regiones que están funcionalmente relacionadas pero anatómicamente localizadas en hemisferios diferentes (Rilling e Insel, 1999). En el ámbito evolutivo, los estudios han mostrado que el incremento cerebral está asociado con la reducción de las conexiones interhemisféricas; el área media sagital del cuerpo calloso debe ser relativamente mas pequeña en primates con cerebros grandes, al mismo tiempo

esto se correlaciona con la dominancia interhemisférica y el fenómeno de lateralización con resultados en el incremento de la independencia de los hemisferios.

Para probar esta hipótesis, se realizó un MRI (scanner 3T Achieva-Phillips, antena Sense Flex-M, secuencia Turbo Spin Echo) de 14 sujetos y se les realizaron pruebas de preferencia manual. Por otra parte, se llevó a cabo un meta análisis de la filogénia del cuerpo calloso con un total de 13 especies con una n=67 sujetos (Rilling & Insel, 1999; Sánchez et al., 1998; Hellner-Burris, et al., 2010).

Todas las mediciones fueron realizadas con el software Osirix. El cuerpo calloso fue identificado realizando un método biplanar. Las mediciones se obtuvieron con un trazado manual mediante el programa señalado y comparados por diferentes observadores (n=6) para confiabilizar los datos se realizó un índice inter e intraobservador con una significancia de 0.99. El área del cuerpo calloso, longitud, área hemisférica y longitud hemisférica se obtuvieron usando un método similar al descrito por Erdoğan et al., (2005) y Anagnostopoulou (2008). Se realizó una reconstrucción tridimensional del cerebro y del cuerpo calloso basado en el algoritmo de Delaunay, todas las imágenes fueron adecuadamente contrastadas. (Rilling & Insel, 1999; Sherwood et al., 2004; Hellner-Burris, et al., 2010). El tamaño relativo del cuerpo calloso fue calculado con la fórmula de Rilling & Insel (1999). La delimitación de los segmentos del cuerpo calloso se basaron en los resultados del estudio de tractografía de *Macaca rhesus* y *Homo sapiens* de Hofer et al (2008).

Confirmamos la tendencia que Rilling e Insel (1999) reportan: la media de la proporción del cuerpo calloso con respecto al volumen del cerebro para los cébidos como el mono araña es de 1.10 y para los cercopitecidos como el macaco cola de muñón es de 0.97. Esta proporción y los datos filogenéticos sugieren que las conexiones interhemisféricas vía el cuerpo calloso tienen una tendencia a la reducción en primates con cerebros grandes. De cualquier forma, estos datos tienen que ser confirmados usando métodos de tractografía para



confirmar si los cambios en el volumen relativo del cerebro se reflejan en el arreglo de las fibras del cerebro que cruzan el cuerpo calloso (Hofer, et al., 2008). Por otra parte, la evidencia sugiere un gran cruzamiento de fibras del cuerpo calloso en especies ambidiestras, que reflejan una simetría hemisférica.

Los sujetos no mostraron diferencias significativas en la preferencia manual (Wilcoxon test). Aunque cuando las pruebas fueron comparadas independientemente podemos observar que dos factores influyeron la preferencia manual a) la exigencia corporal de la prueba y b) la guía visual. De acuerdo con estos datos los monos arañas y los macacos cola de muñón tienen una estrategia manual ambidiestra pero es prematuro afirmar por qué y qué nivel de preferencia manual exhiben estas especies, por ello basados en la bibliografía hacemos algunas reflexiones para la aplicación de pruebas de lateralidad. Por otra parte, la dinámica socioecológica de estas especies pudo haber creado retos en la interacción espacial y en las habilidades cognitivas.

Aunque los primates no pueden ser tomados como fósiles vivientes representantes de un estado ancestral del humano moderno (Tooby y DeVore, 1987; Rilling, 2008), los estudios comparativos permiten estudiar rasgos en diversas especies, asociarlos con su ecología particular y plantear su filogenia a la luz de la teoría evolutiva (Santillan-Doherty, 2004).

Palabras clave: evolución del cerebro, comunicación interhemisférica, meta análisis filogenético.

## Abstract

As Washburn said in 1951, Physical Anthropology should focus its efforts on reaching a better understanding of the processes of primate evolution in general and human evolution in particular. In this context multidisciplinary and interdisciplinary approaches play a fundamental role in the understanding of human behavior, its biology, and its history (Washburn, 1951; Ponce de León, 2007; Fuentes, 2010). Example of this is the study of brain, which is a point of confluence for different disciplines, and where Anthropology has provided information of interest regarding the brain's evolutionary processes, variability and function (Semendeferi, 2001; Rilling, 2008).

In this way, the inclusion of other disciplines like neuroscience, and more recently, noninvasive neuroimaging techniques such as magnetic resonance imaging have made it possible to compare living human and nonhuman primate brains. This allows us to elucidate the morphological structures of the brain as related to cognitive abilities and thus better understand the human phenomenon (Damasio y Semendeferi, 1999; Paxinos et al., 2000; Semendeferi, 2001; Saleem y Logothetis, 2007; Rilling, 2008; Falk, 2008).

Given these positions, this paper focuses on the study of the phylogeny of the corpus callosum, with emphasis on the analysis of this structure in the spider monkey and stump tailed macaque as related to hemispheric asymmetry and lateralization.

In the primate order, the tendency of brain volume to increase appeared approximately 50 million years ago (Allman, 1991). This remarkable growth introduced potential connectivity problems for regions that are functionally linked but anatomically located in different hemispheres (Rilling & Insel, 1999). In an evolutionary scope, studies have shown that increased brain size is associated with reduced interhemispheric connections; the mid-sagittal area of the corpus callosum should be relatively smaller in primates with the largest brains, at the

same time, this should correlate with hemispheric dominance and lateralization phenomenon resulting in increasingly independent hemispheres.

To test this hypothesis, we used MRI scans (3T Achieva-Phillips scanner, together with a two-coil array and a Sense Flex-M coil, Turbo Spin Echo Sequence) from 14 subjects, on whom we performed hand preference tasks. Also, a meta-analysis of the phylogeny of the corpus callosum with 13 species and n=67 subjects (Rilling & Insel, 1999; Sánchez et al., 1998; Hellner-Burris, et al., 2010) was performed.

All measurements were made with the Osirix analysis software program. Corpus callosum (cc) was identified using a biplanar method. Measurements were obtained by manual trace and compared by different observers (n=6) using Cronbach's alpha reliability index with a significance of 0.99. Corpus callosum area, length, hemispheric area and length measurements were taken using a method similar to that described by Erdoğan et al., (2005) and Anagnostopoulou (2008). Based on a Delaunay algorithm, brain volume was calculated; all the images were adequately contrasted (Rilling e Insel, 1999; Sherwood et al., 2004; Hellner-Burris, et al., 2010). The relative size of the corpus callosum was calculated with the formula from Rilling & Insel (1999). The demarcation of corpus callosum segments was based on tractography results of Hofer et al (2008) of *Macaca rhesus* and *Homo sapiens*.

We confirm the tendency that Rilling and Insel (1999) report: the mean ratio of corpus callosum for Cebidae such as spider monkeys is 1.10 and for Cercopithecida such as stump tail macaques is 0.97. These ratios and phylogeny data suggest that interhemispheric connections via corpus callosum have a reduction tendency in large primate brains. However this data has to be confirmed with tract tracing techniques in order to confirm whether evolutionary changes in relative brain volumes are reflected in the arrangement of related fibers crossing the corpus callosum (Hofer, et al., 2008). Then again, evidence suggests a greater cross-sectional area of the corpus callosum in ambidextrous species, which reflect cerebral hemispheric symmetry.

The subjects didn't display significant differences in hand preference (Wilcoxon test). Although when success was compared for attempts, we observed that two factors influenced in manual preference a) demand on the body required by the test and b) visual guide. According with this data spider monkeys and stump tail macaque used a bimanual strategy but it is premature to assert why and what level of handedness these species exhibit, which is the reason why, based on literature, some reflections were made regarding laterality tests. Moreover, their socio-ecological dynamic could be producing challenges regarding spatial and cognitive abilities.

Although primates cannot be taken as living fossils, representatives of an ancestral state of the modern human (Tooby y DeVore, 1987; Rilling, 2008), comparative studies allow us to study various species traits, associate them with their particular ecology and place their phylogeny in the light of evolutionary theory (Santillan-Doherty, 2004).

Key words: brain evolution, inter-hemispheric communication, meta-analysis of the phylogeny.

## Capítulo I.

# Cerebro y Antropología

*Muchos de los atributos más distintivos de nuestra especie son producto de nuestro cerebro. Por tanto, para entender su función, desarrollo, variabilidad y evolución, debemos adentrarnos en el campo de las neurociencias.*

*James K. Rilling, (antropólogo, 2008)*

## Introducción

A finales de junio de 2010, acudí al congreso de la American Society of Primatology, escribo este episodio porque fue en la salas de los aeropuertos y posteriormente en esta reunión donde acabé de darle forma a este capítulo. Asistí para presentar un tema relacionado con las Imágenes del cerebro del mono araña por resonancia magnética, sin embargo yo todavía me sentía como una estudiante totalmente antisofisticada, delirante y muy feliz de estar ahí por lo que la prudencia habría sido un error. Uno de los decanos de la primatología que estaba en el congreso se acercó después de haber expuesto mi trabajo y me dijo: -me alegro que los antropólogos estén inmersos en estos temas-. Se retiró, mientras yo me quedé distraída con el comentario. Efectivamente, el estudio del cerebro ha sido un punto de confluencia para diversas disciplinas y la Antropología ha tenido especial interés en su evolución. Ya en el siglo XIX Paul Broca<sup>1</sup> (1824-1880) médico, neurólogo y antropólogo reconocía los profundos vínculos entre la fisiología cerebral de primates no humanos y humanos. Fue de los primeros en cuestionar uno de los tópicos centrales de esta tesis: la manera en que se separan las funciones existentes entre ambos hemisferios (Sagan, 1984; Arsuaga, 2001; Gould, 2003;).

Pero también, la Antropología ha pasado por épocas lóbregas como podemos constatar en algunas obras del siglo XIX donde se estudiaba al cerebro usando técnicas como la craneometría y la frenología (ver figuras 1 y 2) para tratar de probar la superioridad del ser humano ante otros animales, de hombres frente a mujeres<sup>2</sup>, de los blancos frente a otras razas, justificar la criminalidad y las diferencias en las clases sociales (Leuret y Gratiolet, 1839; Broca, 1888; Lombroso, 1940; Marshall y Magoum, 1998). Siguiendo la doctrina

---

<sup>1</sup> La obra de Broca y la polémica desatada por algunas de estas investigaciones se puede consultar de manera amplia en Broca, 1888 y Gould, 2003.

<sup>2</sup> Broca señalaba por ejemplo que la diferencia en el peso entre el cerebro femenino y masculino, se debía a que el cerebro femenino había degenerado a través del tiempo debido a la utilización parcial del mismo por las estructuras sociales existentes impuesta a las mujeres (Gould, 2003).

localizacionista donde rasgos o diferencias morfológicas se correlacionaban con determinadas funciones (Jerison, 1976). Por mucho tiempo, el énfasis en las investigaciones se circunscribió a inferir capacidades mentales a partir del peso del encéfalo, el tamaño del cerebro y la capacidad craneal (Allman, 1971; Jerison, 1973; Holloway, 1974; Falk, 1978; Gould, 2003; Dunbar, 1998

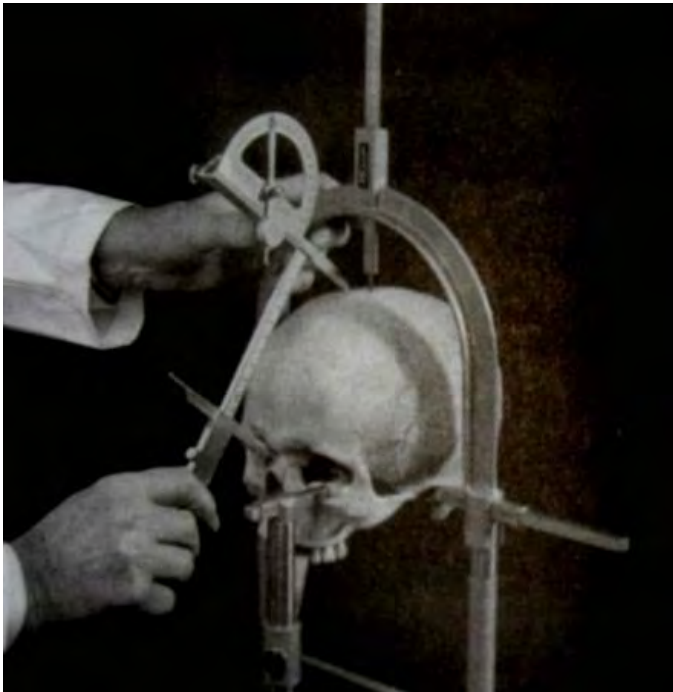


Figura 1. La craneometría creó varios índices, proporciones e instrumentos para medir las formas y tamaños de las cabezas.





de capacidad mental entre el hombre y otros animales es de grado y no de clase (Platas et al., 2011). Un buen ejemplo de la aproximación propuesta por Darwin, apoyándose en anatomistas de la época como Huxley y Bishop, es la siguiente cita:

*“Es notorio que el hombre se construye en el mismo tipo general o modelo de otros mamíferos...El cerebro, el más importante de todos los órganos sigue la misma ley, cada fisura y doblez en el cerebro del hombre tiene su analogía en el del orangután”* (Darwin, 1871:10)

Por otra parte, los argumentos craneométricos perdieron gran parte de su prestigio, cuando los Antropólogos basados en la evidencia en campo, demostraron que las diferencias entre los grupos en el tamaño del cerebro, no tenían ninguna relación con la inteligencia y nuevas metodologías proveían información más precisa. (Gould, 2003).

Una de las aportaciones fundamentales de la Antropología a las Neurociencias señala Rilling (2008) es que si bien los cerebros existen y tienen que ser estudiados, es fundamental investigar los procesos por los cuales se han desarrollado y las presiones selectivas a las que han estado sometidos considerando un tiempo evolutivo. Sólo así es posible entender algo tan complejo como el cerebro. En el siglo XX el tamaño del cerebro era aún una preocupación para la Antropología, pero la discusión se orientó hacia las implicaciones que había tenido en la evolución del orden primate y en el proceso de hominización el poseer cerebros grandes (Hofman, 2001; Gibson, et al., 2001), si los humanos tienen cerebros más grandes que otros mamíferos y que sus ancestros tempranos, ¿qué involucraba esto?, ¿cómo se puede cuantificar la evolución del encéfalo? Falk (1980), después de hacer una revisión de la literatura paleoneurológica, señala que para despejar estas cuestiones se sucedieron dos líneas explicativas:

1. En 1948, Keith desarrolló la teoría del “rubicon cerebral” separando simios y australopitecidos de Homo. De acuerdo con Keith una masa crítica de entre

700 y 800 cc del volumen del cerebro es necesaria para lograr un proceso de pensamiento complejo asociado con el ser humano (Falk, 1980).

2. Por otra parte la línea que fortaleció Jerison sostiene que la evolución del cerebro puede ser analizada en términos de factores “residuales” del cerebro (factores de encefalización) así como neuronas extra, a partir de la clasificación del tamaño de los cuerpos en relación con el tamaño de sus cerebros (Jerison, 1963, 1973; Falk, 1980).

El concepto del rubicon cerebral aunque favorecido por muchos años, encontró muchos ataques<sup>4</sup> sobre todo después de la década de los setenta. Continuaron las críticas de tomar el volumen del cerebro como un índice de las capacidades mentales. Harry Jerison (1973, 1985<sub>a</sub>, 1985<sub>b</sub>) siguió otra alternativa que planteaba relacionar la curva específica del tamaño del cerebro *versus* el tamaño del cuerpo para diversas especies<sup>5</sup>, resignifica el concepto del tamaño del cerebro y lo utiliza como un sustituto operacional para crear el coeficiente de encefalización (EQ)<sup>6</sup>. Este coeficiente indica simplemente la disparidad entre el tamaño que se espera para el cerebro de un organismo de determinado tamaño y el tamaño que tiene en realidad. El cálculo de los índices de encefalización han sido objeto de muchas modificaciones ajustando su fórmula según el orden filético en estudio (Jerison, 1973, 2001; Ruff et al., 1997). Desde luego, estos índices de encefalización son más satisfactorios que el volumen o el peso bruto del encéfalo y han sido muy útiles para la Antropología ya que se pueden aplicar

---

<sup>4</sup> Probablemente después de los años setenta estas críticas se acentuaron más, con el estudio más detallado de los estudios cognitivos en primates y mamíferos marinos.

<sup>5</sup> Las ideas de Jerison sobre la evolución del cerebro son la continuidad de los planteamientos establecidos por Eugene Dubois y el neuroanatomista Gerhard Bonin. Este último estableció un logaritmo de regresión para determinar el peso del cerebro (log) y el peso del cuerpo (log) de los mamíferos (Von Bonin, 1963; Jerison, 2001).

<sup>6</sup> En 1973 Jerison representó el peso del cuerpo y el peso del cerebro de 198 especies de vertebrados. Y encontró que toda la población de especies podía dividirse por un lado en peces, anfibios y reptiles que mantenían una relación cerebro cuerpo lineal y por otro lado los mamíferos cuyo peso del cerebro ha ido en aumento progresivamente respecto a la del cuerpo. Por tanto imaginemos que si el cociente del humano fuera 1:1 entonces nos correspondería un cuerpo con un peso semejante al de un elefante (Jerison, 1973).

al registro fósil de los homínidos, siempre que se conserven los cráneos<sup>7</sup> que permitan calcular el volumen endocraneal y esquelético como para estimar su peso corporal (Arsuaga, 2001). Acerca del coeficiente de encefalización (EQ) Gould (2001) señala que es obvia su referencia a la tradición del coeficiente de inteligencia (IQ), que se ha estudiado desde Aristóteles pasando por Cuvier y Dubois. El trabajo de Jerison respecto al coeficiente de encefalización representa un refinamiento de dos siglos de estudio (Jerison, 2001; Gould, 2001).

Otras de las implicaciones que ha tenido el aumento evolutivo del tamaño del cerebro es que, por una parte, podemos cuestionar el por qué, si la selección natural tiene como meta minimizar el gasto de energía, cuál sería la razón de tanta inversión en la operación de un gran sistema nervioso como parte de la adaptación. La hipótesis del Tejido Costoso (Aiello 1997; Aiello et al., 2001), plantea que la tasa metabólica basal (BMR) se mantiene equilibrada a expensas de reducir el tamaño de otros órganos costosos como el intestino, esto está correlacionado directamente con la adopción de una dieta de alta calidad y de fácil digestión como la que se dio en el proceso de hominización. De esta forma los cambios en la dieta fueron necesarios para la evolución de grandes cerebros (Aiello et al., 2001). También uno de los postulados para explicar las implicaciones de un cerebro grande y su mantenimiento es la hipótesis de la Energía Maternal (Martin, 1996) que señala que la correlación entre el metabolismo basal adulto y el tamaño del cerebro es relativamente trivial<sup>8</sup>. La correlación fundamental radica en la tasa metabólica de la madre (que canaliza durante la gestación y la lactación) y el tamaño de cerebro que va a desarrollar

---

<sup>7</sup> Los endocráneos de fósiles además del volumen pueden ser fuente de otros datos aunque de difícil lectura como la localización y extensión de estructuras y áreas como la corteza visual y el área de Broca (Arsuaga, 2001).

<sup>8</sup> Al respecto Leslie Aiello (2001) señala que las dos hipótesis no son opuestas sino complementarias.

su descendencia<sup>9</sup> (Martin, 1996; Aiello et al., 2001). Las soluciones al problema del incremento energético de la madre para parir cerebros tan grandes (como es el caso de los primates) pudo haber sido cambios en la organización social, en las relaciones interpersonales y nuevos roles como el de las abuelas y las tías (Hawkes et al., 1997; Aiello et al., 2001). Dunbar (1993, 1998) refiere que una de las implicaciones del aumento del cerebro y la reorganización del cerebro primate vía el incremento de la neocorteza, es la complejización de la vida social, vista en términos del aumento en el número de individuos que conforman el grupo y esto estaría ligado al desarrollo de la inteligencia social. Otra de las hipótesis sobre la evolución del tamaño del cerebro es la hipótesis del radiador, concerniente a que la evolución de la anatomía vascular es la respuesta a la regulación de la temperatura combinada con una selección al bipedalismo (Falk, 1990, 2005).

Otro de los procesos importantes fue sin lugar a dudas la reorganización del cerebro donde diferentes áreas se expandieron o redujeron, por ejemplo en el patrón del cerebro póngido se observan algunas asimetrías mientras que para Homo ya hay una especialización hemisférica y un mayor grado de occipitalización y frontalización (Glissen, 2001; Semendeferi, 2001). El crecimiento del cerebro está acompañado con el decremento de la velocidad de transferencia hemisférica. Con el objeto de mantener el poder de procesamiento, el número de elementos hemisféricos aumenta, por tanto, podemos esperar que grandes cerebros tengan un alto grado estructural y funcional de especialización hemisférica (Rilling e Insel, 1999; Glissen, 2001). Por otra parte, autores como Falk (1980) han relacionado las reestructuraciones del cerebro con funciones de especialización que requieren una lateralización muy concreta para su producción y decodificación como el lenguaje. Otra muestra de especialización hemisférica es la preferencia manual y es fácil imaginar todo el *boom* que esto

---

<sup>9</sup> Es importante señalar que en los primates a diferencia de otros mamíferos, la velocidad de crecimiento del cerebro es diferente y que se extiende a la etapa postnatal, la niñez y la adolescencia.

implica en la producción de herramientas. Volveremos al tema de especialización hemisférica en los capítulos subsecuentes.

La posibilidad más plausible para explicar la tendencia al aumento del cerebro en los primates, pudo haber sido un proceso multifactorial que conjuntó seguramente: el equilibrio en el gasto energético, la interacción social, las historias de vida y muchos otros factores que han mantenido planteado generaciones de Antropólogos y otros especialistas.

El estudio de la evolución del cerebro humano desde un enfoque antropológico, se ha orientado en cuatro sentidos de acuerdo con su metodología de estudio (ver tabla 1):

1. La paleoneurología, la cual hace un énfasis en el estudio de los endocráneos y cráneos de los homínidos fósiles (como las capacidades craneales, detalles en las fisuras, trazos de las meninges y patrones morfológicos como asimetrías en la corteza), para analizar a partir de las huellas dejadas por los encéfalos el cambio en las estructuras e hipotetizar probables comportamientos (Jerison, 1973; Holloway, 1974; Falk, 1980, 1996; Delson et al., 2000).
2. La neurología comparativa, la cual a partir de contrastar diferentes cerebros de primates contemporáneos busca establecer las diferencias y similitudes en diversas estructuras, para hipotetizar la evolución del cerebro humano. También provee explicaciones de la diversidad cognitiva y comportamental que encontramos a lo largo del orden primate (Falk, 1980; Martin, 1990, Barton & Harvey 2000; Semendeferi, 2001; Sherwood et al., 2004; Rilling, 2008).
3. La arqueología cognitiva, la cual a partir de evidencias indirectas como las herramientas o sitios arqueológicos que revelen patrones del comportamiento homínido, infieren la presencia y el desarrollo de diversos

procesos cognitivos y la conducta homínida del Plio-Pleistoceno (Delson, et al., 2000; Ponce de León, 2005).

4. Estudios en primates no humanos como referentes del desarrollo de conductas humanas (Washburn, 1951; DeVore y Hall, 1965; Tooby, 1992; Fedigan, 1982; Strum y Mitchel, 1987; Sussman, 1987; Tooby y DeVore, 1987; Tanner, 1987; Mac Grew, 1992; Moore, 1996; Stanford, et al., 1994; Boesch y Boesch, 1999).

Todas las líneas a pesar de las limitaciones pueden ser usadas en su conjunto o complementariamente para entender la evolución del cerebro, ya que por si sola, ninguna es suficiente para un completo entendimiento (Delson et al., 2000).

| Enfoque                | Ejemplo   |   |
|------------------------|---|---|
| Paleoneurología        | La Paleoneurología provee datos del encéfalo, a partir de la reconstrucción de endocráneos de homínidos fósiles.  |    |
| Neurología comparativa | Algunas técnicas que emplea la neurología comparativa entre otras, son la Resonancia Magnética (MRI) donde se puede observar la anatomía de diversas estructuras y la Tomografía por emisión de positrones (PET) donde se ve la activación de áreas a partir del metabolismo de la glucosa. |   |
| Arqueología cognitiva  | La Arqueología cognitiva ha realizado inferencias sobre la familia, comportamientos lúdicos y las características de la marcha a partir de las huellas de Laetoli, Tanzania.  |  |
| Primatología           | La Primatología ha desarrollado modelos para entender el comportamiento de homínidos fósiles a partir del estudio de las conductas en primates no humanos.  |  |

Tabla 1. Resumen de los enfoques que la Antropología ha abordado para estudiar la evolución del cerebro.

## 1.1 La Resonancia magnética en los estudios antropológicos.

En nuestros días, los estudios en Antropología se han encaminado a comprender las bases neuronales de la especialización del comportamiento en primates humanos, no humanos y sus antecesores, por lo que, el trabajo conjunto con las neurociencias ha contribuido a la generación de explicaciones en estas cuestiones (Rilling, 2008). El desarrollo de técnicas de imagenología no invasivas y de alta sensibilidad, aplicadas al estudio del cerebro como la resonancia magnética (MRI), la resonancia magnética funcional (fMRI), la tomografía por emisión de positrones (PET) y la tomografía tridimensional (3DCT), proveen una visión integrada de las estructuras cerebrales y su función que no estaba disponible anteriormente, permitiendo estudios más minucioso sobre la neuroanatomía (ver tabla 2) (Semendeferi, 2001; Saleem y Logothetis, 2007; Paxinos et al., 2000; Rilling, 2008), incrementando la información y la posibilidad de analizar las diversas áreas del cerebro durante la evolución del orden primate (Falk, 2008) y relacionar estos datos con la socioecología y la historia de vida que presentan diversas especies de primates.

El desarrollo de métodos indirectos como las imágenes por resonancia magnética<sup>10</sup> (MRI por sus siglas en ingles), han potenciado y refinado la información en los estudios de anatomía comparada en primates no humanos (Falk, 2008). Estas técnicas pueden ser usada no solamente para analizar imágenes anatómicas o estructuras sino también para investigar la función de un

---

<sup>10</sup> Uno de los primeros estudios comparativos de primates no humanos con humanos usando técnicas de neuroimagen (MRI) fue hecho en 1994 por Katherina Semendeferi y Hanna Damasio, obteniendo imágenes de resonancia magnética de cadáveres de un chimpancé, un gorila, un orangután, un gibón y un macaco. Los cerebros fueron reconstruidos en tres dimensiones y se estudiaron los lóbulos frontales, porque estos están asociados con aspectos de cognición como la toma de decisiones, la planeación, el lenguaje y expresiones artísticas muchas de las cuales se piensa son exclusivas del humano. Los resultados demostraron que los humanos tienen lóbulos frontales más grandes sólo en términos absolutos, seguidos por grandes simios y los gibones, cualquier medida relativa pone en evidencia que los lóbulos frontales no son tan grandes en humanos.



órgano e incluso visualizar que estructuras se involucran (Mac Robbie et al., 2006).



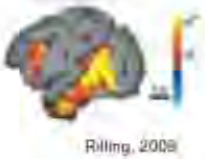
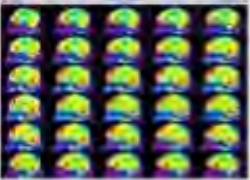

| Técnica | Propósito   | Ejemplo   |
|---------|---|---|
| MRI     | Estudio de la anatomía regional del cerebro, nos da la posibilidad de entender la función, desarrollo, variabilidad y evolución de diversas estructuras.  |                    |
| DTI     | La Imagen ponderada por difusión pone de manifiesto los tractos neurales, aprovechando la difusión de agua en el cerebro (Wakana et al., 2004; Hofer, 2007)   | <br>Hofer, 2007    |
| fMRI    | Mapea imágenes de las funciones cerebrales a partir de los niveles de oxígeno en el flujo sanguíneo (Rilling, 2008).  | <br>Rilling, 2008 |
| PET     | Proporciona imágenes de las funciones cerebrales a partir de la recepción y distribución del metabolismo de la glucosa . (Eberling et al., 1995; Rilling, 2008).  |                  |
| 3DCT    | La Tomografía computarizada genera imágenes volumétricas a partir de un equipo especial de Rayos X. Los datos son procesados por la computadora para formar imágenes seccionales de los tejidos y órganos del cuerpo (Schoenemann, 2007). |                  |

Tabla 2. Resumen de las técnicas de neuroimagen.

La MRI, al aplicar un campo magnético constante generado por un imán y pulsos de radiofrecuencia, las cuales están sintonizadas al núcleo del átomo de hidrógeno, sobre un cuerpo en este caso el cerebro, genera imágenes basadas en la presencia de agua en los tejidos corporales que va del 70 al 90% y detecta cambios sutiles en la composición magnética de los núcleos (Mac Robbie *et al*, 2006). Por ello, cuando se libera el campo magnético, se emiten ondas de radio que forman imágenes a partir de mapas de hidrógeno.

Los campos magnéticos no producen radiaciones ionizantes, por lo tanto no tienen sus riesgos ni consecuencias por lo que se considera a esta técnica como inocua (Ojeda, 2006; Rodríguez-González *et al.*, 2005). Gracias a su notable resolución de contraste, la MRI permite una descripción neuroanatómica de alta resolución de órganos y tejidos en tiempos de adquisición cercanos a 20 milisegundos sin afectar su estructura ni función (Rodríguez-González *et al.*, 2005). La resonancia es particularmente efectiva en discriminar entre materia gris y materia blanca del cerebro debido a las diferencias en la composición de agua y grasa (ver fig. 3) (Rilling, 2008). Se conocen tres tipos de imágenes ponderadas de acuerdo al tiempo de relajación que describen la evolución de la magnetización en el tiempo, T1 (relajación longitudinal), T2 (relajación transversa) y densidad protónica. Las imágenes T1 muestran la grasa como una señal blanca o brillante, en tanto que el líquido céfalo raquídeo (LCR) aparece oscuro. Mientras que en las imágenes T2 la grasa es oscura, la sangre y el líquido céfalo raquídeo son blancos (ver fig. 3) (Ojeda, 2006; Mac Robbie *et al*, 2006).

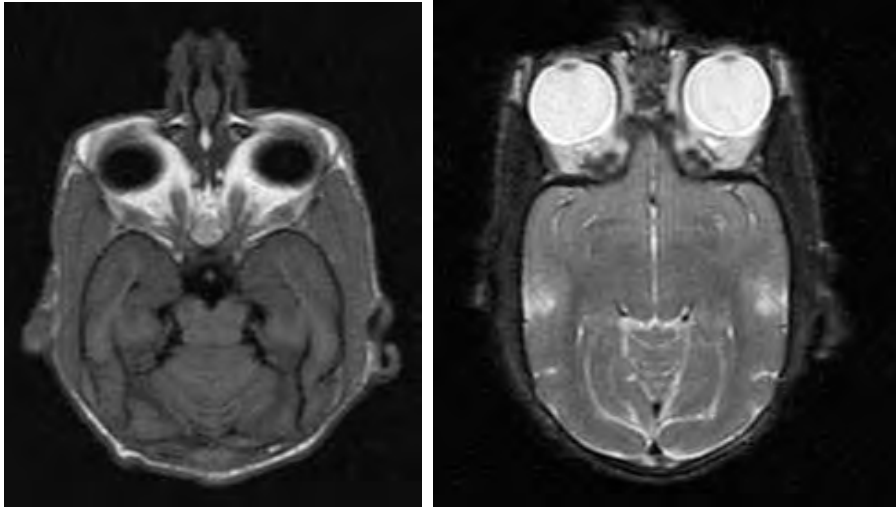


Figura 3. La imagen de la derecha muestra un corte axial de mono araña en un tiempo de relajación T1 y la imagen de la izquierda en un corte axial de mono araña en un tiempo de relajación T2.

Esta técnica ofrece una solución a problemas metodológicos asociados con las mediciones de cerebros, al proporcionar una detallada representación de sus estructuras. El margen de error ha sido uno de los problemas potenciales en estudios paleoneurológicos y los estudios en cadáveres, los cuales hacen referencia de estructuras neuronales a partir de endocráneos, cráneos y primates *ex vivo* (Hopkins y Marino, 2000). Las mediciones, al ser realizadas en ejemplares vivos, como es el caso de este estudio evitan las modificaciones y desplazamientos *postmortem* de las estructuras, agravados por la fijación y otras manipulaciones (Cuendod, et al 1991).

Por ahora la MRI revela sólo la anatomía gruesa, los campos macroscópicos del cerebro, sin acceso a lo microscópico como la arquitectura celular (Rilling, 2008). En todo caso, las técnicas de neuroimagen están avanzando tan rápidamente que es muy probable que en un futuro cercano podamos ver detalles del tejido

nervioso (Semendeferi, 2001). En síntesis, la resonancia magnética es toda una revolución para el estudio de la anatomía regional del cerebro y nos puede dar la posibilidad de entender la función, desarrollo, variabilidad y evolución del cerebro (Semendeferi, 2001; Rilling, 2008).



## Capítulo II.

# Un breve vistazo a la evolución del cerebro primate.

*We are glorious accidents of an unpredictable process with no drive to complexity, not the expected results of evolutionary principles that yearn to produce a creature capable of understanding the mode of its own necessary construction.*

*Stephen Jay Gould*

## 2.1 El orden primate.

El orden de los primates al que pertenece el hombre es un orden mamífero antiguo y diverso (Boyd, 2001). Al que dio nombre el naturalista sueco Karl Vonn Linne en el siglo XVIII, sentando las bases de la moderna zoología en su libro *Sistema Naturae* (1758) donde sitúa a los monos, los antropoides y los humanos dentro del mismo grupo. Actualmente se reconoce la existencia de más de 300 especies (Fleagle, 1988; Groves, 2001). Tradicionalmente el orden se ha dividido en dos grupo, el grupo de los prosimios o también conocidos como Estrepsirrinos, los cuales tienen formas relativamente simples de organización social y el grupo de los antropoideos o Haplorrinos en los cuales la organización social tiende a ser mucho más compleja.

Los prosimios se subdividen en dos grandes categorías o infraórdenes: Los lemuriformes, que habitan en Madagascar y los lorisiformes que ocupan algunas partes de África y Asia. De manera general se podría decir que los prosimios conservan algunos rasgos primitivos semejantes a los de primates que vivieron hace 50 m.a., características tales como: el rinarium unido (el rinarium es el espacio entre el labio superior y las fosas nasales y probablemente su unión es una condición primitiva de los primeros primates, ya que la comparten con la mayoría de los mamíferos), asimismo poseen hábitos nocturnos y con ello adaptaciones para vivir en la oscuridad, que incluyen ojos grandes, orejas con movimiento independiente, un sentido del olfato bien desarrollado, como la mayoría de los mamíferos primitivos con glándulas odoríficas y conductas de señal de olor, que juegan un rol muy importante en su comunicación social (Allman, 1971). El grupo de los haplorrinos está conformado por los tarsiformes y los antropoides. Los társidos se encuentran en el sudeste de Asia y aunque en la taxonomía convencional se habían clasificado como parte de los prosimios, los últimos estudios los ubican mas cercanos a los antropoides (Groves y Shekelle, 2010). Los antropoides están constituidos por los comúnmente llamados monos y simios, es decir, los monos del Viejo Mundo, los Monos del Nuevo

Mundo, los simios y los homínidos (ver figura 4). Éstos, a diferencia de los prosimios, evolucionaron a un estilo de vida diurno, desarrollando caracteres relacionados con el incremento de la complejidad del comportamiento. En contraste con los prosimios, los antropoides o haplorrinos poseen un rinarium velludo y un labio superior movable que es capaz de participar en las importantísimas expresiones faciales. Los haplorrinos usan las señales olfativas en menor medida, en cambio, el uso de la percepción visual es mucho más frecuente y las expresiones faciales juegan un papel trascendental en la comunicación social y acorde con Trivers (1985) permiten el reconocimiento de los individuos que constituyen el grupo después de periodos de fusión; por otra parte forman parte fundamental de la expresión de las emociones.



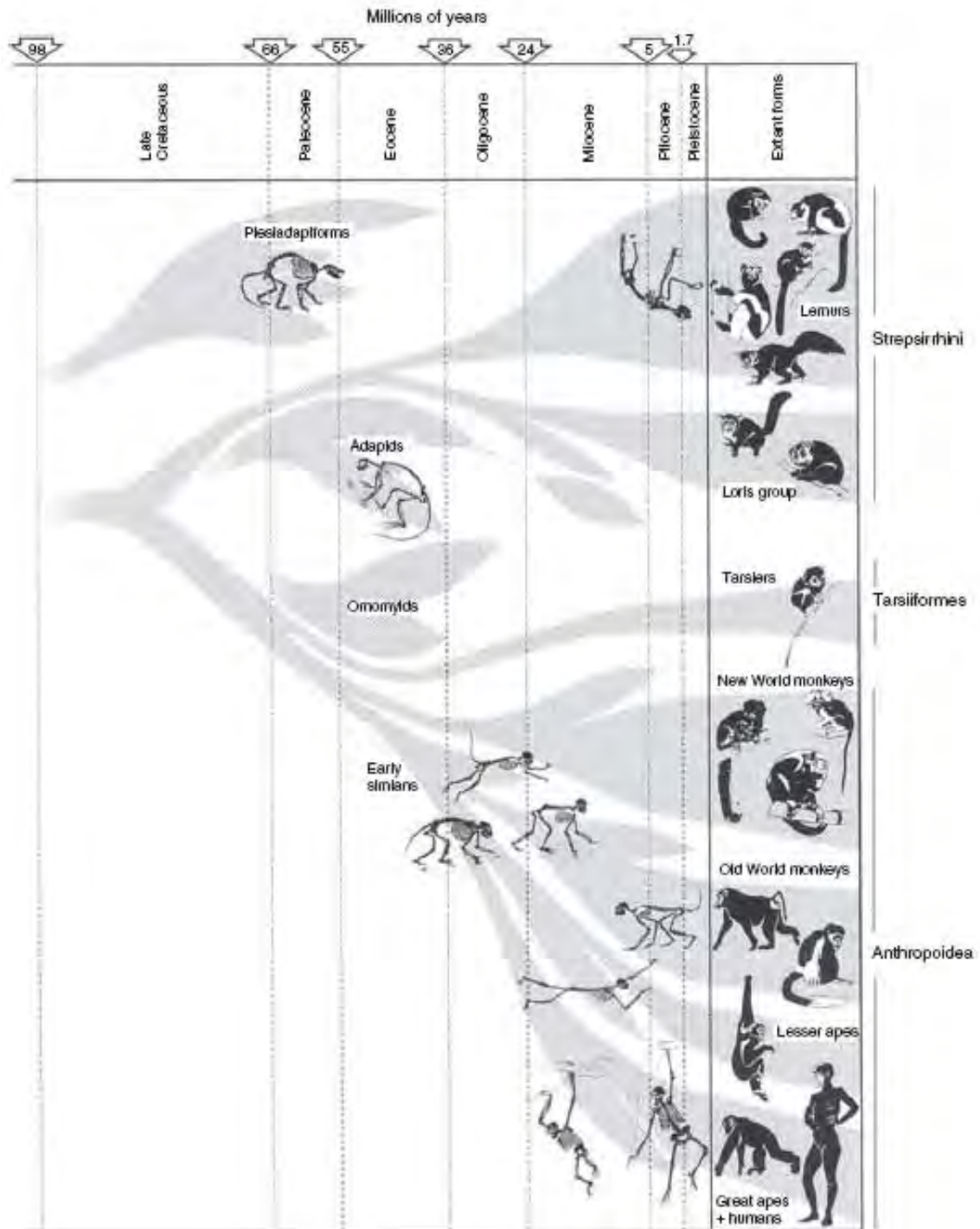


Figura 4. Árbol filogenético de los primates. A la derecha podemos ver los grupos de primates vivos. A la izquierda se aprecia la aparición y radiación de dos grupos de primates fósiles en el Eoceno, aunque es incierta la afinidad de los adapiformes y omomyides con los primates vivos. También es incierta la afinidad con los plesiadapiformes (Fuente: Ross y Martin, 2009)

El orden primate comparte diferentes elementos que conforman lo que se ha llamado el “patrón primate” (ver tabla 3), esta caracterización nos ayuda a comprender mejor el desarrollo de este grupo y su complejización cerebral. Se ve que si bien en comparación con otros mamíferos hemos conservado algunas características primitivas, también poseemos características evolutivas novedosas (ver tabla 3). Por ello, debido a las características que compartimos como orden, los primates no humanos son un modelo adecuado para contribuir al entendimiento de la evolución de la organización cerebral y la encefalización en el proceso de hominización, pero es ineludible una actitud crítica en su utilización y desarrollo (Platas, 2006). El acercamiento de la Antropología a las Neurociencias fortalece las explicaciones sobre las especializaciones del cerebro humano en las que se basan las especializaciones cognitivas y comportamentales humanas y nos permite entender las diferencias con otros primates (Rilling, 2008).

|  | Rasgos conservados  | Rasgos novedosos   |
|--|---|--|
| <b>Cerebros elaborados de gran tamaño</b>                            |   | Los primates tienen los cerebros más grandes en comparación con otros mamíferos terrestres, tomando en cuenta la relación talla-peso (Fleagle, 1999:19).<br>Complejización del cerebro.  |
| <b>Músculos faciales expresivos</b>                                  |   | La musculatura facial merece una especial consideración, ya que en los primates se encuentra muy desarrollada y diferenciada en unidades que no se encuentran en otros mamíferos (Fleagle, 1999: 18). Esta tendencia probablemente jugó un papel fundamental en la socialización y por ende en la comunicación |
| <b>Reorganización de los sentidos</b>                                |   |  |
| <b>Decremento del olfato</b>   | El sentido del olfato no está especializado y se ve reducido en los primates, especialmente en los diurnos (Boyd, 2001: 135). En muchos de los mamíferos el olfato es un sentido dominante que provee mucha información del entorno (Fleagle, 1999: 23)   |  |
| <b>Desarrollo de la visión</b>                                       |   | El desarrollo de la visión cambió nuestra forma de ver el mundo. Surgieron cambios en la estructura de la órbita, la anatomía blanda del ojo y las partes del cerebro relacionadas con la visión (Fleagle, 1999: 23)   |
| <b>Visión binocular</b>  |   |  |
| <b>Visión estereoscópica</b>   |   |  |
| <b>Coordinación ojos-manos</b>                                       |   | El desarrollo de la visión permitió una coordinación ojos-manos, que hipotetizan estuvo relacionada con la depredación.  |
| <b>Dientes</b>   | Aunque se observa variabilidad en la fórmula dentaria entre las diferentes especies de primates, todos los primates mantenemos cuatro tipos de dientes: incisivos, caninos, premolares y molares.   |  |
| <b>Extremidades peculiares</b>                                       |   |  |
| <b>Clavícula</b>   | La clavícula es una de las características primitivas del esqueleto primate. En otros mamíferos, especialmente los rápidos cuadrúpedos, este hueso se ha perdido (Fleagle: 31)  |  |
| <b>Pentadactilia</b>   | Aunque el tamaño de la mano puede variar, los primates conservan una estructura básica de pentadactilia, dividida en tres regiones: carpo, metacarpo y falanges, éste tiene suma importancia en la locomoción y en la manipulación  |  |
| <b>Pulgar oponible</b>   |   | Poseemos un dedo pulgar oponible lo que permite una capacidad de manipulación y agarre.  |
| <b>Uñas planas y dermatoglifos</b>                                   |   | Uñas planas en lugar de garras en la mayoría de las especies. También poseemos carnosidades táctiles y sensibles (huellas dactilares) (Boyd, 2001: 135) que facilitan la manipulación.   |
| <b>Reproducción</b>  |   |  |
| <b>Gestación</b>   |   | La gestación y la etapa juvenil es más larga que en otros mamíferos, esto permite periodos de aprendizaje más amplios y una comunicación madre-hijo más estrecha.  |
| <b>Organismos semiprecociales con tendencia a una estrategia "k"</b> |   | El concepto de estrategia "k" se ha utilizado para los animales que invierten más energía en la adaptación del ambiente y en el menor número de crías, lo que conlleva un aumento de la inversión parental.  |
| <b>Morfología y comportamiento en general.</b>                       |   |  |
| <b>No especialización.</b>   | De especial interés es la no especialización como uno de los rasgos característicos de los primates, esto permite la capacidad de una respuesta flexible a contingencias ambientales, esta característica puede ir relacionada tanto a lo morfológico como a lo comportamental (Fedigan, 1992). Los primates han mantenido un esqueleto primitivo similar en el número de huesos al de los antiguos mamíferos del Triásico (Napier, 1985) |  |

Tabla 3. Características y tendencias del orden de los primates (Napier, 1985; Fedigan, 1982; Fleagle, 1988; Boyd, 2001) (Fuente: Platas, 2006)

## **2.2 La organización macroscópica del cerebro y el proceso de encefalización.**

Para contextualizar el cerebro primate en el proceso filogenético es necesario hablar del modelo del cerebro “trino” de Paul MacLean (1990) el cual nos ayuda a entender los tres grandes niveles de organización del sistema nervioso central de forma muy general. El primer nivel conocido como el cerebro reptiliano representado por la médula espinal y el tallo cerebral con la formación reticular como elemento integrado, estas estructuras están involucradas en la generación de comportamientos generalmente instintivos, como los involucrados en el sexo, la agresión y la búsqueda de comida. El segundo nivel es conocido como el cerebro paleomamífero característico de los mamíferos tempranos, el cual eleva la complejidad estructural y funcional sobre todo en las porciones caudales. Este nivel está involucrado con la experiencia y la expresión de las emociones. El tercer nivel es conocido como el neomamífero, constituido básicamente por la corteza cerebral (neocorteza) de aparición tardía en la evolución y con implicaciones considerables de estructura y función en el cerebro primate, ha tenido un crecimiento tal, que teniendo que ocupar el reducido espacio del cráneo promovió su crecimiento, cubriendo a las estructuras corticales antiguas como la corteza entorrinal y ella a su vez a las formaciones más antiguas aún, situándolas en las regiones más profundas y mediales del lóbulo temporal. Así mismo, las regiones centrales sensoriomotoras de la corteza condicionaron que las áreas de nueva aparición fronto parietales migraran hacia posiciones más frontales y parietales (MacLean, 1990; Rilling, 2008; Chico, en prep.) (ver fig. 5).

En este sentido, el análisis de la evidencia fósil dio uno de los principios estructurales mas importantes, el principio de la encefalización enunciado por Larlet's (1868) y Marsh's quienes descubrieron que el tamaño relativo del cerebro se incrementa con el paso del tiempo geológico al menos en los linajes mamíferos, donde se observa un cambio en la relación entre el cerebro y el tamaño del cuerpo (Jerison, 1976). El análisis cladístico ha

demostrado que la encefalización es un rasgo que se ha mantenido estable y sin cambio en relación a las especies y las líneas filogenéticas, Jerison opina que a pesar de la estabilidad lo que paso con la línea homínida es único (Jerison, 1985a,1985b) (ver figura 5).

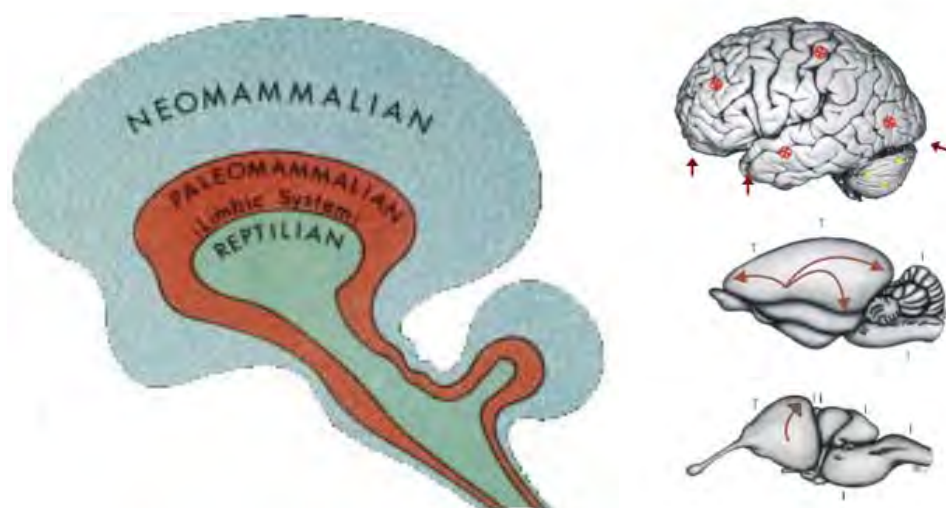


Figura 5. A la izquierda se muestra el modelo del cerebro “trino” de Paul MacLean (1990) se ha puesto junto a los dibujos de un cerebro reptiliano, un cerebro de un paleomamífero y el de un neomamífero para ilustrar los niveles de organización de los que habla este autor. En detalle podemos ver en el cerebro de reptil la migración del telencéfalo, cubriendo ya una parte del techo del III ventrículo. En el cerebro del paleomamífero se pueden apreciar aún grandes áreas olfatorias, la telencefalización se proyecta hacia las regiones frontales y temporales. En el cerebro neomamífero las regiones frontales han cubierto por completo las vías olfatorias que han disminuido considerablemente (Las figuras y la explicación corresponden a Chico en prep y han sido reproducidas con permiso del autor)

### 2.3 Un breve vistazo a la evolución del cerebro primate.

De acuerdo con Allman los cerebros son útiles para organismos que habitan nichos en los cuales, la distribución de los recursos necesarios y los peligros que tienen que evitar, varían en espacio y tiempo. El cerebro sirve como un amplificador ante las variaciones ambientales y permite al organismo darle sentido a múltiples aspectos del ambiente, al integrar diferentes tipos de información sensorial. También se involucra en la decisión de una acción o inacción (Allman, 1999). Se propone que hubo cambios en la relación de los

predecesores de los primates con su medio, de los cuales se derivaron especializaciones como las ocurridas en el sistema nervioso que pueden explicar las adaptaciones básicas que sirvieron para diferenciar a los primates del resto de los mamíferos. Leigh (2004) y Barrickman (2008) señalan también que muy probablemente las historias de vida<sup>11</sup> de los primates coevolucionaron con las habilidades cognitivas en asociación con cambios evolutivos en el desarrollo del cerebro.

El registro paleontológico indica la existencia de los primeros primates hace más de 50 millones de años. Estos mamíferos eran pequeños, de hábitos nocturnos e insectívoros, poseían un agudo sentido del olfato y el oído, sus ojos eran pequeños, con una disposición lateral y una visión limitada. Los paleontólogos indican una gran similitud entre el tamaño y forma de las órbitas entre estos primeros fósiles de primates y los prosimios actuales, lo cual nos sugiere que poseían una dirección frontal de los ojos y probablemente hábitos nocturnos o crepusculares. El cambio de una vida nocturna a diurna tuvo un gran impacto en el sistema nervioso por ejemplo, hubo cambios en el sistema visual en detrimento del olfativo (ver figura 6), cambios en la obtención de alimento, en las estrategias antidepredatorias, en la competencia intra e interespecífica y por supuesto en los ritmos circadianos (Allman, 1971, 1999; Radinsky, 1979; Falk, 1980).

---

<sup>11</sup> Las historias de vida involucra las características anatómicas, conductuales, reproductivas y fisiológicas que tienen influencia en las tasas de natalidad y mortalidad de las poblaciones, por ejemplo: máxima longevidad, masa corporal neonatal, etc. (Dunbar, 1988, Ross, 1991). En relación con las adaptaciones de las historias de vida, el crecimiento del cerebro y la cognición también se ha llamado a este campo de estudio Ecología cognitiva (Garber, 2004)

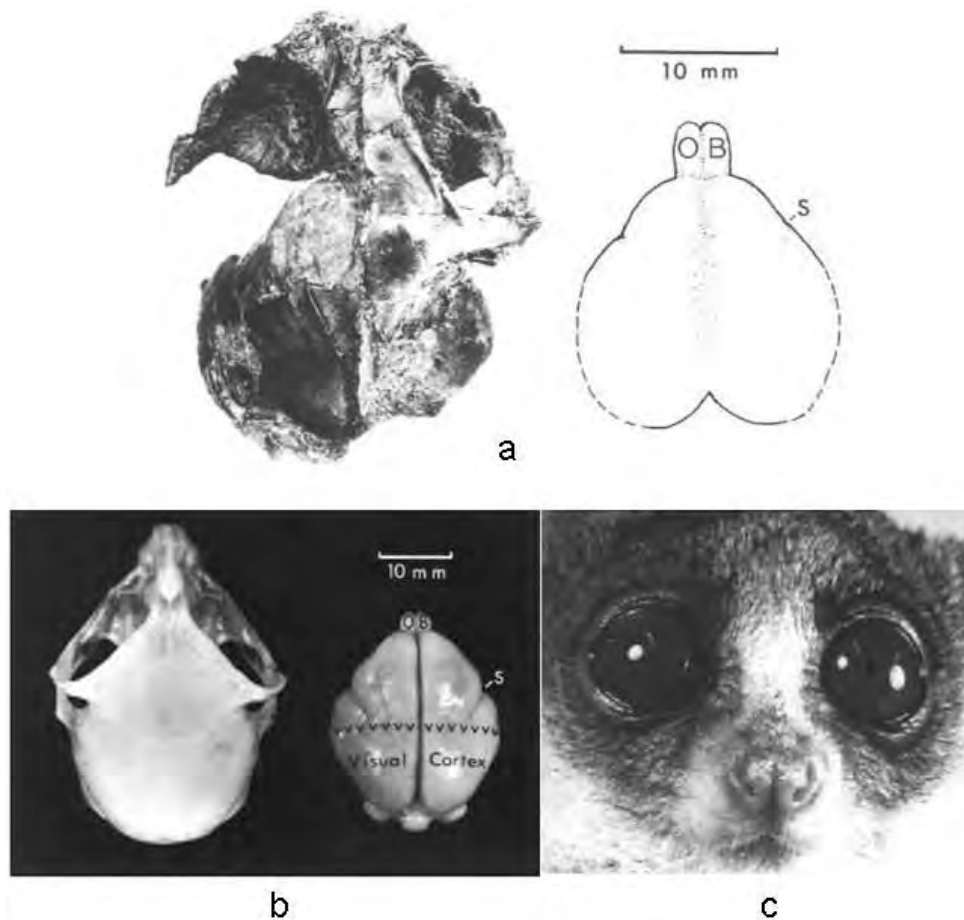


Figura 6. Reconstrucción del cráneo del *Tetonius homunculus* (a) la estructura del cráneo de este fósil de primate del Eoceno es muy cercana a la que tienen los prosimios actuales como el Galago (b) y (c) y nos da idea de la vida de estos primeros primates donde apreciamos el inicio de una frontalización de los ojos, la expansión de la corteza visual y la disminución en proporción del bulbo olfativo (Fuente: Radinsky, 1979).

Los primates tempranos, así como los primeros mamíferos, probablemente tenían una existencia solitaria, por lo que la pérdida de la visión panorámica (ver figura 6) favoreció la formación de grupos sociales, ya que un conjunto de ojos puede sobreponerse a la vulnerabilidad impuesta por las restricciones del campo visual. Por otra parte, la invasión de un nicho arbóreo permitió a los tempranos primates desarrollar adaptaciones en la percepción y profundidad de su visión, al igual que adaptaciones en la visualización asociada directamente con la depredación para así ganar acceso a una dieta de insectos y pequeños vertebrados, también se implementó una coordinación sensorial y motora en conjunción con una variedad de patrones de locomoción como los de manos y pies prensiles para asirse a las ramas de los árboles (Allman 1971, 1999; Falk, 1980)

Si bien nos sentimos orgullosos de los logros del intelecto humano, es conveniente enfatizar que estos son el resultado de una tendencia conjunta, compartida en muchos aspectos en la evolución del orden primate, entre los que tenemos:

1. Una tendencia filogenética al incremento en el tamaño de la corteza cerebral especialmente en el neoencéfalo o neocorteza (Falk, 1980; Burkitt *et al.*, 2000) (ver figura 7).
2. Comparados con otros mamíferos la corteza cerebral es más gruesa y su capa IV está altamente granulada (Falk, 1980; Burkitt *et al.*, 2000).
3. El tiempo dedicado al proceso de neurogénesis en el desarrollo embrionario de células de la corteza en los primates, es mayor que otros mamíferos (Tubino, 2004).
4. Un incremento en la dominancia del sistema óptico. El desplazamiento de las órbitas de los ojos hacia la parte frontal de la cara permitió una visión binocular dando una percepción del espacio en tres dimensiones que revolucionaría la forma de relacionarse entre el grupo y con su medio (ver figura 6).
5. La pérdida de la visión panorámica y el riesgo ante los depredadores pudo haber incidido en el desarrollo de sistemas de cooperación social y producción de vocalizaciones, como la señales ante la presencia de un depredador (Seyfarth y Cheyney, 1990).
6. El decremento en los sentidos del olfato y el gusto. La función del olfato como una prueba táctil para aprehender presas fue sustituida por las manos, pero el tamaño del bulbo olfativo no disminuyó con relación al tamaño del cuerpo (ver figura 6). Sin embargo la neocorteza occipital y temporal se expandieron mucho, por lo que el bulbo olfativo vendría a ser pequeño en comparación con la estructura general (Allman, 1971, 1999) (ver figura 6 y 7).
7. El incremento en sensibilidad de los cojinetes de las manos y en algunos casos en las colas prensiles (este incremento de sensibilidad se refleja en la corteza en lo correspondiente a las áreas sensitivas, motoras y de asociación). Al respecto entre otras cosas se da gran peso al acicalamiento entre individuos (que permite el contacto y la



afiliación) como un elemento de cohesión y vinculación grupal (Dunbar, 1993; Burkitt *et al.*, 2000).

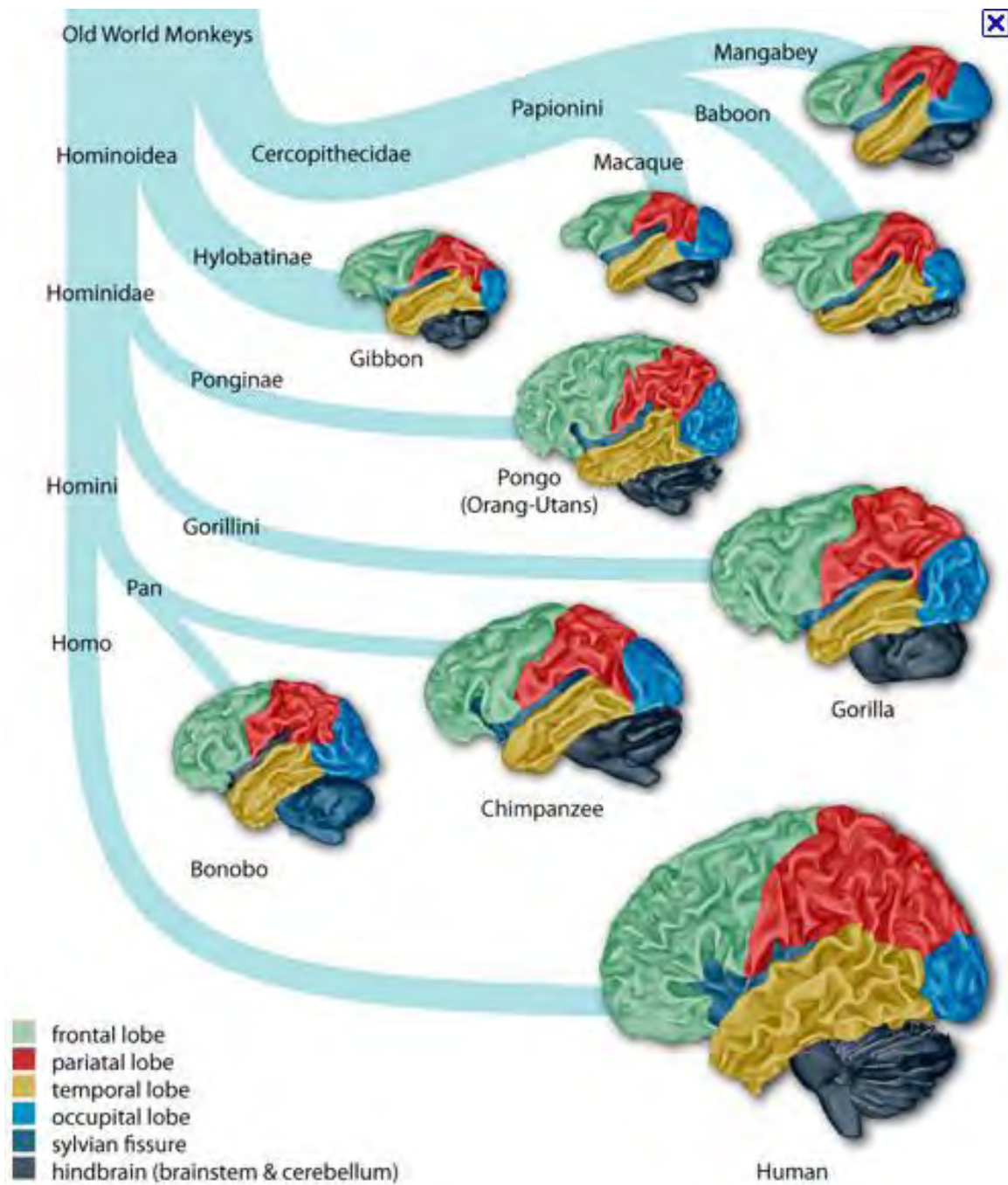


Figura 7. Panorama evolutivo de la superficie del cerebro de los antropoides exceptuando a los monos del nuevo mundo. Las diversas estructura han sido coloreadas para su mejor orientación.

Como mencionamos con anterioridad, los primeros primates probablemente eran pequeños depredadores nocturnos que vivían en las ramas, algunos de los primates actuales han retenido este modo de vida, pero la mayoría han aumentado de tamaño, son diurnos, folívoros, frugívoros u omnívoros. Se ha documentado que la dieta frugívora y omnívora está correlacionada positivamente con el aumento de talla del cerebro y la cantidad de neocorteza relativa al tamaño del cuerpo (Jerison, 1973; Clutton-Brock y Harvey, 1980).

Uno de los aspectos mas interesantes y más cotidianos del orden primate es la vida en grupo, basta voltear a nuestro alrededor para darnos cuenta de la red de relaciones de la que formamos parte. La tendencia a vivir socialmente organizados es una de las características más distintivas del orden primate (ver figura 8) y es producto de una larga evolución (Platas, 2006). Uno de los cambios significativos en los primates se da a partir del desarrollo de sistemas sociales complejos, donde las demandas cognitivas según algunas teorías como la del cerebro social promovieron la selección del aumento cerebral principalmente en lo referente a la neocorteza (Dunbar, 2003). Por otra parte, el sustrato neural que media la comunicación social como las neuronas que son responsables de la configuración específica de que los rostros sean recordados, en la amígdala y la corteza temporal también fueron modificadas y son también un punto importante del cambio evolutivo en el cerebro de los primates (Allman, 1971,1999).

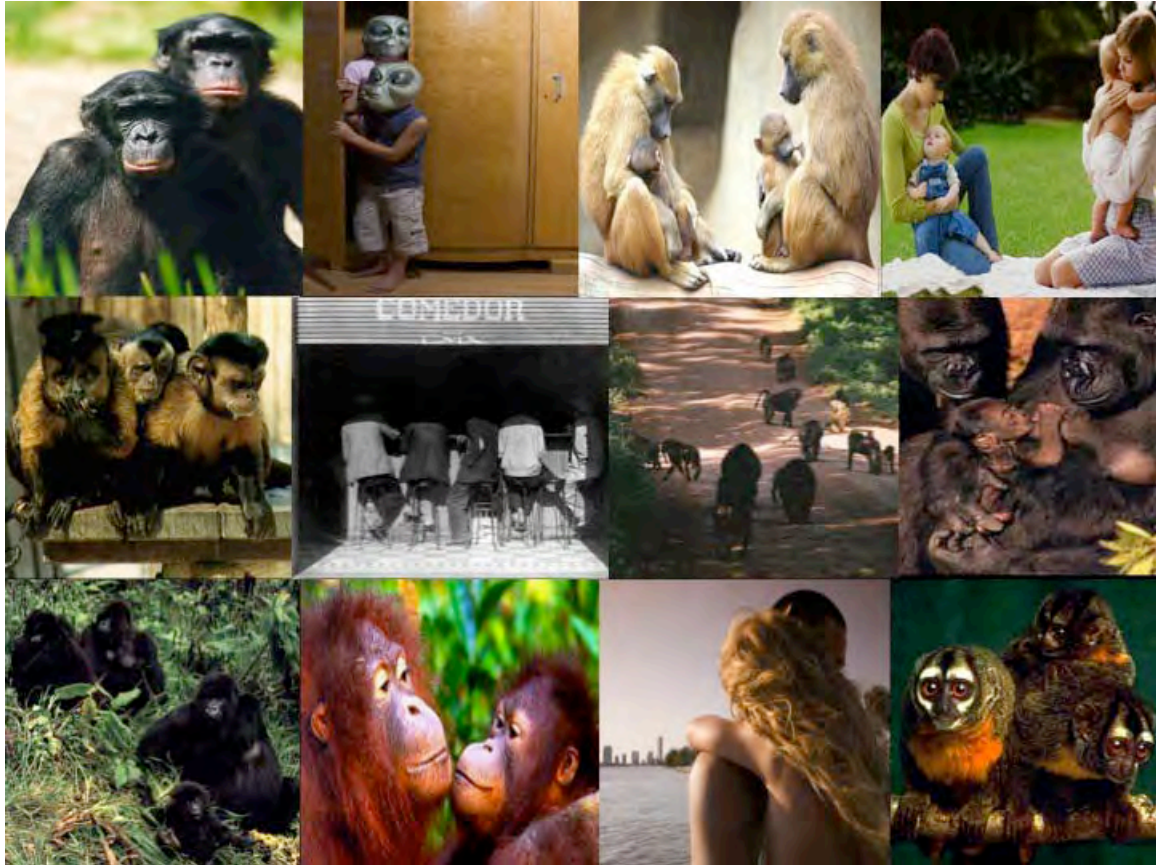


Figura 8. La complejidad de la vida en grupo es una de las características más distintivas del orden primate que facilita la defensa de los individuos, sus territorios y promueve el sistema de apareamiento (Fotos tomadas de: Rowe, 1996).



## Capítulo III.

# Ecología y comportamiento del mono araña (*Ateles geoffroyi*).

*Los animales son lo otro, lo ajeno al hombre, pero al mismo tiempo son los seres más cercanos a él, tanto en sus formas como en su comportamiento biológico.*

*Mercedes de la Garza*

### 3.1 Evolución y distribución

Los orígenes evolutivos del mono araña se remontan hace 15mya según la evidencia fósil, sin embargo la evidencia molecular sugiere un origen más reciente hacia los 5mya, a finales del Plioceno y a principios del Pleistoceno, cuando los cambios ecológicos y geográficos contribuyeron a la especiación y a la radiación de este género entre otros rasgos que se detallaran más adelante. (Collins y Dubach, 2000; Collins, 2008). Estos primates se distinguen de los antropoides del viejo mundo en parte por su nariz con orificios laterales, sus hábitos arbóreos, por poseer colas largas y prensiles y por su patrón dental (Napier, 1985).

Las técnicas taxonómicas basadas en la discriminación de la variación molecular, análisis multivariados de la anatomía esquelética y la variación cromosómica sugieren la existencia de tres especies de *Ateles*: *A. geoffroyi*, *A. paniscus*, *A. belzebuth* y probablemente una cuarta especie *A. hybridus* (Collins y Dubach, 2000; Collins, 2008). Los *Ateles* son de los primates neotropicales con una distribución más amplia que abarca desde el nivel del mar hasta los 1,200 m de altura en el estrato arbóreo de las selva alta, selva mediana, selva baja, bosque mesófilo de montaña y manglar pero se ha visto que tienen preferencia por el estrato arbóreo de la selva baja entre los 800m de elevación (Estrada y Coates-Estrada, 1988; Watts y Rico-Gray, 1987; Eisenberg, 1991; Serio-Silva et al., 2005; Collins, 2008). *A. geoffroyi*, la especie que nos compete en este estudio, habita desde el sur de México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Costa Rica, Nicaragua y Panamá. Se ha discutido la presencia de dos subespecies en México: *A. g. vellerosus* y *A. g. yucatanensis* (Collins, 2008). Los reportes indican que *A. g. vellerosus* está presente en la mayor parte del sur de México, mientras que *A. g. yucatanensis* está restringida a la península de Yucatán (Watts y Rico-Gray, 1987, Serio-Silva et al., 2005) aunque es importante la realización de más estudios genéticos que precisen la probable hibridización de estas subespecies y la geografía. Hoy en día la distribución general del *Ateles* se encuentra reducida

y fragmentada siguiendo el patrón de modificación espacial que experimenta su hábitat.

### 3.2 Características físicas y neuroanatomía general

Los adultos de la especie *A. geoffroyi* tienen un pelaje oscuro que cubre la mayor parte de su cuerpo. El color del vientre, espalda y cola varía desde el café rojizo hasta el negro. Los adultos poseen caras rosadas descubiertas en las órbitas, pero con pelo blanco y negro rodeando el hocico y la barbilla (Groves, 2001; Guillen et al., 2006).

Los monos araña son considerados los primates más grandes del nuevo mundo. En honor a su nombre, su morfología está constituida por un cuerpo, extremidades, cola largas y manos largas con un remanente de pulgar; esta morfología está adaptada para desplazarse con eficiencia en el estrato arbóreo (Fleagle, 1988; Groves, 2001; Pastor-Nieto, 2007) (ver fig. 9). Son animales de hábitos diurnos con una plasticidad conductual que les permite adaptar sus ritmos de reposo actividad para ajustarlos a cambios repentinos en su ambiente (Muñoz-Delgado et al., 2005; Sánchez-Ferrer, 2011). En cuanto a su dieta son preponderantemente frugívoros, aunque también incluyen hojas y flores y en un pequeño porcentaje insectos (Di Fiore et al., 2008). Las características anatómicas mencionadas corresponden a un consumidor de frutos, como lo son sus alargados incisivos, una reducida mandíbula y miembros anteriores largos que permite una locomoción veloz en la búsqueda de árboles con frutos (Rosenberger y Strier, 1989).

El cuerpo puede llegar a medir hasta 130cm incluyendo la cola que usualmente representa el 60% del total del cuerpo. El peso promedio en vida libre es de 10.8 kg para los machos y 9.66 kg para las hembras (Di Fiore y Campbell, 2007). El mono araña es una especie monomórfica, pues las



hembras y los machos no presentan diferencias sexuales marcadas sobre todo en relación a la talla y el peso. Los caninos de los machos son más grandes que los de las hembras, las cuales se distinguen por poseer un clítoris hipertrofiado y pendular, esta estructura es de ayuda en la comunicación de su estado sexual al ser el depósito de restos de orina y secreciones vaginales (Campbell y Gibson, 2008) (ver fig. 9). También se han encontrado diferencias en su sistema visual como el de la recepción de colores, ya que las hembras presentan una predisposición genética (en función del cromosoma x) a la tricromatía aunque también se han encontrado hembras dicrómatas, no así los machos que son exclusivamente dicrómatas (Jacobs, 1996). Un factor importante para la explicación de estas diferencias ha sido la adquisición de alimento y las condiciones socioecológicas de la especie. Machos y hembras presentan marcadas diferencias de comportamiento entre sí y con otros grupos de primates.

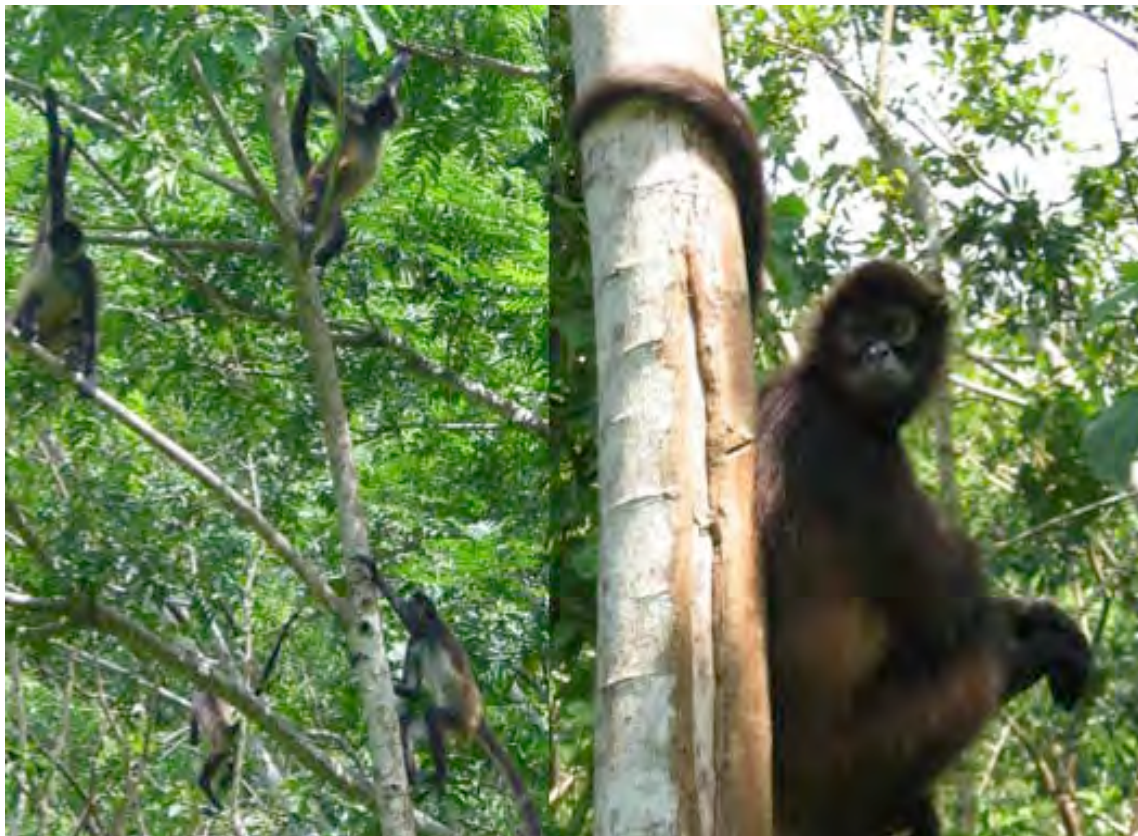


Figura 9. La morfología del mono araña esta adaptada para desplazarse con eficiencia en el estrato arbóreo, es una especie monomórfica donde machos y hembras no presentan diferencias sexuales marcadas. (Fotografías tomadas en la Estación de Primatología de la Universidad Veracruzana, Pipiapan, Catemaco, Veracruz.).



El cerebro del género *Ateles* es el mejor desarrollado y especializado de los cerebros de los monos del Nuevo Mundo con un tamaño relativo entre cerebro y tamaño del cuerpo de 108gr en promedio y con un coeficiente de encefalización con respecto al hombre de  $EQ_H=0.32$  y con un coeficiente respecto al resto de los primates de  $EQ_2 = 1.16$  (Connolly, 1950; Jerison, 1973; Stephan et al., 1987; Delson et al., 2000). El patrón de fisuración es de los más complejos entre los cébidos (Connolly, 1950) (ver figura 11).

El mono araña, a pesar de ser una especie endémica de América, que además posee características de interés en su organización social y motricidad ha sido poco estudiado en su neuroanatomía (Chico et al., 2009). Uno de los pocos antecedentes de la neuroanatomía de esta especie fue escrito por Huxley en su obra *On the Brain of Ateles paniscus* (1861), donde a partir de la observación, disección y medición de encéfalos preservados de hembras y machos, compara algunas estructuras como el lóbulo posterior, el cuerno posterior y el hipocampo menor (actualmente *calcar avis*) (ver figura 10), estructuras que autores del siglo XIX señalaban como únicas en el hombre (Gratiolet, 1854). Huxley empieza a dotar de un sentido filogenético a sus comparaciones sugiriendo incluso una reclasificación del orden primate a partir de sus hallazgos, además de destacar la importancia del mono araña como modelo neuroanatómico (Chico et al., 2009).

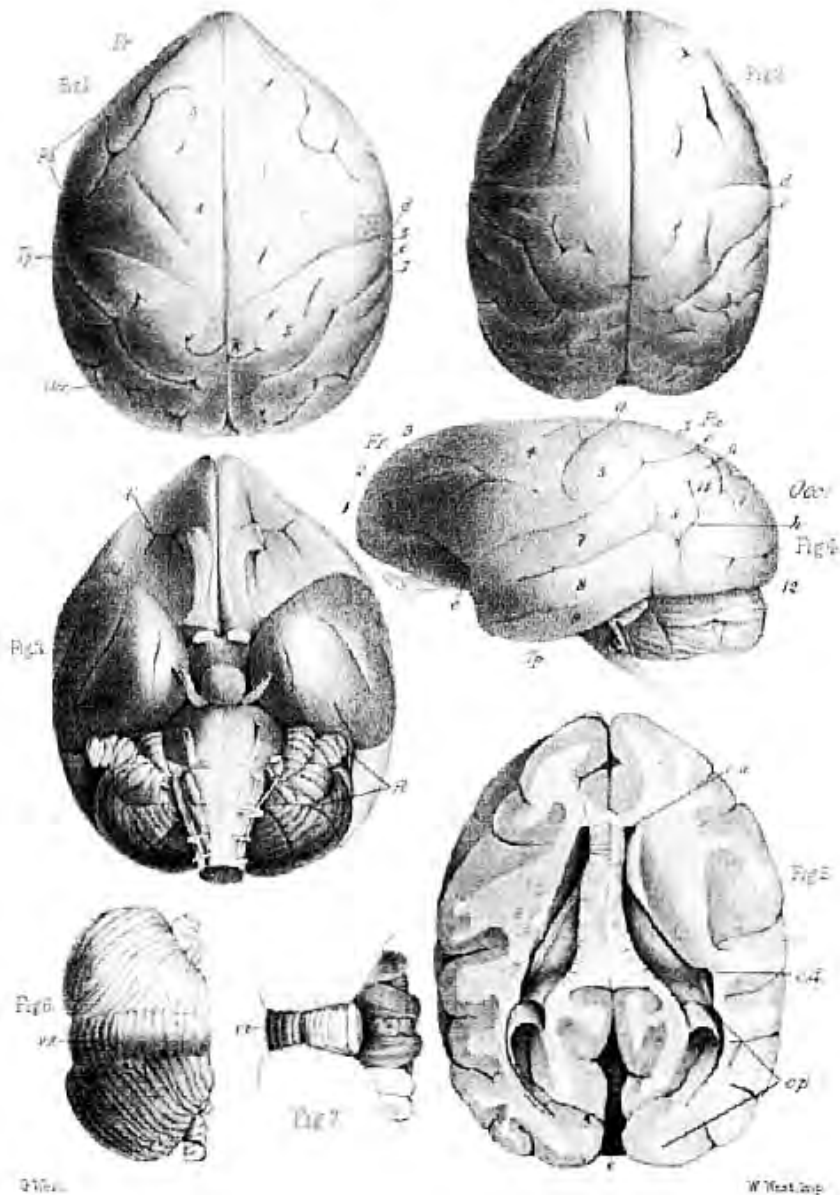
Plate XXIX. The Brain of *Ateles Paniscus*

Figura 10. Dibujos realizados por Huxley (1961) del cerebro del *Ateles paniscus*.

Por otra parte la cola prensil del mono araña muestra el más alto grado de adaptaciones morfológicas y neurales para su especializada forma de prensión (Rosenberger, 1983). Se caracteriza por ser la más prensil de todos los primates neotropicales, la cual puede llegar a medir hasta 84 cm, en el caso de las hembras y 82 cm en el de los machos (Hershkovitz, 1977). Desempeña un papel muy importante en la locomoción y postura del mono y la utilizan para mantener contacto con otros individuos (Klein y Klein, 1977).

La locomoción que mas se utiliza es la braquiación pero también se han reportado locomociones cuadrúpedas y bípedas (Mittermeier, 1978).

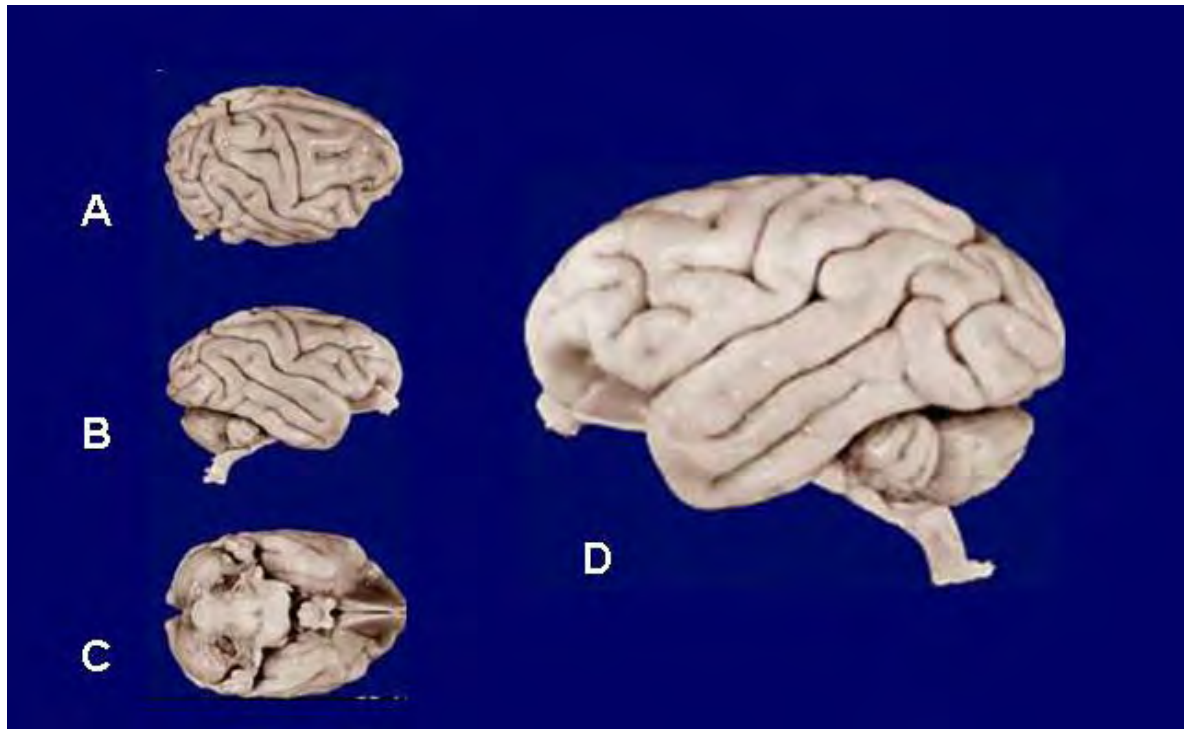


Fig. 11. Se puede observar el patrón de fisuración del cerebro de *A. geoffroyi* en diferentes orientaciones (A) coronal (B) sagital izquierdo (C) inferior y (D) sagital derecho (Fotografías tomadas de Brain Museum. org).

### 3.3 Estructura social, estrategias de apareamiento y migración

La estructura social de los monos araña es igualitaria e individualista, las hembras emigran y los machos son filopátricos. Por ello, mientras que los machos adultos establecen relaciones afiliativas de larga duración (Campbell, 2003), las hembras parecen no establecer relaciones de larga duración con otras hembras (Wrangham, 1980).

Esto se debe en parte a su peculiar tipo de patrón de agrupamiento de fusión-fisión (ver fig. 12), en el cual el tamaño de grupo es ajustado de acuerdo a la disponibilidad y distribución de los recursos fusionándose o fisionándose en subunidades (Aureli y Schaffner, 2008). Este sistema social con algunas

variantes es compartido sólo por algunos primates por ejemplo, el chimpancé común, *Pan troglodytes*, (Wrangham, 1975; Newton-Fisher, 1999) y algunos platirrinos no monogámicos (Chapman, 1988; Duarte-Dias y Rodríguez-Luna, 2003). Algunos autores piensan que este patrón de agrupamiento pudo haber sido el tipo de organización social de los primeros homínidos (Wrangham, 1975; Moore, 1996). La dinámica de fusión-fisión crea condiciones únicas para la interacción social, por lo que probablemente la acción de distintas presiones de selección permitió la emergencia de habilidades cognitivas y comunicativas únicas (Kimura, 1992; Falk, 2001; Aureli et al., 2008).

Este tipo de organización de fusión-fisión, parece ser un mecanismo de adaptación relacionado con diferentes condiciones socioecológicas (Duarte-Dias y Rodríguez-Luna, 2003), como la distribución espacial y temporal de los frutos más fragmentada que las hojas (Milton, 1980). El mono araña requiere áreas de actividad de mayor tamaño para satisfacer sus requerimientos alimenticios en comparación con otros primates simpátricos como el *Alouatta*. Dada la preferencia por los frutos, mucha de la ecología conductual de *Ateles* esta determinada por la abundancia y forma de distribución de este recurso. El *Ateles* es especialmente sensible a los cambios de disponibilidad de frutos y un reflejo directo de ello es el tipo de sistema social de fusión-fisión. Este sistema social está relacionado con un alto nivel de competencia intragrupal donde el tamaño de los grupos de forrajeo puede constituirse por pequeños subgrupos o individuos solitarios con su desendencia (Aureli y Schaffner, 2008). Por ello, el *Ateles* debe desplazarse grandes distancias dentro de su ámbito hogareño para ubicar los árboles con frutos y mantener un tamaño máximo tolerable de grupos de forrajeo.

Por ello, los monos araña han desarrollado una eficiente estrategia de forrajeo que implica el monitoreo de su ámbitos hogareño con extensiones que varían entre 95 a 390 hectareas (Wallace, 2008). Se conocen otros factores que afectan el comportamiento en la distribución de estos primates

como la posición de los sitios de agua, climas extremos y la ubicación de los sitios para pernoctar (Clutton-Brock, 1981; Wallace, 2008). Esto implica que la fragmentación o fisión de los grupos tiene la desventaja de que la estructura social de *Ateles* sea muy inestable (Van Schaik, 1982). Se ha documentado que estos primates han adoptado mecanismos alternativos para poder relacionarse con otros individuos en este sistema social. Por ejemplo, se ha observado que tienden a regresar a un mismo árbol a descansar y pernoctar. Estos puntos tienen el potencial de ser sitios de socialización. Aparentemente existe cierta selectividad con respecto a los puntos de reunión, ya que estos suelen ser árboles que tienden a ubicarse cerca de los parches de alimento (Chapman, 1989, Chapman et al., 1989).

Se ha observado que las vocalizaciones a larga distancia y las marcas olfativas son un mecanismo eficiente de mantener la comunicación entre los individuos, también se ha documentado que las vocalizaciones cambian dependiendo de la intensidad emocional del emisor, lo que coadyuva a mantener las relaciones sociales (Chapman y Weary, 1990; Ramos-Fernández, 2008; Ordoñez, 2010). El aseo social no es tan importante en la socialización de los monos araña como es el caso de otras especies de primates, sin embargo, refleja jerarquías de dominancia, sobre todo en los grupos en cautiverio (Anaya-Huertas *et al.*, 1994).

Como había mencionado anteriormente los machos adultos son dominantes con relación a las hembras y más agresivos, sin embargo, son más afiliativos entre ellos. Las intervenciones agonísticas son predominantemente intersexuales e involucran ataques frecuentes de un macho o más contra una o más hembras. En cautiverio, estas conductas agresivas son más frecuentes (Anaya-Huertas y Mondragón-Ceballos, 1998). En algunos grupos en cautiverio en zoológicos se han observado conflictos directos entre machos cuando hay hembras en estro en los grupos (Eisenberg, 1976).

Las hembras de esta especie son sensibles al gasto energético que implica la gestación y lactancia. Ello explica el porque los ámbitos hogareños de las hembras son más reducidos que los de los machos (Chapman 1990), siendo esta es la razón principal de la migración de hembras de sus grupos natales (MacFarland, 1984, 1988) (ver figura 12). El periodo de gestación es de aproximadamente 225 días y los intervalos entre partos puede variar de dos a tres años. Al nacer, la cría mantiene una asociación íntima con su madre durante los primeros tres meses de vida. Inicialmente la cría es cargada ventralmente, pero entre los 45 y 60 días de edad llega a viajar sobre el dorso de su madre. La cría puede seguir lactando de la madre hasta el año de edad, aunque ya para entonces consume una gran cantidad de sólidos (Eisenberg 1991; van Roosmalen y Klein, 1988; Wainwright, 2002; PACE, en prep).

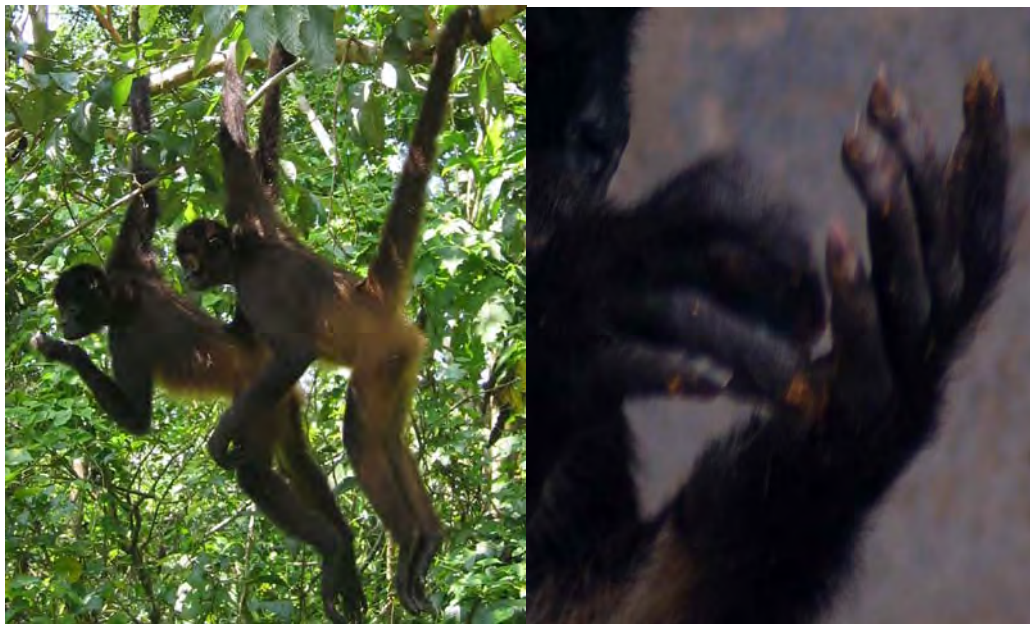


Fig. 12. Los monos araña forman subgrupos para actividades como el forrajeo donde podemos ver que los machos son más afiliativos que las hembras, en actividades diarias como esta, se puede apreciar el uso que le dan a ambas manos. En la figura de la derecha podemos observar como la estructura de la mano de los monos araña no presentan el pulgar sino como un vestigio a diferencia de los macacos que si lo tienen (Fotografías cortesía de Jairo Muñoz y Ana María Santillan-Doherty).



## Capítulo IV.

# Ecología y comportamiento del Macaco cola de muñón (*Macaca arctoides*)

*Los hombres pertenecen al reino animal... pero algunos más que otros.*

*José Juan Botelli*



## 4.1 Evolución y distribución

El macaco cola de muñón recibe este peculiar nombre por su pequeña cola, la cual no mide más allá de 5 o 6 cm (Bertrand, 1969), se distingue de los antropoides del nuevo mundo, como el mono araña, por poseer orificios nasales orientados hacia abajo, tener una locomoción semiterrestre, poseer callosidades isquiáticas y conformar grupos con estrechas redes sociales donde las hembras establecen fuertes vínculos afiliativos (Wrangham, 1980; Jolly, 1972; Napier, 1985). Estos cercopitécidos han sido muy estudiados particularmente en lo que a comportamientos sociales se refiere, sin embargo, hay pocos estudios longitudinales en libertad, ya que la mayoría de los datos provienen de colonias introducidas en condiciones seminaturales y de cautiverio (Estrada y Estrada 1977; O'keeffe y Kennethlifshitz, 1985; Cawthon, 2005).

Las especies que comprenden el género es controvertida (Li et al., 2009). Entre las clasificaciones más extendidas tenemos: *M. sylvanus*, *M. nigra*, *M. silenus*, *M. nemestria*, *M. radiata*, *M. thibetana*, *M. arctoides*, *M. fascicularis*, *M. fuscatta* y *M. mulatta* (Rowe, 1996; Groves, 2001; Li et al., 2009), con algunas de las cuales *M. arctoides* es simpátrica como *M. fascicularis* (Malaivijitnond y Hamada, 2005). El conjunto de la evidencia molecular y fósil sugiere que los macacos probablemente entraron a Eurasia vía el norte de África. Hace 3 millones de años el linaje se separó en tres o cuatro especies (Tosi et al., 2003), los descubrimientos de la filogenia de estos macacos a partir de Alu elementos (cortas secuencias de DNA) nos dan cuenta que *M. arctoides* esta más cercanamente emparentado con *M. radiata* y *M. thibetana* con los cuales comparte el grupo filético sinca (Li et al., 2009).

Los macacos son lo monos semiterrestres más numerosos, fruto de una exitosa y continua radiación. Los fósiles más antiguos de macaco datan alrededor de 5.5 millones de años en los ecosistemas del Norte de África y latitudes europeas tan altas como la inglesa o la alemana, donde el hábitat brindaba algunas ventajas tales como alimento abundante y sitios para esconderse. Su distribución actual en Asia es más reciente (DeVore, 1992; Arsuaga y Martínez, 2000; Delson et al., 2000). Debido a que el clima cambió, hubo una reducción significativa de los bosques tropicales que confinó a los antecesores de los cercopitécidos y a otros primates cuadrúpedos a las regiones tropicales, donde estos primates actualmente forman un conjunto de especies casi exclusivamente asiáticas (Napier, 1985).

La distribución actual de este macaco comprende partes del sureste de Asia: Tenasserim, Burma, los estados de Kedah y Perlis, el sur de Vietnam, el oeste de Malasia y el sureste de China en la costa del Pacífico (Bertrand, 1969; Cawthon, 2005). En el siglo pasado esta especie era común en Tailandia pero en el presente esta ausente en gran parte de este territorio (Malaivijitnond y Hamada, 2005). Habita bosques lluviosos subtropicales y tropicales con una altitud de 1500 m hasta los 2500 m, dependen de las selvas tropicales para el alimento y el abrigo y no se encuentran en los bosques secos excepto en los bosques subtropicales secos de la región del Himalaya (Jolly, 1972; Cawthon, 2005). Han tenido una adaptación exitosa a nuevos ambientes con diferente fauna y flora, como el caso de las colonias establecidas en una de las islas del lago de Catemaco, Veracruz y la colonia de la Isla Hell en Bermudas (Estrada y Estrada, 1976; Estrada y Estrada, 1977; O'keeffe y Kennethlifshitz, 1985).

## 4.2 Características físicas y neuroanatomía general

Esta especie posee una talla mediana dentro de los primates. A diferencia de los monos araña, presentan un grado moderado de dimorfismo sexual. Los machos poseen caninos más grandes y son más musculosos que las hembras con un peso promedio de 9.9 a 10.2 kg. y una talla de 51 a 65 cm., mientras que las hembras pesan entre 7.5 a 9 kg. y miden entre 48.5 y 58.5 cm (Cawthon, 2005) en este sentido es particularmente interesante como el macho alfa acentúa rasgos como el pelaje que lo hacen ver más grande durante el tiempo que dura su dominancia (Bertrand, 1969). Ambos sexos ostentan caras y genitales de color rosa, con una capa corta de pelaje color café castaño o café oscuro, mientras que el color de los recién nacidos es más claro y se va pigmentando conforme van madurando (Bertrand, 1969) (ver fig. 13). Lekagul y McNeely (1988) propusieron dos subespecies de macacos cola de muñón de acuerdo a las características del color del pelaje y su distribución geográfica: *M. a. arctoides* y *M.a. melanota*, la primera con una localización en las montañas de la frontera entre Camboya y Tailandia con un pelaje en tonalidades rojas y cafés mientras que *M.a. melanota* estaría en áreas remanentes de Tailandia con un pelaje negro en las partes superiores, Fooden (1990) no reconoce subespecies del *M. arctoides* por no poseer un correlato genético que lo sustente.



Fig. 13. Se pueden apreciar las variaciones en el pelaje y el color de la cara entre los infantes (figura izquierda) y dos hembras adultas (figura derecha) (Fotografías cortesía de Jessica Hernández).

Con una fórmula dental y un aparato digestivo similar al humano, la dieta de los macacos se puede considerar omnívora, ya que en vida libre está constituida por frutas, hojas, tubérculos, semillas, flores y cuando se da la ocasión también manifiestan depredación oportunista de pequeños vertebrados (Bertrand, 1969; Bramblett, 1984; Cawthon, 2005). Como en otras especies de macacos tienen bolsas malares donde almacenan la comida que van forrajeando (Fooden, 1990). La locomoción es cuadrúpeda en un medio terrestre pero también pueden escalar árboles o montículos rocosos para descansar o pernoctar. Las callosidades isquiáticas les permiten asirse y sentarse por largos periodos en terrenos irregulares (Fooden, 1990, Malaivijitnond y Hamada, 2005).

En cuanto a la investigación neurofisiológica, los macacos se han usado tradicionalmente como modelo experimental, particularmente el mono rhesus del cual existen atlas estereotáxicos, histológicos y por resonancia magnética (Snider y Lee, 1961; Paxinos et al., 2000; Saleem y Logothetis 2007). Han sido documentados numerosos temas sobre la corteza y la neocorteza cerebral, lateralización, asimetría y conexiones interhemisféricas, funciones motoras, tamaño del cuerpo calloso, topografía, tractografía y funciones cognitivas (Conolly, 1950; Swadlow, et al., 1980; Seltzer y Pandya, 1983; Cusick y Haas, 1986; Holloway y Heilbroner, 1992; Rilling e Insel, 1999; Sánchez et al., 1998; Elston et al., 2006; Hopkins y Rilling, 2000; Hopkins y Marino, 2000; Hofer et al., 2008; Irrutia-Medina, et al., 2010). Sin embargo no hay mucha bibliografía respecto a *M. arctoides*. El tamaño del cerebro en promedio es de 97 gr con un coeficiente de encefalización ( $EQ_H^{12}$ ) de 0.26 y un ( $EQ_2^{13}$ ) de 1.06 (Rowe, 1996) (ver fig. 14).

---

<sup>12</sup>  $EQ_H$  es el coeficiente de encefalización con respecto al hombre.

<sup>13</sup>  $EQ_2$  muestra intervalos más reales para primates no humanos.

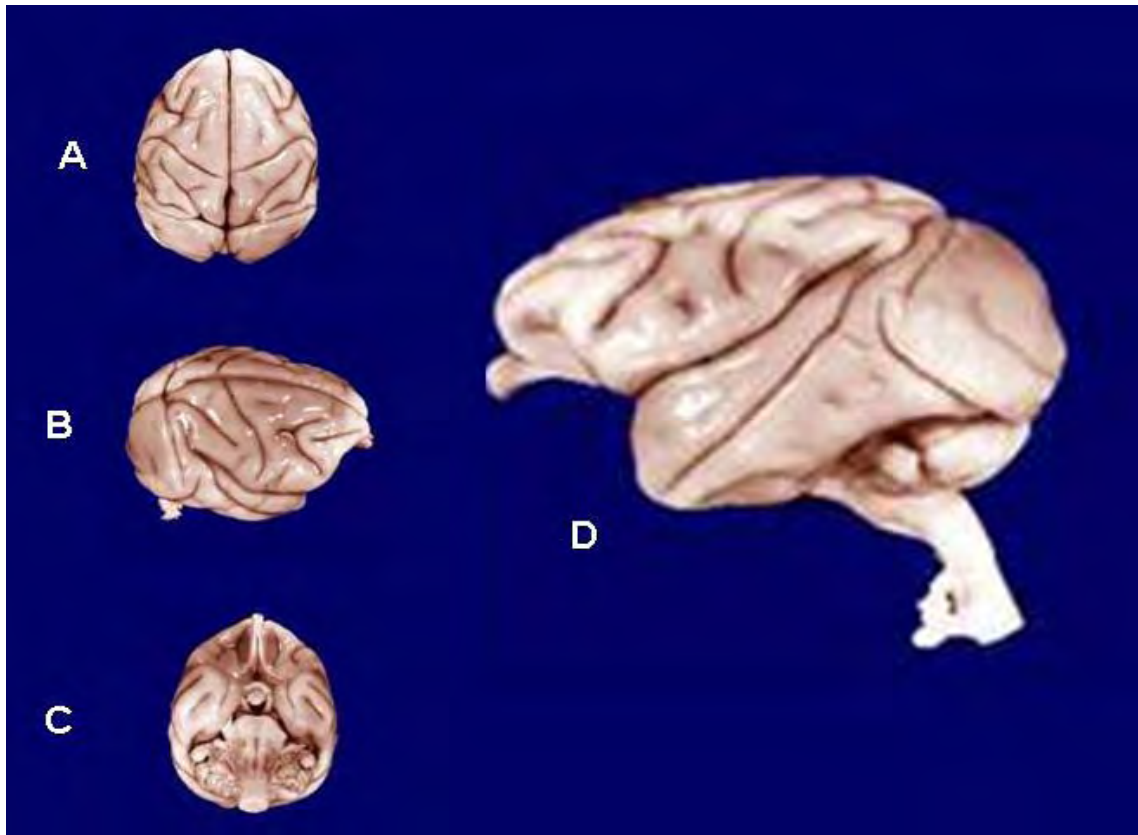


Figura 14. Se puede observar el patrón de fisuración del cerebro de *macaca* en diferentes orientaciones (A) coronal (B) sagital izquierdo (C) inferior y (D) sagital derecho (Fotografías tomadas de Brain Museum. org).

Una de las características que han sido documentadas en estudios comparativos entre cébidos y cercopitécidos son las diferencias en las áreas corticales. Conolly (1950) señala que los macacos presentan mayor grado de fisuración que los cébidos aún cuando tomemos cerebros de pesos similares (ver figura 14). Esto habría que tomarlo con cautela para el caso de *Ateles* ya que este género presenta el mayor grado de fisuración de los monos del Nuevo Mundo (Conolly, 1950). En general los cercopitécidos exhiben un gran incremento en el desarrollo opercular en el lóbulo occipital en comparación con los cébidos con una ganancia aparente en los lóbulos frontales (Conolly, 1950) (ver figura 14).

### 4.3 Estructura social, estrategias de apareamiento y migración

Los macacos presentan una compleja y jerarquizada estructura social. Esta jerarquía influye en las relaciones entre los individuos y es el resultado de la competencia y la cooperación entre ellos, donde el individuo dominante tiene acceso preferencial a los recursos (Chiappa, 1995; López-Luján y Ramírez, 1995). Las tropas están compuestas por múltiples machos con múltiples hembras y unidades de machos de diferentes edades circundantes al grupo, algunos de ellos nacidos en la tropa en proceso de dejarla y otros en proceso de unirse a ella. Las hembras permanecen en el grupo mientras que los machos migran (Rowe, 1996; Fedigan, 1982).

En estas sociedades multi-macho multi-hembra el vínculo más fuerte se establece a partir de las matrilineas, donde el rango de la madre es heredado a su descendencia, mientras que los machos tienen que pelear y establecer su posición social a medida que van madurando (Fedigan, 1982; Chiappa, 1995). Las madres establecen fuertes vínculos con su descendencia, también se ha observado en esta especie que los machos interactúan activamente con los infantes (Rhine y Hendy-Neely, 1978). Su sistema de apareamiento es poligámico, la dominancia juega un papel importante en el establecimiento de parejas donde supuestamente los machos de alta jerarquía tienen exclusividad aparente sobre varias hembras, sin embargo los machos de jerarquía baja o satélites desarrollan otras estrategias para obtener oportunidades de copular como aparearse con las hembras cuando el macho dominante no los está viendo (Fooden, 1990). Tanto machos como hembras inician el acoplamiento, pero los machos suelen ser más activos en el comportamiento sexual. Las hembras realizan presentaciones pudendas al aproximarse el macho, este castaña sus dientes y gesticula, cuando la cópula esta ocurriendo a menudo otros miembros de la tropa hostiga a la pareja (Cerdeña-Molina et al., 2006).

Los macacos pasan la mañana y el atardecer forrajeando y viajando, su rango de desplazamiento es de 0.4 a 3 km. Durante el medio día el grupo se detiene y descansa en la sombra, dedicando tiempo a actividades sociales como el aseo social y el juego entre infantes y juveniles (Fooden et al. 1985). El aseo en particular se ha reconocido como una conducta involucrada en relaciones sociales, como mantener la cohesión del grupo, reducir la tensión y reestablecer las relaciones después de un conflicto (Chiappa, 1995). A pesar de que no se registran eventos depredatorios frecuentes, se encuentran como amenazas potenciales de estos macacos: los leopardos, perros y grandes predadores (Santillan-Doherty, 2004).



Fig. 15. Los macacos establecen estrechas redes sociales donde el aseo juega un papel muy importante en la cohesión del grupo, en actividades cotidianas como esta, se puede apreciar el uso de la lateralidad manual, en la figura de la derecha se puede apreciar que la estructura de la mano de los macacos tiene pulgar verdadero a diferencia de los monos araña (Fotografías cortesía de Ana María Santillan-Doherty).





## Capítulo V.

# El cuerpo calloso y la asimetría hemisférica

*La frase más excitante que se puede oír en ciencia,  
no es la que anuncia nuevos descubrimientos,*

*"¡Eureka!", sino "Es extraño ..."*

*Isaac Asimov (1920-1996).*

## 5.1 Evolución del cuerpo calloso y la asimetría hemisférica.

Hace unos 50 millones de años, aparece la tendencia al aumento en el volumen del encéfalo en el orden primate (Allman, 1971, 1999). Este crecimiento, introduce problemas para la comunicación interhemisférica de regiones que están funcionalmente relacionadas pero anatómicamente localizadas en hemisferios diferentes (Rilling e Insel, 1999). En este contexto evolutivo, el cuerpo calloso juega un papel esencial, ya que interconecta una gran parte de los hemisferios cerebrales en su porción transversal.

El sistema límbico circunda el cuerpo calloso y el tallo cerebral, muchas de cuyas estructuras son filogenéticamente muy antiguas y están topográficamente interpuestas entre el diencéfalo y la neocorteza de los hemisferios cerebrales (Kier, 1987). Durante el desarrollo del cerebro de los mamíferos macrosmáticos, la formación hipocampal (archipalium) y el neopalium evolucionan de la corteza dorsal a la olfatoria. En este proceso el cuerpo calloso y las comisuras del hipocampo evolucionaron de las comisuras dorsales, (comisura blanca anterior) (Kier, 1987). Abbie (1934) señala que la migración caudal, y aumento de área del cuerpo calloso está asociada con la reducción en el tamaño del hipocampo y la modificación de otras estructuras como la la comisura anterior, el alargamiento de las fibras superiores e inferiores del fórnix y la expansión de la corteza. Y Abbie propone la división del cuerpo calloso en etapas de acuerdo a los cambios en la escala filogenética (ver Fig. 16 y 17).

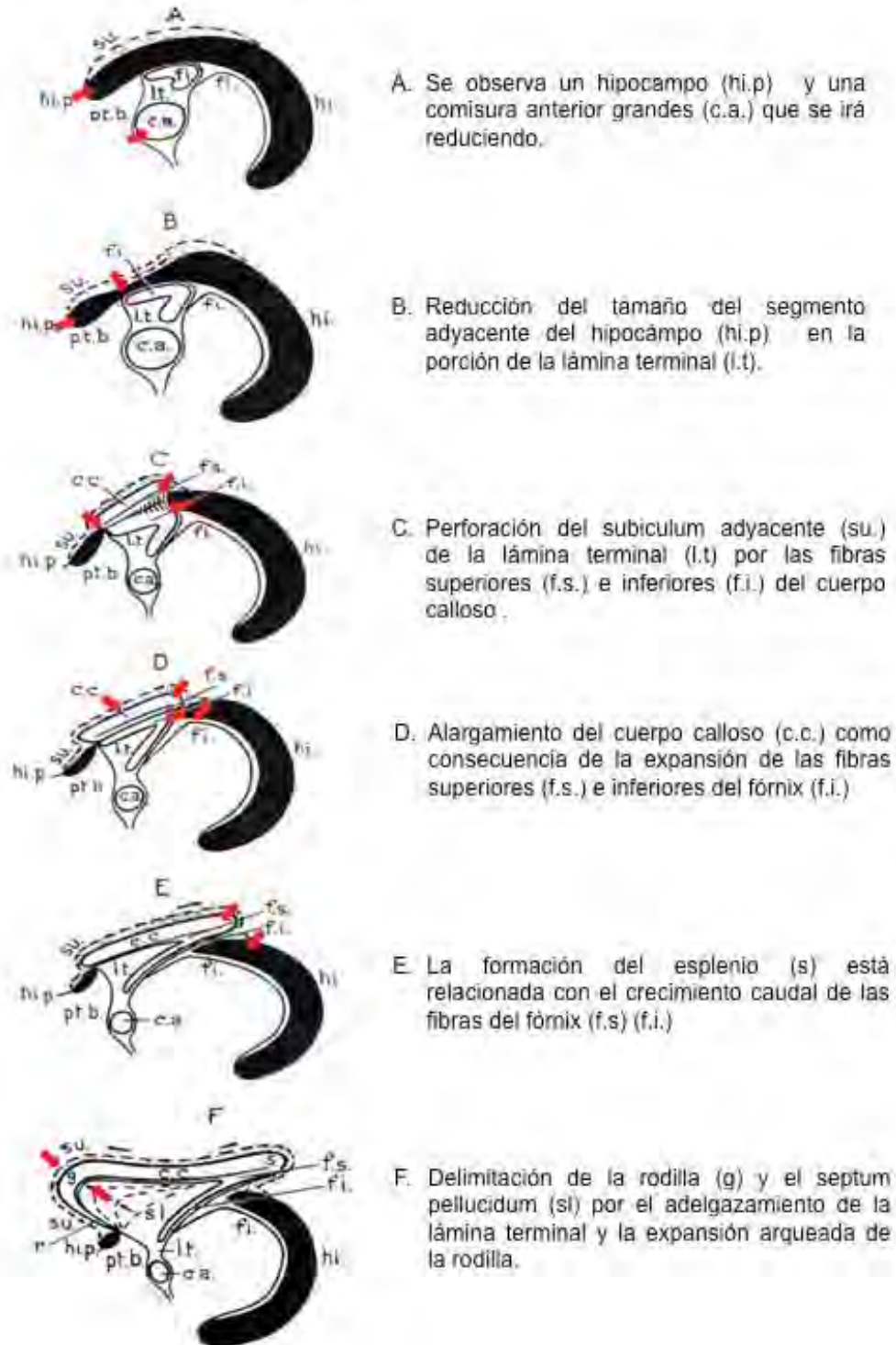


Figura 16. Diagrama en orientación medial donde se muestra la evolución del cuerpo caloso. La disposición anatómica de esta estructura en el orden primate es parecida al diagrama F. (Modificado de Kier, 1987).

En los mamíferos placentarios conforme se da el alargamiento del cerebro se incrementa el tamaño del neopallium cortical que está acompañado de esta nueva comisura: el cuerpo calloso (Fig 17).

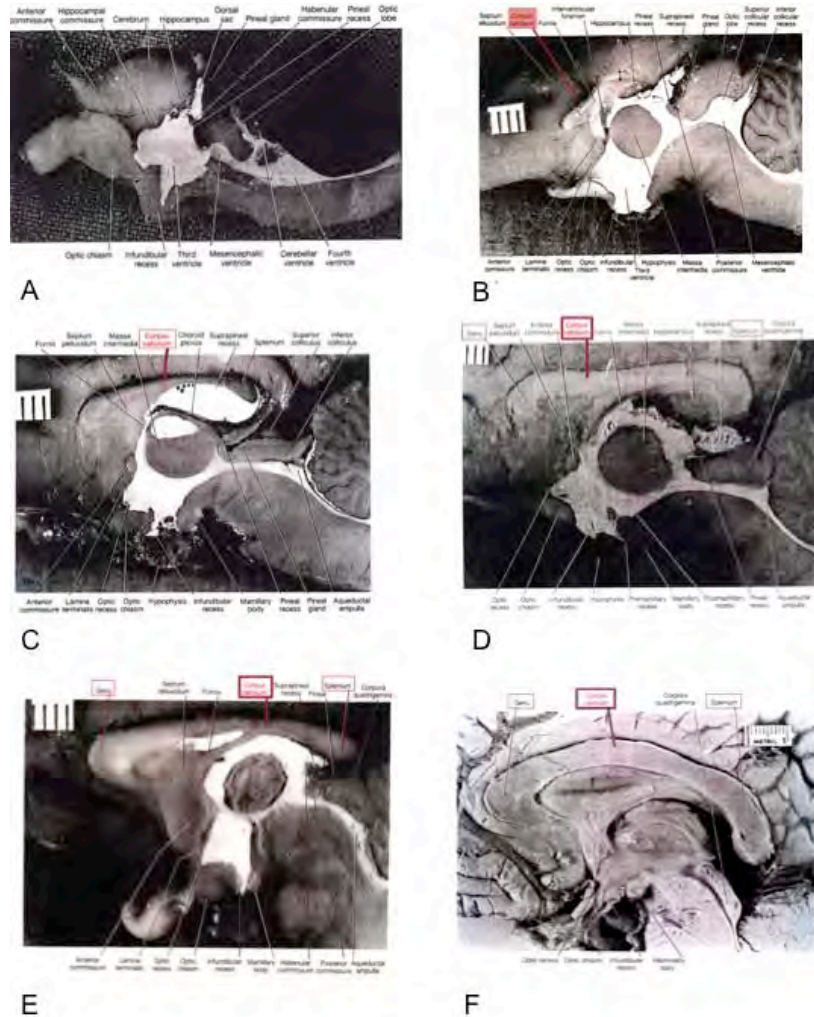


Figura 17. Se muestran los cerebros fijados de diversos vertebrados en un corte sagital medial para ilustrar la aparición y desarrollo del cuerpo calloso (cc): El inciso (A) muestra un corte del cerebro de una rana donde se observa que todavía no existe la presencia del cc como en el caso del conejo (B) donde hay un alargamiento cerebral que cubre el tercer ventrículo y el colículo superior y ya se puede apreciar como aparece una nueva comisura: el cc. En el gato (C), el cc es delgado y el receso suprapineal está en una posición caudal como resultado del alargamiento del esplenio del cc como en el perro (D) donde se observa ya un cc más alargado. En el cerebro del mono (E) hay un incremento en el tamaño del cc y se puede distinguir la delimitación de la curvatura de la rodilla y el pico. En el humano (F) hay un alargamiento evidente del esplenio, se arquea más el cuerpo y hay una curvatura más pronunciada en el extremo anterior de la rodilla (Modificado de Kier, 1987).

Desde el punto de vista filogenético el desarrollo del cuerpo calloso es también paralelo al desarrollo de la corteza cerebral al interconectar una y otra (Nieto y Nieto, 1978; Rilling, 2008). Y la relación entre el cuerpo calloso y la corteza cerebral parece indicar que éste es una estructura necesaria para el funcionamiento adecuado de las funciones superiores del sistema nervioso (Nieto y Nieto, 1978). La corteza es una de las partes del cerebro que ha tenido una mayor expansión en el curso de la evolución, por ejemplo en los humanos comprende el 80% del volumen del cerebro y cobra una gran importancia en los mamíferos. Una de sus funciones primarias es la respuesta motora a la percepción del mundo (Kolb y Whishaw, 2009). En este proceso, el cuerpo calloso facilita la conectividad cortical al unificar la información cerebral recibida por ambos hemisferios (Quintero et al., 2003).

La función del cuerpo calloso adquiere mayor importancia conforme se dan cambios en la escala filogenética, máxime si observamos que a lo largo de la filogenia esta estructura va aumentando su tamaño conforme se incrementa el peso del cerebro (Nieto *et al.*, 1976; Nieto y Nieto, 1978) (Ver tabla 4) Nieto et al., 1976; Nieto y Nieto, 1978) al realizar un estudio comparativo entre diferentes mamíferos observaron que en los delfines a pesar del desarrollo masivo del cerebro y la gran giración, la proporción entre el tamaño del cerebro y del cuerpo calloso es a diferencia de otros vertebrados, con un peso de cerebro similar, comparativamente más pequeño<sup>14</sup>. Esto implicaría que hubo un cambio adaptativo en los cetáceos que provocó una reducción en la conectividad interhemisférica (Rilling e Insel, 1999). Estos investigadores postulan que la falta de extremidades en los cetáceos pudo ser uno de los factores para la disminución relativa del cuerpo calloso, sin embargo, esto no queda claro, ya

---

<sup>14</sup> Nieto y Nieto (1978) estudiaron el cuerpo calloso de catorce especies de mamíferos entre ellas el delfín, al aplicar una regresión lineal encontraron que existe una relación muy clara entre el área del cuerpo calloso y el peso del cerebro con un coeficiente de regresión de  $R(x,y) = 0.982$  pero cuando se incluye al delfín el coeficiente de regresión se hace menos significativo  $R(x,y) = 0.856$ .

que estos animales poseen adaptaciones extraordinarias al medio acuático. Por ello, la relación con las funciones motoras y sensoriales debe ser más explorada ya que se sabe, que otros mamíferos como los marsupiales que poseen movimientos como el de escarbar carecen totalmente de cuerpo calloso (Nieto y Nieto, 1978).

| Especie   | Área callosa en mm <sup>2</sup> | Peso cerebral en gramos |
|-----------|---------------------------------|-------------------------|
| Humano    | 991.3                           | 1085                    |
| Caballo   | 200.8                           | 385                     |
| Delfín    | 180.4                           | 832                     |
| Cebra     | 160.6                           | 213                     |
| Papión    | 150.4                           | 74                      |
| Venado    | 70.8                            | 90                      |
| Antílope  | 60.4                            | 81.5                    |
| Rhesus    | 35                              | 61.5                    |
| Gato      | 31.3                            | 16                      |
| Mapache   | 29.7                            | 43.5                    |
| Ardilla   | 13.2                            | 3.5                     |
| Comadreja | 11                              | 3                       |
| Conejo    | 8.6                             | 5                       |
| Rata      | 3.84                            | 1                       |

Tabla 4. Pesos del cerebro y medidas del área del cuerpo calloso en sección transversal en diferentes mamíferos. Los cerebros se pesaron después de fijados y sin cerebelo (Fuente: Nieto y Nieto, 1978)

Rilling e Insel (1999) han encontrado que el aumento del cuerpo calloso en relación al cerebro es relativo, ya que en realidad la proporción entre estos, es decir el índice del cuerpo calloso en especies con grandes cerebros va decreciendo. Se ha observado que el crecimiento del cerebro esta acompañado

con el decremento de la velocidad de transferencia entre hemisferios y esto implica que el cuerpo calloso disminuye, por tanto, se puede esperar que grandes cerebros tengan un alto grado estructural y funcional de especialización (Rilling e Insel, 1999; Glissen, 2001). Este planteamiento surgió, a partir del análisis de las proyecciones neuronales de once especies de primates, donde los autores encuentran una tendencia en el índice del cuerpo calloso que refleja esta disminución, situando a los humanos con un índice de 0.53, a los grandes simios con 0.82 y a los monos con 1.28.

Se podría asumir que conforme aumenta el tamaño del cerebro, las proyecciones callosas deberían aumentar substancialmente para mantener conectados a los hemisferios. Sin embargo, el número de fibras callosas cambia mínimamente y no son más numerosas ni de mayor grosor con el incremento del área callosa, sino al contrario (Rilling e Insel, 1999). Este hecho ha sido asociado al grado de asimetría anatómica entre los hemisferios, como base del aumento de la lateralización funcional y el predominio hemisférico (Galaburda, 1990). Por lo tanto, este planteamiento establece que cuanto mayor sea la lateralización funcional, menor es la comunicación interhemisférica. Por lo que probablemente, la lateralización sea una propiedad emergente que acompañó el alargamiento cerebral en la evolución primate (Rilling e Insel, 1999). Esto implicaría que la evolución de grandes cerebros esta acompañada por la disminución en la conectividad interhemisférica y el aumento de conectividad intrahemisférica.

La asimetría cerebral debe ser entendida como una diferencia anatómica, funcional o bioquímica entre ambos hemisferios cerebrales, donde el predominio funcional de un hemicuerpo se interpreta en términos de una dominancia hemisférica como en el caso de los diestros y zurdos (Sánchez y Aragüez, 1993). Actualmente se considera que muchos comportamientos están sustentados por uno u otro lado del cerebro, porque las diferencias anatómicas tienen un correlato funcional, las funciones de las áreas usualmente mayores en el lado derecho del cerebro son diferentes a las de las áreas generalmente



mayores en el izquierdo, indicando que ese lado es dominante para una determinada función, sin embargo hay una gran controversia sobre los mecanismos cerebrales que sustentan estas asimetrías (Sánchez y Aragüez, 1993; Hopkins y Marino, 2000; Solodkin et al., 2001).

Una de las asimetrías macroscópica más evidente es la superficie superior del lóbulo temporal donde se solapa en los humanos el área de Wernike, área involucrada en el lenguaje, por lo que esta asimetría puede estar correlacionada con la especialización hemisférica izquierda para tal función (Geschwind, 1972). También se han encontrado asimetrías en los ventrículos cerebrales, la longitud y configuración de la cisura de Silvio, la presencia de un lóbulo occipital izquierdo más grande que el derecho y un lóbulo frontal derecho más ancho que el izquierdo, tales diferencias son más marcadas en los diestros que en los zurdos (Galaburda, et al., 1978; Sánchez y Aragüez, 1993; Hopkins y Marino, 2000).

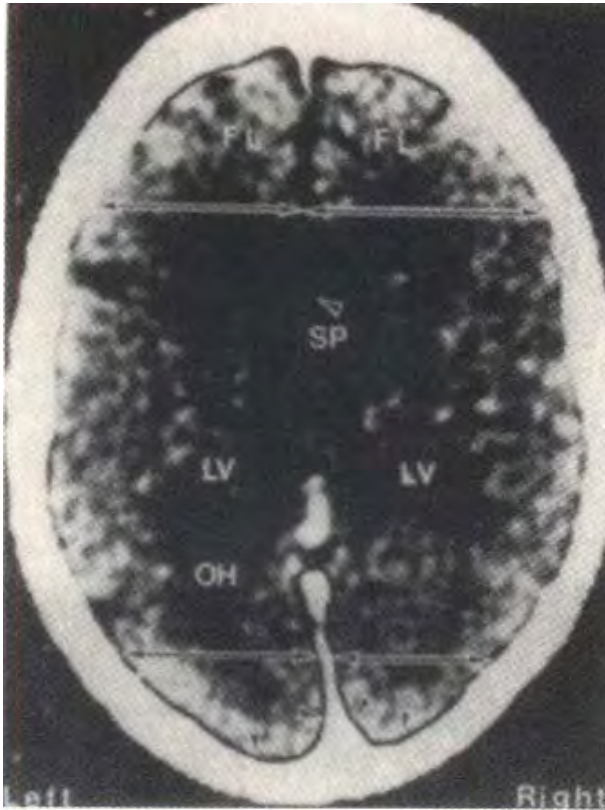


Figura 18. Tomografía axial computarizada donde se muestra como es el patrón de asimetría del cerebro en la mayoría de las personas diestras. Se puede notar la diferencia en la amplitud de los lóbulos frontales (FL), un lobulo occipital y un cuerno occipital izquierdo mas prominentes (OH) de los ventrículos laterales (LV). (Fuente: Galaburda et al., 1978: 855).

El cerebro de los antropomorfos, en especial el del humano, presenta una asimetría marcada del 90% de la población tiene un predominio funcional izquierdo asociado a funciones relacionadas con el lenguaje, los movimientos de precisión de la mano derecha, la capacidad de análisis y la percepción de secuencias temporales y locales. En tanto que el hemisferio derecho esta más involucrado en tareas como la habilidad de la mano izquierda, la capacidad de captar procesos de manera global, el reconocimiento de rostros, la visión y relaciones espaciales, las habilidades musicales y la expresión y reconocimiento de emociones en otros (Sperry, 1984; Sánchez y Aragüez, 1993; Arsuaga y Martínez, 2000; MacNeilage et al., 2009;) (ver figura 18 y 19).



Figura 19. En el dibujo de la izquierda se muestra una hacha de mano asociada a *Homo erectus* datada entre 1.5 mya y 200,000 años. Se puede notar que hubo una preferencia manual en su elaboración (Fuente: Marshall. y Magoun, 1998). En el dibujo de la derecha, vemos a un chimpancé tomando con su mano derecha una piedra para cascar nueces, se ha encontrado evidencia de asimetría cerebral en el cerebro de los póngidos (Hopkins y Marino 2000; Hopkins y Rilling, 2000).

Según MacNeilage et al., (2009), la especialización de cada hemisferio en el cerebro humano, ya está presente en formas básicas de vertebrados y emergió aproximadamente hace 500 millones de años basado en la hipótesis de que el predominio del hemisferio izquierdo en el cerebro de los vertebrados estaba originalmente especializado para el control de patrones bien establecidos de conducta que involucran circunstancias ordinarias y familiares. En cambio el hemisferio derecho estaba especializado en la detección y respuesta de estímulos inesperados o novedosos en el ambiente, como la rápida reacción ante la presencia de depredadores. Este planteamiento está respaldado con estudios en peces, reptiles, anfibios, aves y mamíferos. Pero ¿Por qué se da una lateralización hemisférica de ciertas funciones? MacNeilage (2009) señala que la especialización hemisférica evolucionó porque dos hemisferios hacen un trabajo más eficiente procesando dos tipos de información al mismo tiempo que un cerebro sin un sistema especializado. De esta forma un cerebro lateralizado tiene un procesamiento menos costoso. También es posible, que determinadas

funciones aparentemente simétricas se procesen de manera asimétrica en respuesta a estímulos endógenos o exógenos específicos regulados por un sistema de retroalimentación (Sánchez y Aragüez, 1993).

Sin embargo, estas conclusiones no son contundentes (Rilling e Insel, 1999). Se deben realizar más pruebas aprovechando las nuevas tecnologías como la tractografía que permite ver la cantidad de tractos entre un hemisferio y otro, la fMRI que mapea imágenes de las funciones cerebrales y estudios con MRI para realizar mediciones que comparen la anatomía del cerebro en función de los cambios filogenéticos del sistema nervioso (Hopkins y Marino, 2000).

Una de las formas para medir las asimetrías hemisféricas en los estudios con primates no humanos es la propuesta por Hopkins y Marino (2000) modificada por Hopkins y Rilling (2000) donde primero se compara el lado derecho y el lado izquierdo aplicando un índice de asimetría (AQ) y posteriormente se divide el hemisferio en cuatro regiones: Anterior frontal, posterior frontal, parietal y lóbulo occipital.

## **5.2 Anatomía del cuerpo calloso**

Antes de los estudios pioneros de Myers y Sperry a finales de los años cincuenta, había una diversidad de opiniones acerca del funcionamiento del cuerpo calloso. En el siglo dieciocho algunos autores incluso lo llegaron a considerar como el asiento del alma y el centro del raciocinio (Nieto et al., 1976; Alan, 1986). En la primera mitad del siglo pasado se llegó a considerar que esta estructura carecía de utilidad (Alan, 1986). A partir de la agnesis, es decir la segmentación parcial o total del cuerpo calloso las investigaciones de Myers y Sperry encontraron que se producía una desconexión en las regiones corticales, de esta forma cada hemisferio podía tener sus procesos perceptuales de manera

independiente (Kolb y Whishaw, 2009). Estos experimentos fueron confirmados con la agnesia de esta estructura como los estudios de Geschwind (2010) con los efectos clínicos de lesiones corticales relacionados con el habla y la preferencia manual, los de Mishkin (1979) con la desconexión de los sistemas visuales y somestésicos. Mientras que Sperry realizó descubrimientos importantes en el tratamiento de la epilepsia a partir de la remoción quirúrgica de comisuras como el cuerpo calloso para evitar la propagación eléctrica anormal desde un hemisferio al otro. Los estudios sobre la agnesia y el desarrollo imperfecto del cuerpo calloso han ayudado a comprender como esta estructura tiene incidencia en funciones en las áreas motora, de coordinación, equilibrio, tono muscular, visión y lenguaje.

Podemos considerar estas investigaciones como esenciales para entender los efectos comportamentales y los síndromes de desconexión que las lesiones corticales y callosas producen, y asumir que el cuerpo calloso juega un papel esencial, ya que como habíamos mencionado interconecta una gran parte de los hemisferios cerebrales en su porción transversal. Es importante mencionar que las nuevas tecnologías nos permiten seguir con el estudio de esta estructura de una forma menos invasiva como son los estudios con imágenes de Resonancia Magnética (MRI).

La morfología del cuerpo calloso en humanos es arqueada y de mayores dimensiones en dirección rostrocaudal (Quintero, et al., 2003). La estructura está formada por millones de axones que proceden mayoritariamente de las células piramidales de las capas II y III de la corteza, así como de las células piramidales modificadas de la capa IV (ver Fig. 20).



Figura 20. Se muestra el corte medio sagital de un encéfalo de un individuo adulto en donde se puede apreciar de izquierda a derecha: las circunvoluciones mediales del lóbulo frontal, el cuerpo caloso (rodilla (1), el cuerpo (2) y esplenio (3)) y éste como se relaciona con el fórnix (4). Debajo del fórnix se ve el tálamo (5), que forma el límite lateral del tercer ventrículo (6). En el externo anterior del ventrículo se aprecia el orificio interventricular (7) y en su parte inferior la región hipotalámica (Disección realizada por el Dr. Fernando Chico Ponce de León en el Laboratorio de Neuroanatomía del Dr. Joaquín Reyes-Téllez Girón, UNAM)

En el humano la porción anterior del cuerpo caloso es curva, la rodilla se continúa anteroventralmente como el rostrum, la porción posterior gruesa termina en el rodete del cuerpo caloso, al que se le denomina esplenio, el cual está por encima del mesencéfalo (ver fig. 21) (Waxman de Groof, 1999). Se han usado diversos criterios para designar las subdivisiones del cuerpo caloso, siendo una de las más utilizadas y aceptadas la que propuso Witelson (1985) de acuerdo a la longitud máxima del cuerpo caloso. Este esquema define cinco

segmentos verticales que van de la parte anterior a la posterior basados en fracciones aritméticas como a continuación se define:

- (1) La Rodilla (tercio anterior) el cual contiene fibras de conexión de las proyecciones prefrontales, premotoras y motoras suplementarias
- (2) Cuerpo anterior (parte medial del cuerpo calloso), el cual contiene proyecciones motoras.
- (3) Cuerpo posterior (parte medial del cuerpo calloso), contiene fibras parietales y somatosensoriales.
- (4) El Istmo es una región entre el temporal superior y las regiones parietales, tiene fibras de conexión al parietal posterior y temporal superior.
- (5) El Esplenio posee fibras visuales temporales y occipitales.

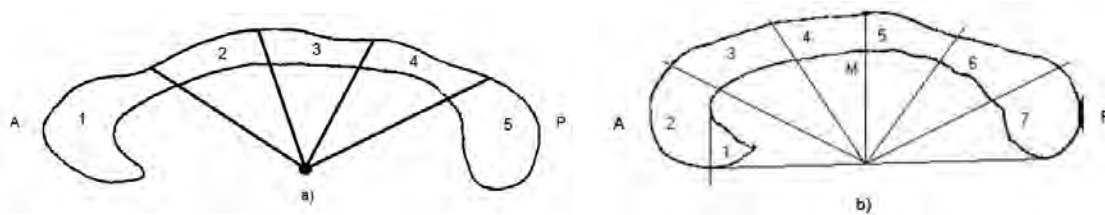


Figura 21. Se esquematizan las delimitaciones tradicionales del cuerpo calloso el de la izquierda corresponde a Witelson (1985): a) (1) rodilla, (2) cuerpo anterior, (3) cuerpo posterior, (4) istmo y (5) esplenio y b) Clarke et. al. (1989) secciones delineadas: (1) rostrum; (2) rodilla; (3) cuerpo rostral; (4) parte medial del cuerpo anterior, (5) parte medial del cuerpo posterior, (6) istmo y (7) esplenio.

Adicionalmente Clarke et al., (1989) agregaron una división en la rodilla: el rostrum (1) y el esplenio (7) (ver figura 21). Se ha criticado la arbitrariedad de estas divisiones al no poseer un correlato morfológico claro que las sustente, como serían señales macroscópicas que delimiten con claridad las distintas áreas en un corte medio sagital (Hofer y Frahm, 2006). Los últimos estudios realizados a partir de tractografía por MRI de Wakana, et al., (2004), permiten apreciar una clara distinción del lugar de interconexión de las fibras, lo que da como resultado una descripción topográfica más real del cuerpo calloso. Mediante esta técnica se han replanteado las divisiones del cuerpo calloso tradicionales (ver figuras 22 y 23). La metodología de esta técnica está basada



en el principio de difusión de las moléculas de agua dependiendo de la orientación de las fibras dentro de la materia blanca (ver figuras 23 y 24) (Hofer y Frahm, 2006; Hofer et al., 2008)

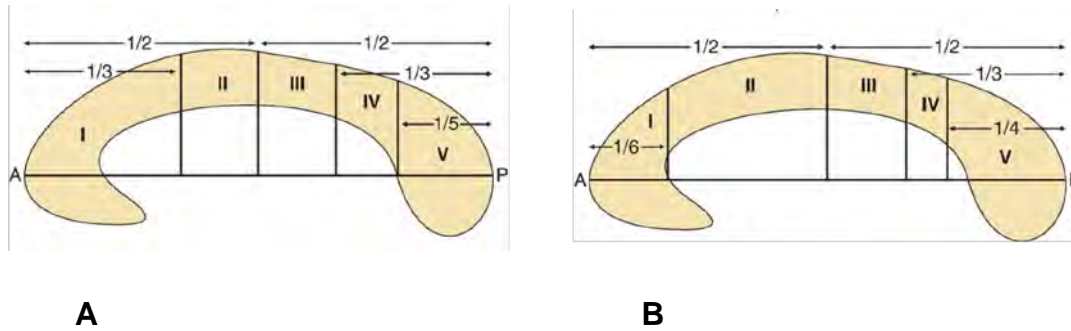


Figura 22. Topografía del cuerpo calloso en el plano medio sagital en humanos, el esquema de la izquierda (A) muestra la delimitación tradicional realizada por Witelson (1985), mientras que el esquema de la derecha (B) plasma las modificaciones que se realizaron a estas secciones a partir de la propuesta de tractografía por MRI realizada por Hofer y Frahm (2006).

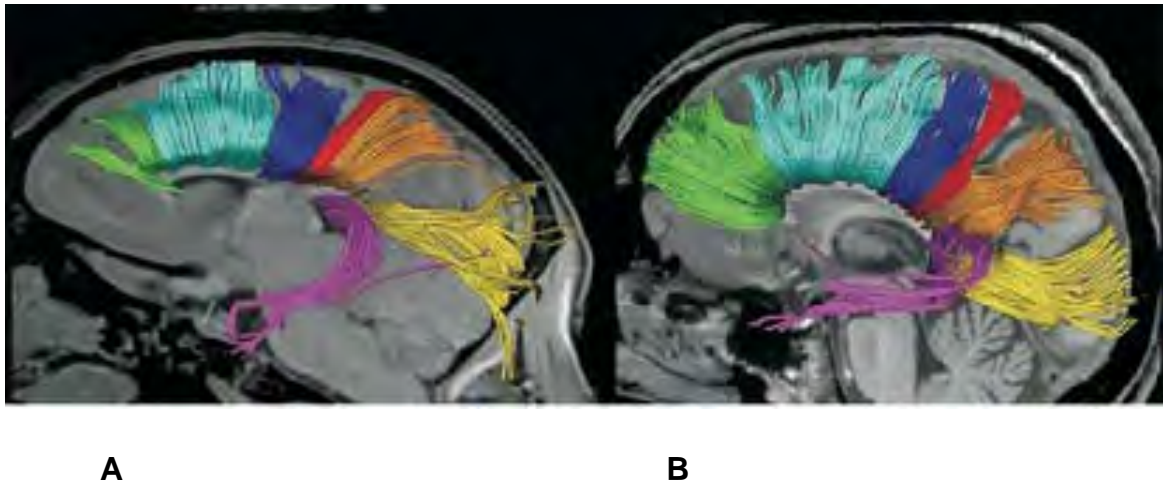


Figura 23. Delimitación del cuerpo calloso en el plano medio sagital en monos rhesus (A) y humanos (B), basado en estudios tractográficos realizados por Hofer y Frahm, 2006 y Hofer et al., 2008. Los colores distinguen las fibras de proyección en regiones corticales específicas. De anterior a posterior: verde: lóbulo prefrontal, aguamarina: área premotora y motora suplementaria, azul marino: corteza primaria motora, rojo: corteza sensorial primaria, naranja: lóbulo parietal, amarillo: lóbulo occipital y violeta: lóbulo temporal.





Figura 24. Se muestran las proyecciones del cuerpo calloso en la imagen esta estructura fue retirada para apreciar sus radiaciones (Foto cortesía del Dr. Fernando Chico Ponce de León, disección realizada por el Dr. José Figueroa en el Laboratorio de Neuroanatomía del Dr. Joaquín Reyes-Téllez Girón, UNAM)

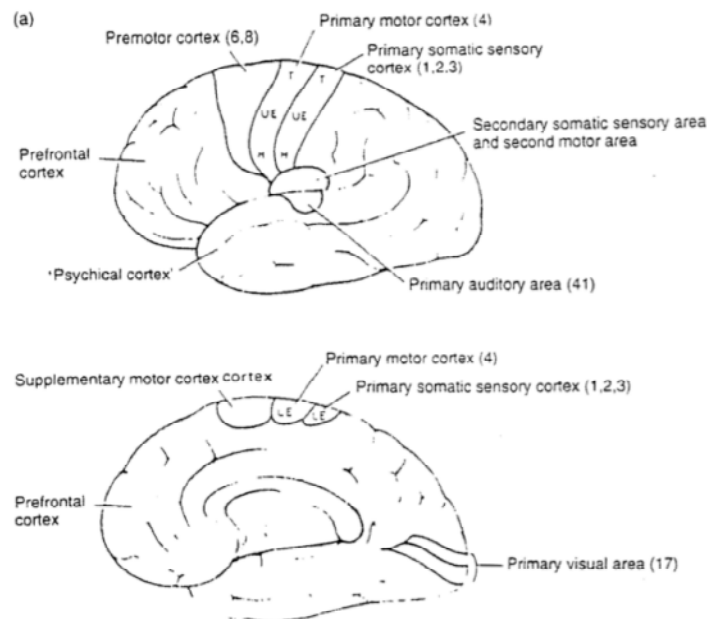


Figura 25. Principales áreas sensoriales y motoras de la corteza cerebral (Holloway, 1996)

El cuerpo calloso no es la única estructura que interconecta a los hemisferios, actualmente se han identificado tres conexiones principales entre ambos lados del cerebro: las fibras de asociación, las fibras de proyección y las fibras comisurales (Kolb y Whishaw, 2009). Las fibras comisurales incluyen al cuerpo calloso y a las comisuras anterior y posterior. El cuerpo calloso es el que tiene una mayor proporción de conexión con las áreas neocorticales (ver fig. 24 y 25). La mayor parte de las regiones homólogas de los hemisferios están interconectadas por esta vía (conexiones homotópicas), aunque existen excepciones, como el área 6 que tiene abundantes conexiones (conexiones heterotópicas) no sólo con el área 6 contralateral, sino también con las áreas 4, 5, 7 y 39 (Kolb y Whishaw, 2009; Erdoğ an, 2005; Hellner-Burris et al., 2010).

A través de sus fibras en el segmento anterior que corresponde a la rodilla (I), el cuerpo calloso se encarga de la transferencia de información motora al lóbulo prefrontal, en su tercio medio (II, III y IV) de la transferencia de funciones somatosensoriales al área promotora, motora suplementaria, a la corteza sensorial primaria y al lóbulo parietal y en su porción posterior que corresponde al esplenio (V) de la transferencia visual al lóbulo temporal (ver figura 23, 24 y 25) (Kolb y Whishaw, 2009).

Las investigaciones realizadas a partir de callostomias parciales confirman que la parte posterior del cuerpo calloso (esplenio), facilita la transferencia visual, mientras que la región situada delante del esplenio afecta la transferencia somatosensorial. La porción anterior se encarga de la transferencia de información motora (Kolb y Whishaw, 2009).

De esta forma, la corteza somatosensorial primaria esta conectada a la corteza somatosensorial secundaria de los dos hemisferios. A su vez, esta región está

conectada a la región temporal media y a la región orbito frontal, cuya función es transmitir los impulsos nerviosos entre las circunvoluciones de un hemisferio cerebral al opuesto. Las fibras del cuerpo calloso conectan las áreas corticales entre hemisferios mediante axones que pasan por el cuerpo calloso (Waxman de Groof, 1999). El hecho de que el cuerpo calloso en el cerebro humano esté formado aproximadamente por unos 180 a 200 millones de axones manifiesta una gran capacidad de transportar información con una velocidad de hasta 4,000 millones de impulsos por segundo (Quintero, et al., 2003). Por otra parte, parece desarrollar un papel relevante en otras funciones como la memoria, la atención, el nivel de alerta, las funciones auditivas del lenguaje y en la conciencia de sí mismo (Gazzaniga, 2000).

### **5.3 Variabilidad del cuerpo calloso**

Diferentes factores como el dimorfismo sexual, el envejecimiento y enfermedades como la esquizofrenia, encefalopatías y el alcoholismo pueden repercutir en el tamaño del cuerpo calloso (Collins y Evans, 1997). Se ha reportado que los hombres tienen cerebros más grandes que las mujeres en relación a su masa corporal, ellas poseen cuerpos callosos más grandes (Pakkenberg y Voigt, 1964; Jäncke et al., 1997; Holloway, 1982; Falk et al., 1999, 2001, Tejal et al., 2003). Esto se ha relacionado con las capacidades diferenciales entre ambos sexos para el procesamiento de tareas espaciales y del lenguaje (Kimura, 1992). Sin embargo, hay discrepancia en los resultados debido a las diferentes metodologías utilizadas y la selección de las muestras (Bermúdez y Zatorre, 2000). Algunos estudios han encontrado que los hombres poseen un área absoluta mayor del cuerpo calloso (Witelson, 1985; Bishop y Wahlsten, 1997; Demeter et al., 1988; Anagnostopoulou et al., 2007) mientras que otros estudios afirman que las diferencias no son significativas (Kertesz, et al., 1987; Bermúdez y Zatorre, 2000; Merlo et al., 2002).

El dimorfismo sexual en el cuerpo calloso de primates no humanos también muestra algunas discordancias, ya que autores como Holloway y Heilbroner (1992) no encontraron evidencias significativas en el área total del cuerpo calloso en tres especies de primates (Macaco cangrejero o de cola larga *M. fascicularis*, Marmoseta común *Callithrix jacchus* y Tamarino cabeza de algodón *Saguinus oedipus*), pero sí encontraron una significancia en el área total y en el esplenio del cuerpo calloso de Macaca rhesus: *M. mulatta*. Las diferencias han sido correlacionadas con la variación en la habilidad espacial en machos y hembras. Por ejemplo, la captura mayor de presas en monos capuchinos machos, las diferencias en la morfología de esta estructura, especialmente en las regiones posteriores del istmo y del esplenio, estas áreas conectan con los lóbulos parietales conocidas por estar relacionadas en el procesamiento visual de tareas espaciales (Hellner-Burris et al., 2010). Una particularidad en estos estudios es una mayor área en los machos en contraste con los humanos, donde son las mujeres las que presentan un área relativa y un área posterior mayor del cuerpo calloso.

Otro aspecto importante es el envejecimiento, debido a que los ventrículos laterales adyacentes a esta estructura se expanden en la vejez y el cuerpo calloso se adelgaza (Sullivan et al., 2002). En humanos las diferencias empiezan a ser notorias a partir de los 61 años, al haber un incremento en sus bordes (Merlo et al., 2002).

En la esquizofrenia se ha reportado, un anómalo desarrollo cerebral, ya que al haber cambios en la cantidad de materia gris también los hay en las interconexiones corticales hemisféricas (McCarley et al., 1999). Esto se refleja en la atrofia del cuerpo calloso dando como resultado la hipoconectividad o desconexión de áreas corticales de asociación (Serra-Grabulosa, et al., 2003).

También una de las enfermedades donde se encuentra disminución del cuerpo calloso son las encefalopatías asociadas con la hipoxia al nacimiento donde también se ha encontrado una disminución en la destreza motora (Van Kooij et al., 2008).



## Capítulo VI.

### Planteamiento

*“La Antropología física es una ciencia biológica que se ocupa de las adaptaciones, la variabilidad y la evolución de los seres humanos y de sus parientes actuales y fósiles. Pero también, debido a que los estudios de la biología humana se realizan en el contexto de la cultura y el comportamiento, la Antropología Física es igualmente una ciencia social”.*

*Agustin Fuentes (2010)*

## 6.1 Planteamiento

La Resonancia magnética es una herramienta no invasiva, la cual nos permite estudiar el cerebro primate, elucidar sus estructuras morfológicas y relacionarlas con diversas habilidades cognitivas (Semendeferi et al., 1994; Semendeferi y Damasio, 1997; Paxinos, et al., 2000; Semendeferi, 2001; Saleem y Logothetis, 2007; Rilling, 2008; Falk, 2008). Un estudio previo donde se reportó la neuroanatomía del mono araña con MRI, motivó la presente investigación (Chico et al., 2009), enfocándonos ahora en el estudio del cuerpo calloso del mono araña (*A. geoffroyi*) y el macaco cola de muñón (*M. arctoides*) y su filogenia en relación con algunos aspectos de la ecología y el comportamiento como las capacidades visoespaciales y las habilidades motrices como la lateralización manual.

En este estudio se pretenden analizar, las variaciones cuantitativas del cuerpo calloso en el plano medio del cerebro. Los hallazgos se discutirán en términos de las posibles modificaciones en la transmisión interhemisférica ocurrida en las especies estudiadas, a partir de sus particulares condiciones socioecológicas (Rilling & Insel, 1999; Hellner-Burris, et al., 2010). La confirmación de la existencia o ausencia de tales variaciones contribuirán al conocimiento de la filogénesis del cerebro del orden primate al que pertenece el humano y ampliarán el conocimiento neurobiológico de las especies involucradas.

Los estudios filogenéticos han mostrado que el incremento cerebral está asociado con la reducción de las conexiones interhemisféricas (Jäncke et al., 1997; Rilling e Insel, 1999; Hopkins y Rilling, 2000). En particular se plantea que el área media sagital del cuerpo calloso debe ser relativamente más pequeña en primates con cerebros grandes, esto se correlaciona con la dominancia interhemisférica y el fenómeno de lateralización con resultados en el incremento



de la independencia de los hemisferios (Nieto et al., 1976; Rilling e Insel, 1999). Por otra parte, la bibliografía nos habla de que conforme se ha incrementado el tamaño del cerebro en los primates, se conoce que segmentos del cuerpo caloso asociados con la integración visoespacial como el esplenio han aumentado, mientras que las conexiones interhemisféricas vía el cuerpo caloso y la comisura anterior supuestamente se han reducido (Rilling e Insel, 1999).

El enfoque filogenético es un instrumento básico para entender la evolución, ya que las especies emparentadas retienen y comparten caracteres que han adquirido debido a que descienden de un ancestro común (Darwin, 1871; Boyd, 2001;). Los estudios comparativos permiten estudiar rasgos o caracteres en diversas especies, asociarlas con su ecología particular y a la luz de la teoría evolutiva permiten plantear la filogenia de ciertos rasgos (Santillan-Doherty, 2004).

Se ha planteado que la principal presión ambiental de los macacos proviene de su estructura social (Fedigan, 1982; Smuts et al., 1987). Otras presiones de selección como la obtención de recursos y el riesgo a la depredación son bastante relajadas para esta especie al poseer una dieta omnívora y una tasa de depredación baja (Santillan-Doherty, 2004). Los macacos presentan una estructura social compleja y jerarquizada con reglas rígidas que los mantienen juntos la mayor parte del tiempo. En contraste se ha sugerido que en los monos araña el sistema social es más igualitario al ser mas laxo en sus reglas sociales y presentar una evidente competencia intersexual por los recursos (Chiappa, 1995; Santillan-Doherty, 2004). En los macacos el sistema social es despótico-nepótico con reglas sociales rígidas donde la alta competencia intra e intersexual se equilibra por una compleja red cooperativa basada en la filopatría y el nepotismo (Bertrand, 1969; Santillan-Doherty, 2004).

## **6.2 Objetivo general**

Comparar el cuerpo calloso de dos especies de primates: *A. geoffroyi* y *M. arctoides* utilizando imágenes por resonancia magnética en el plano medio del cerebro. Las diferencias encontradas se relacionarán con algunos aspectos de la ecología y comportamiento de estos dos antropoides, como son las capacidades visoespaciales y las habilidades motrices por ejemplo la lateralización manual. Esto contribuirá al conocimiento de la filogénesis del cerebro del orden primate.

### 6.3 Objetivos específicos

1. Determinar las longitudes y áreas del cuerpo calloso y de los hemisferio del mono araña y el macaco cola de muñón.
2. Establecer relaciones entre las longitudes y áreas del cuerpo calloso, y de los hemisferios mediante índices que ayuden a establecer la proporción que guarda el cuerpo calloso con relación a cada hemisferio cerebral.
3. Proponer un criterio para medir el ángulo inferior del cuerpo calloso y ver las diferencias entre las dos especies.
4. Generar imágenes tridimensionales que permitan obtener los volúmenes del cerebro de estas dos especies y compararlos.
5. Establecer relaciones entre el volumen cerebral y el volumen del cuerpo calloso, para crear un índice de la proporción que guardan entre sí.
6. Mediante la medición volumétrica de los dos hemisferios cerebrales determinar si existe una asimetría hemisférica intraespecífica. Corroborar mediante pruebas y evidencia bibliográfica, si hay una correlación entre la asimetría hemisférica y la dominancia motriz.
7. Analizar si existen diferencias en las regiones del cuerpo calloso a nivel interespecífico e inferir las causas de estas diferencias.

8. Elaborar un metanálisis (n= 13 especies) sobre la angulación del cuerpo calloso y el tamaño relativo de esta estructura.

#### 6.4 Hipótesis

Dadas las condiciones evolutivas, el cuerpo calloso del *A. geoffroyi* es más voluminoso que el de la *M. arctoides*, puesto que la socioecología del mono araña implica procesos visoespaciales con una alta demanda cognitiva como la formación de grupos que se fusionan y se fisianan a diferencia del macaco donde esto no ocurre, en cambio estos contienden con una vida social demandante.

#### 6.5 Hipótesis secundarias

1. Si encontramos diferencias en talla y peso entre ambas especies entonces esperamos encontrar diferencias significativas al comparar las siguientes variables: área del cuerpo calloso, área hemisférica, longitud del cuerpo calloso, longitud del polo frontal al polo occipital y volumen del encéfalo.
2. Si asumimos que en la filogenia conforme aumenta el tamaño del cerebro el ángulo inferior del cuerpo calloso es más obtuso debido al reacomodo de diversas estructuras, entonces habrá una diferencia significativa en el ángulo inferior del cuerpo calloso de estas dos especies siendo los macacos los que presentan una ángulo de mayor grado.
3. Se ha sugerido que en el cerebro primate empieza a darse una ligera asimetría hemisférica en el cerebro de los póngidos (lóbulo temporal, sulcos, fisuras, etc. Glissen, 2001; Pilcher et al., 2001) entonces se espera encontrar una tendencia hacia la asimetría del hemisferio izquierdo y del hemisferio derecho para los macacos cola de muñón y en menor grado para los monos araña.

4. Si los monos araña presentarán en las pruebas manuales una lateralización marcada (asimetría funcional) entonces se espera que esto se vea reflejado en una asimetría estructural de los hemisferios.
5. Si asumimos que en la filogenia, conforme aumenta el volumen del cerebro disminuye la proporción del cuerpo calloso, entonces el Índice relativo del cuerpo calloso, deberá ser para *M. arctoides*  $< 1.30$  de acuerdo a la bibliografía para especies de la familia *Cercopithecidae*.
6. Si asumimos que en la filogenia, conforme aumenta el volumen del cerebro disminuye la proporción del cuerpo calloso entonces el Índice relativo del cuerpo calloso deberá ser para *A. geoffroyi*  $< 1.80$  de acuerdo a lo publicado para especies de la familia *Cebidae*.



## Capítulo VII.

### Método

*Aquella teoría que no encuentre aplicación práctica en la vida  
es una acrobacia del pensamiento.*

*Swami Vivekananda*

## 7.1 Sujetos de estudio

Los individuos del estudio son miembros de las colonias del Instituto Nacional de Psiquiatría, Ramón de la Fuente Muñiz en México D.F. Se encuentran en grupos sociales en encierros exteriores (6m longitud x 6.3m alto x 6.2 m largo) con enriquecimiento ambiental regular, estímulos naturales y artificiales, acceso a agua *ad Libitum* y alimentados una vez al día (Marques-Arias et al., 2010). Los datos para este estudio fueron colectados durante 2008 y 2009.

Se seleccionaron catorce individuos: siete *A. geoffroyi*, seis hembras y un macho y siete *Macaca arctoides*, seis hembras y un macho en buenas condiciones de salud y sin ninguna patología aparente. Todos ellos eran adultos (*Ateles* 20.5  $\pm$ 7.5 años; *Macacos* 8.5  $\pm$ 6.2 años para evitar variaciones del cuerpo caloso asociadas a la edad (Sullivan et al., 2002).

## 7.2 Mediciones somatométricas: talla y peso.

La técnica antropométrica fue modificada (Lohman et al., 1991) ajustándola a la morfología de los primates con la finalidad de medir a los individuos de manera confiable, objetiva y con un procedimiento que pueda ser reproducido. La talla (ver figura 26) se registró en centímetros y se refiere a la distancia máxima comprendida entre el vértex (1) a la última vértebra lumbar donde se origina la cola (2) y la sumatoria de la longitud del miembro inferior que se calculó de la cresta iliaca (3), a la articulación de la rodilla (4) y la superficie plantar (5). La medición de la cola se cuantificó aparte. Para tal efecto, se colocó al individuo recostado en posición decúbito lateral sobre una superficie plana y horizontal

con la espalda recta y tratando de mantener la cabeza en plano de Franckfurt, las mediciones se realizaron con una cinta calibrada con un antropómetro (Monark®).

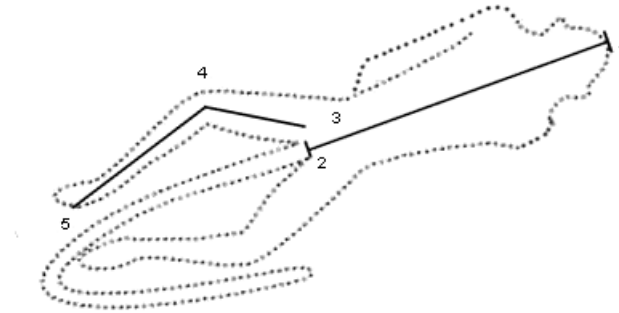


Figura 26. Ejemplo de la medición de la talla de un mono araña donde se han delimitado los segmentos que la componen (figura modificada a partir de la cédula dermatológica de la Asociación de Primatología Colombiana).

El peso se registró en kilogramos en una báscula clínica de pedestal previamente calibrada, donde fue pesado uno de los cuidadores sujetando al individuo (ya que estaban bajo los efectos de la anestesia), posteriormente se restó el peso del cuidador.

### 7.3 Procedimientos

La propuesta técnica de este estudio fue aprobada por el Comité Técnico y de Administración del Fondo Mixto de Fomento de Investigación Científica y Tecnológica CONACYT como parte del proyecto “Neuroetología y conservación del mono araña (*A. geoffroyi*) (109147). Adicionalmente todos los protocolos



fueron aprobados por el Comité Ético del Instituto Nacional de Psiquiatría en apego a la Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999. Se usaron todas las medidas de bioseguridad solicitadas por el área de neuroimagen que incluyeron de manera general la limpieza exhaustiva del equipo antes y después de la resonancia, la protección física de los monos, equipos y especialistas, mediante el uso de guantes, cubrebocas, ropa especial, campos cubrecamas, sábanas y bolsas de contención.

Los sujetos fueron privados por 24 horas de alimentos sólidos e introducidos a una jaula de restricción un día antes del experimento para facilitar la aplicación de la anestesia intramuscular mediante Zoletil 50: *Tiletamine-Zolasepan* (0.2 ml/kg). Se utilizó una dosis mínima de acuerdo al peso del sujeto ( $0.82 \pm 0.55$  ml) que permitiera el manejo por un periodo de cuarenta a cincuenta minutos. Una vez anestesiados se registró su peso, talla y dentición (ver figura 27).



Figura 27. Ejemplo del pesaje, medición y registro de dentición de uno de los macacos cola de muñón (Fotos cortesía de Rita Arenas).

Posteriormente en el resonador se les tomaron sus signos vitales, se les aplicó un lubricante para evitar la resequead ocular y se adecuó un cubre camas que

a su vez permitiera mantenerlos a una temperatura confortable y evitara su movilidad durante el estudio.

Después se les colocó de cubito ventral (boca abajo) y se sujetó la cabeza en un marco estereotáxico de acrílico especializado para primates no humanos ya que se han reportado variaciones significativas en las medidas del cuerpo calloso asociadas a la orientación y al movimiento de los sujetos Tejal *et al* (2003) (ver figura 28). El uso de marcadores extracraneales como el marco estereotáxico permiten alinear al sujeto y minimizar la variabilidad por posición entre individuos. El período de escaneo tuvo una duración promedio de cincuenta y siete minutos, todo el procedimiento estuvo asistido por un médico veterinario y un neuropediatra especialistas en primates no humanos, un equipo de imagenólogos y un equipo de etólogos.

Al término del estudio nuevamente se revisaron los signos vitales, se retiró al sujeto de la cámara y se le colocó en la jaula de restricción esperando un período de recuperación promedio de una hora, al término del cual se le reintrodujo a la colonia en una zona que permite el contacto visual y auditivo con el resto del grupo pero protegido hasta estar totalmente recuperado. Finalmente se le proporcionó agua y alimento sólido.



Fig. 28. Preparación por parte del equipo médico antes de iniciar la resonancia. En las fotos se señalan la antena (a), el marco estereotáxico (b), el resonador (c), así como un prototipo que se usó para mejorar la calidad de las imágenes.

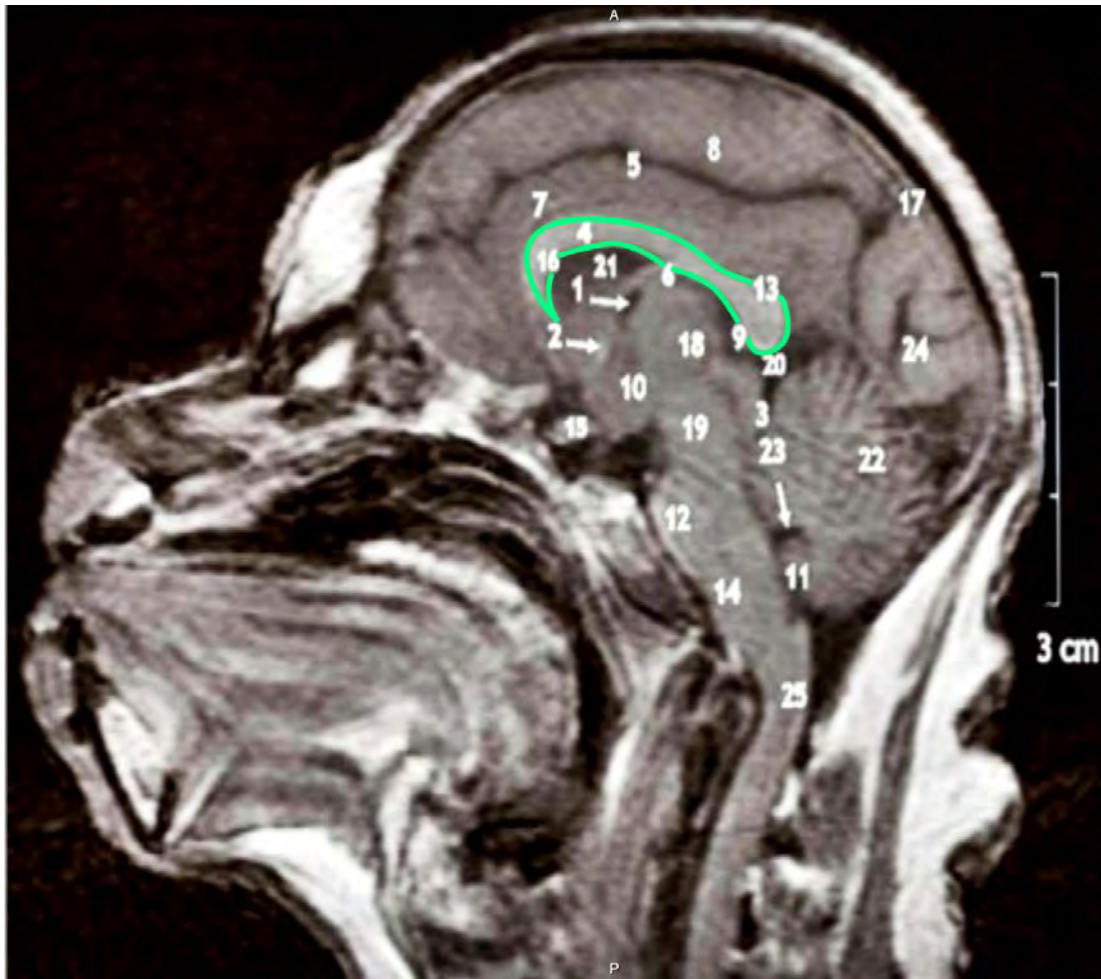
#### 7.4 Imágenes cerebrales por Resonancia Magnética

Las imágenes de resonancia magnética fueron tomadas en un Resonador de 3 Teslas Philips Achieva (Philips Sistemas Médicos, Eindhoven, Holanda) que se encuentra ubicado en el Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente Muñiz en el área de neuroimagen. Se empleó una antena comercial Sense Flex-M para mayor definición (ver figura 28). El estudio incluyó secuencias T1 Turbo Spin Echo con técnica de inversión recuperación ( $TR=2000\text{ms}$ ,  $TE=10\text{ms}$ , tiempo de inversión-recuperación de 800 ms) para mejorar el contraste, con campo de visión (FOV) de 16 cm, matriz de adquisición de  $176 \times 140$ , con una orientación sagital (22 cortes, 3 mm espesor, 3 mm espaciado) (ver tabla 5).

| Parámetros de adquisición   | Orientación sagital |
|-----------------------------|---------------------|
| TE (ms)                     | 10                  |
| TR (ms)                     | 800                 |
| FOV (mm)                    | 1600                |
| Espesor (mm)                | 3                   |
| Espaciado entre cortes (mm) | 3                   |
| Matriz                      | 176x140             |
| Número de cortes            | 22                  |

Tabla 5. Resumen de los parámetros de adquisición de las imágenes.

Las imágenes se analizaron en un plano medio sagital en T1. El plano medio sagital del cerebro se determina por la presencia del acueducto cerebral y de estructuras de la línea media (ver fig. 29). Se seleccionó este plano porque se puede ver bien delimitado el cuerpo calloso (Cuendod *et al*, 1991). El tiempo de relajación uno o T1 denota el tiempo que tarda el tejido en volver al equilibrio después de una pulsación de Radio Frecuencia. Permite ver el cuerpo calloso como una estructura con una hiperseñal en color blanco al igual que el resto de la sustancia blanca, la grasa intraorbitaria, subcutánea y médula ósea del diploe a diferencia del líquido cefalorraquideo que aparece en negro.



- |                             |   |                            |
|-----------------------------|---|----------------------------|
| 1. Agujero interventricular | 10. Hipotálamo                                | 18. Tálamo                 |
| 2. Comisura blanca anterior | 11. Nódulo cerebeloso                         | 19. Tegmento mesencefálico |
| 3. Acueducto cerebral       | 12. Parte anterior del puente                 | 20. Techo del mesencéfalo  |
| <b>4. Cuerpo calloso</b>    | <b>13. Parte posterior del cuerpo calloso</b> | 21. Ventrículo lateral     |
| 5. Súlco del cíngulo        | 14. Pirámide bulbar                           | 22. Vermis cerebeloso      |
| 6. Fórnix                   | 15. Quiasma óptico                            | 23. IV Ventrículo          |
| 7. Giro del cíngulo         | <b>16. Rodilla del cuerpo calloso</b>         | 24. Cisura calcarina       |
| 8. Giro frontal interno     | 17. Surco parieto occipital                   | 25. Medula espinal         |
| 9. Glándula pineal          |   |                            |

Fig. 29. Resonancia en T1 de *A. geoffroyi* donde se muestra la orientación sagital que se usó para el análisis de las imágenes. Se puede notar claramente el cuerpo calloso y sus partes, así como otras estructuras visibles en la línea media (Chico et al., 2009).

El registro de las imágenes se hizo tomando la línea media del oído<sup>15</sup> (ear bar zero) y sólo en un caso se tomo la línea bicomisural que va de la comisura blanca anterior (AC) a la comisura posterior (PC) como referencia (ver figura 30).

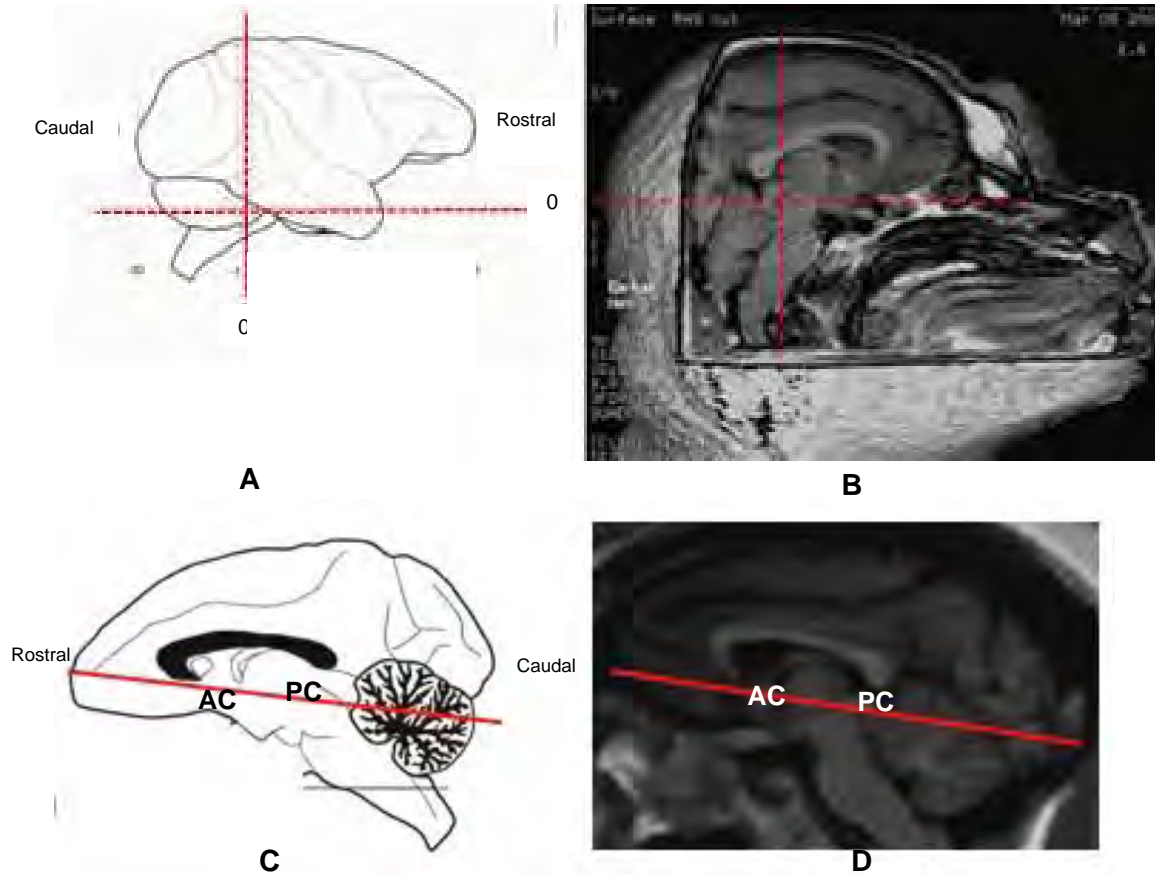


Figura 30. Las imágenes a y b muestran la orientación de la línea cero del oído, mientras que las c y d muestran la orientación bicomisural. b) y d) son imágenes en MRI T1 sagital de un mono araña y un macaco respectivamente, los esquemas fueron modificados de Saleem y Logothetis, 2007.

<sup>15</sup> La orientación de la línea cero del oído se traza en dirección orbito-meatal. Esta orientación, ya que es reportada con mayor frecuencia en algunos atlas de primates no humanos. En el primer sujeto la orientación de las resonancias se hicieron empleando una línea bicomisural (que es la que comúnmente se utiliza en estudios humanos), esta se trazó con una dirección del polo frontal al polo occipital, ambas orientaciones nos dan la posibilidad de hacer comparaciones fiables tanto con estudios en primates no humanos como con humanos.



## 7.5 Mediciones de longitudes y áreas del cuerpo calloso

Las imágenes del cuerpo calloso se analizaron en la cara interhemisférica con una orientación sagital estricta, mediante el software Osirix versión 3.7.1. (Rosset et al., 2004). En la primera etapa se definieron cuatro mediciones conforme a la literatura con las que podemos inferir las proporciones del cuerpo calloso por especie. Se realizó un análisis de confiabilidad intra-observador e inter-observador por tres observadores inexpertos y tres expertos, ambos con un resultado de 99% de confiabilidad *Alfa de Cronbach* (ver figura 31).

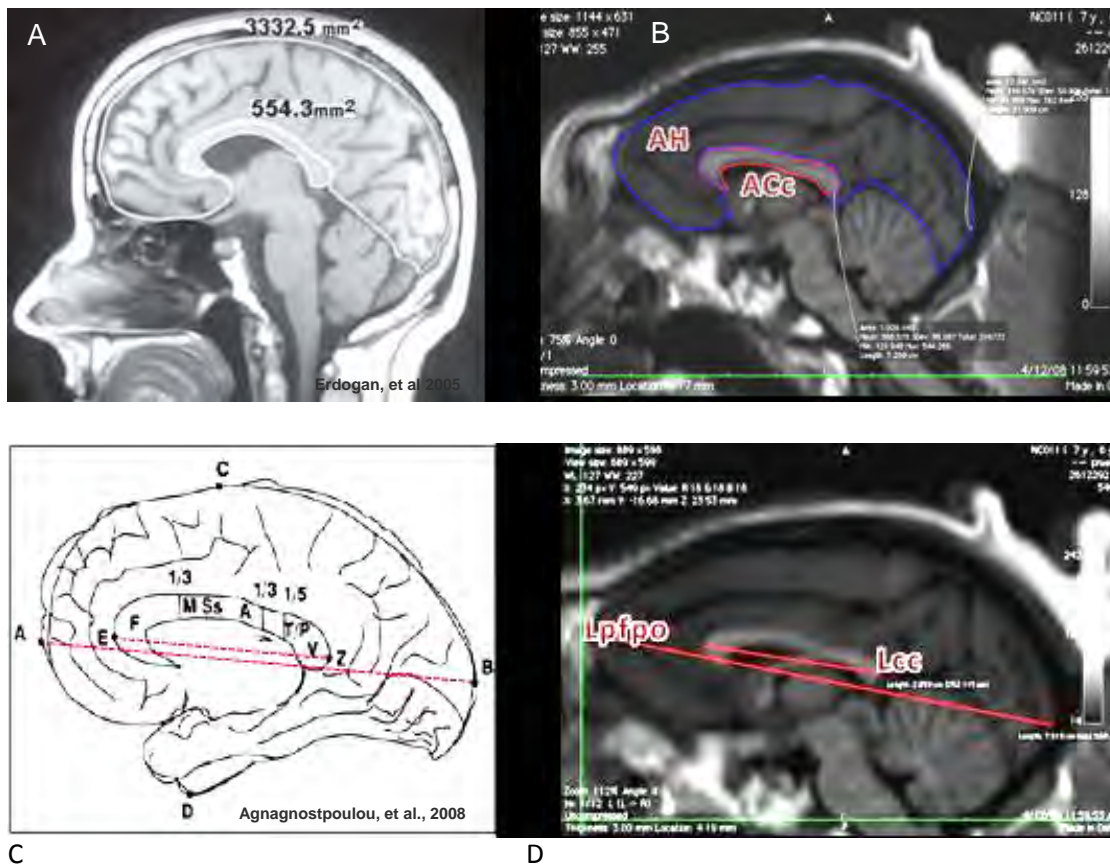


Figura 31. Ejemplo de las mediciones de área y longitud que se confiabilizaron entre los observadores usando los esquemas A y C. (A) Corte sagital en T1 de humano a partir de este esquema se les pedía a los observadores que trazaran como se muestra en el inciso (B) el Área hemisférica (en azul) y el Área del cuerpo calloso (en rojo). (C) Corte sagital del cerebro humano, se les pedía que trazaran la longitud del cuerpo calloso y la longitud hemisférica como se ve en la imagen D.

Para ello, primero se les explicó a los participantes el uso del visualizador de imágenes

Osirix, posteriormente se les pidió que realizaran trazos manuales para las mediciones guiándose en los esquemas de Erdoğan et al., (2005) y Anagnostopoulou (2008) (ver figura 32).

Por tanto, en la primera etapa de análisis se registraron las siguientes mediciones:

1. Área hemisférica, abarca las áreas supratentorial y supracallosa (Erdoğan et al., 2005) (ver fig. 32)
2. Área del cuerpo calloso que abarca: rostrum, rodilla, cuerpo rostral, tronco, itsmo, esplenio y se omite el fórnix (Witelson, 1985; Clarke et al., 1989; Horton, et al., 2004; Erdoğan et al., 2005) (ver figura 33)

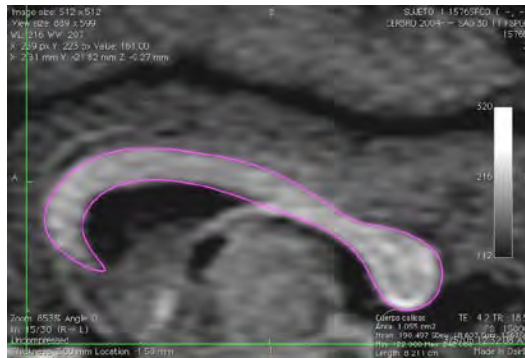


Fig. 32. Acercamiento del área del cuerpo calloso delimitado para el estudio, la figura corresponde a un mono araña. MR en T1.

3. Diámetro longitudinal máximo del cuerpo calloso medido de la rodilla a la parte posterior del esplenio (Anagnostopoulou, 2008)



Fig. 33. MRI en T1 de la sección mediosagital de un *A. geoffroyi*, se muestra la longitud del polo frontal al polo occipital (Lpfp),



4. Diámetro del polo frontal al polo occipital en su longitud máxima (Anagnostopoulou, 2008)

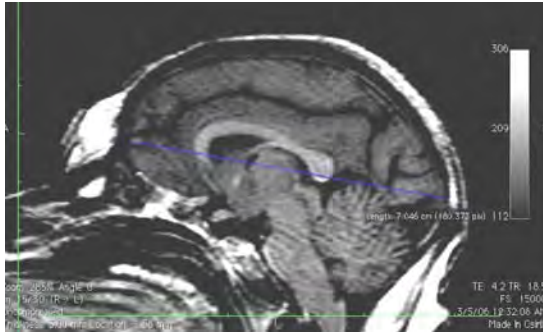


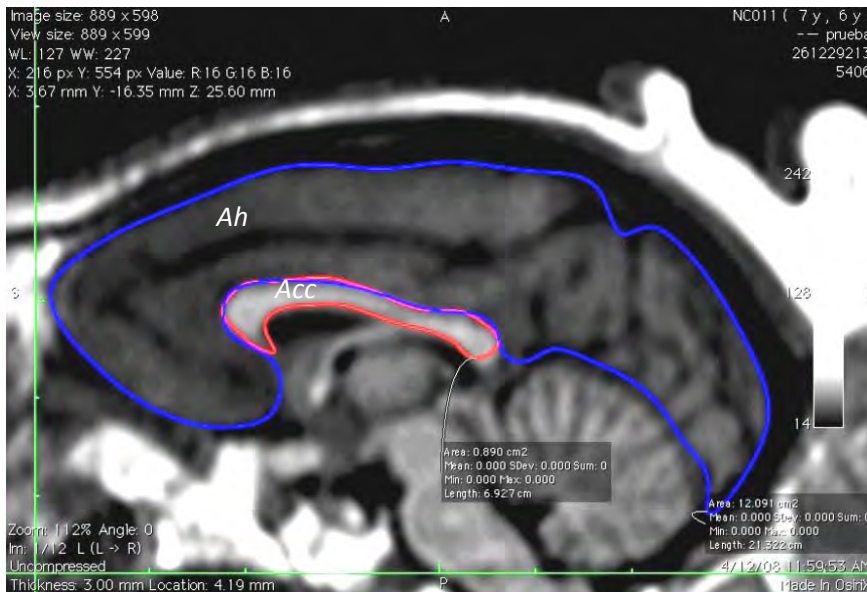
Fig. 34. MRI en T1 de la sección mediosagital de un *A. geoffroyi*, observamos la longitud del cuerpo calloso (Lcc).

Se construyeron dos índices de acuerdo a la literatura para observar la proporción que guarda el cuerpo calloso en relación al resto del hemisferio cerebral (ver figura 35):



Índice de longitud del cuerpo calloso:

$$\frac{Lcc}{Lpfpo} \times 100$$



Índice de área del  
cuerpo calloso:

$$\frac{Acc}{Ah} \times 100$$

Figura 35. MRI de la sección mediosagital de un *M. arctoides*, (A) se muestra el índice de longitud del cuerpo calloso construido a partir de la longitud del cuerpo calloso (*Lcc*) y la longitud del polo frontal al polo occipital (*Lpfpo*). (B) índice de Área del cuerpo calloso construido a partir de Área del cuerpo calloso (*Acc*) y el Área hemisférica (*Ah*).

## 7.6 Medición del ángulo inferior del cuerpo calloso

Se midió el ángulo que se sitúa por debajo del cuerpo calloso con un vértice en el róstrum, un ápice perpendicular al agujero ventricular y finalizando en el esplenio (ver fig. 36). No hay antecedentes de este cálculo en la literatura pero se propone aplicarlo en la presente tesis ya que, esto nos puede dar indicios de la evolución del cuerpo calloso en relación con el resto del cerebro (ver capítulo 4) y de las probables presiones que pudieron dar origen a ese cambio. Los segmentos anatómicos del cuerpo calloso así como el agujero ventricular que se situaron para obtener el ángulo fueron identificados usando un método biplanar provisto por el software Osirix y apoyado en los atlas de Saleem y Logothetis (2007).

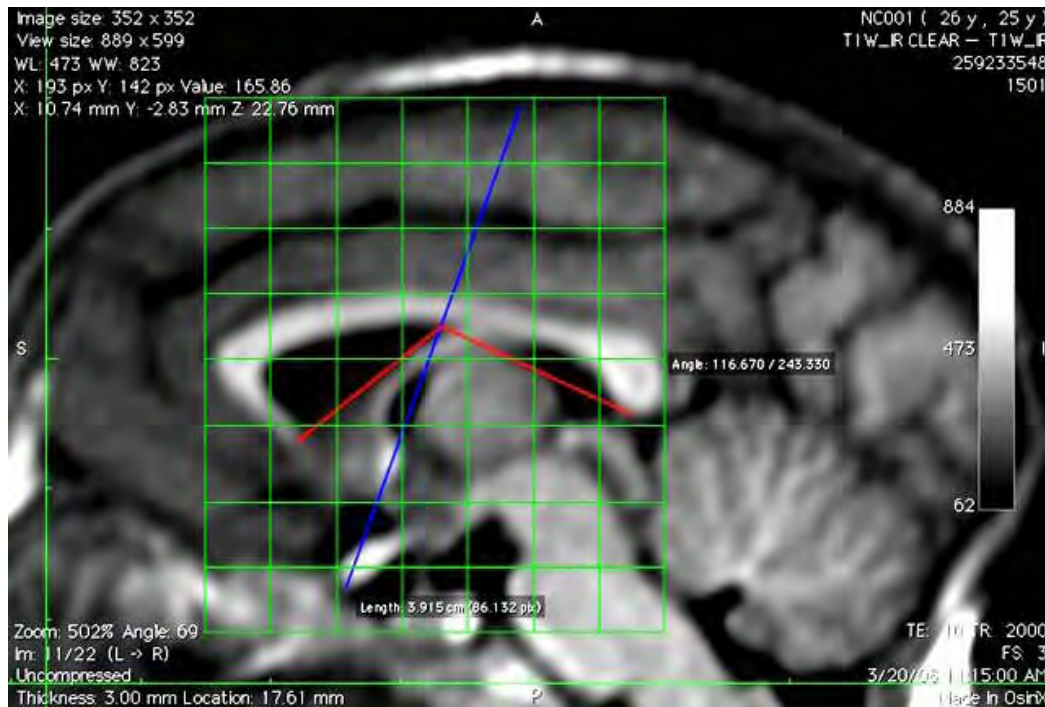


Figura 36. Ejemplo de la medición del ángulo que se sitúa por debajo del cuerpo calloso con un inicio en el róstrum, un ápice perpendicular al agujero ventricular y finalizando en el esplenio. Imagen del ángulo en uno de los monos araña.

## 7.7 Medición del volumen del encéfalo

Se usó el programa Osirix para generar imágenes tridimensionales del encéfalo, para ello se midió cada uno de los polígonos de superficie ( $M=20$  cortes) de la serie sagital, delimitados de forma manual para cada individuo el volumen total del encéfalo (ver figura 37). A partir de ello, el programa calculó con un algoritmo basado en la triangulación de Delaunay (Rosset et al., 2004). Los hemisferios cerebrales, cerebelo, cerebro medio, tallo cerebral y ventrículos fueron incluidos en las mediciones para el volumen total. Se eliminaron los tejidos adyacentes como el espacio ventricular, meninges, músculo, grasa y hueso, usando el criterio de los observadores basados en la representación de los voxeles (Rilling

e Insel, 1999; Sherwood et al., 2004; Hellner-Burris, et al., 2010). Las imágenes fueron adecuadamente contrastadas para la clara identificación de zonas inciertas (Sherwood et al., 2004). Debido al nivel de contraste para identificar las zonas del tejido cerebral y el medio adyacente se calculó un error de medición intra observador de 0.99 y un inter observador de 0.99 (Sherwood et al., 2004)

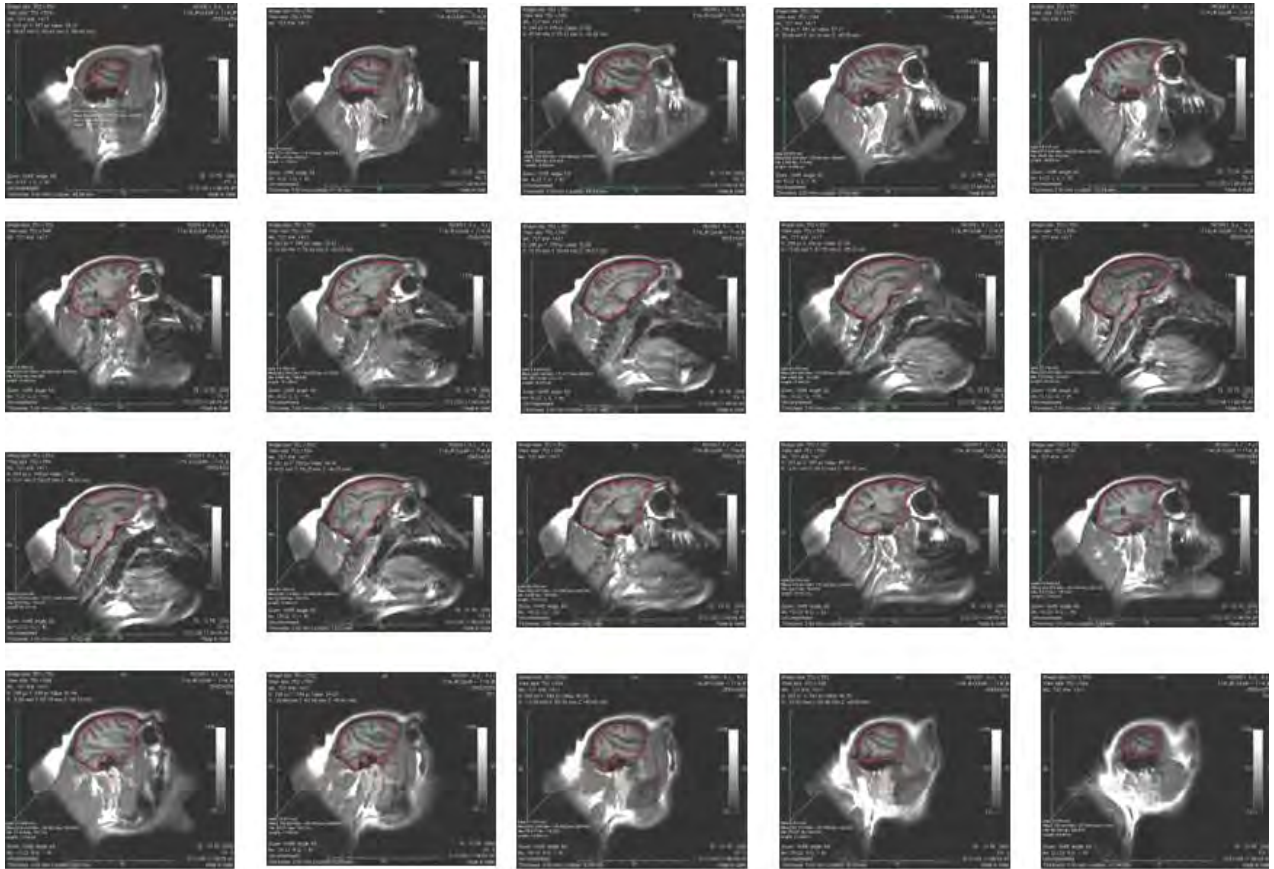


Figura 37. Ejemplo de la delimitación manual de los cortes sagitales para la reconstrucción tridimensional del encéfalo de un macaco.

## 7.8 Medición del tamaño relativo del cuerpo calloso

El índice del tamaño relativo del cuerpo calloso con respecto al volumen total del encéfalo se realizó a partir de los datos referidos para primates obtenidos por Rilling e Insel (1999) con la fórmula  $\frac{Acc}{Vol\ enc}$

Donde *Acc* es el área del cuerpo calloso y *Vol enc* es el volumen del encéfalo. Todos los índices establecieron la relación entre la masa de un determinado componente encefálico sobre la cifra basal, como lo marcan los estudios antropológicos.

## 7.9 Medición de los segmentos del cuerpo calloso

Para comparar diferentes regiones del cuerpo calloso inter e intraespecie, se hizo la división de acuerdo a los cinco segmentos propuestos por Witelson (1985), con la técnica de trazado que sugiere Rilling e Insel (1999) modificada por Hofer et al (2008) en la topografía del cuerpo calloso de *M. rhesus*, a partir de estudios con tractografía (ver figura 38). La tractografía se lleva a cabo utilizando una técnica de RM conocida como Imagen Ponderada por Difusión, un procedimiento que se usa para poner de manifiesto los tractos neurales, aprovechando la difusión del agua en el cerebro. Los haces de tractos de fibras hacen que el agua se difunda asimétricamente en un tensor siendo el eje mayor paralelo a la dirección de las fibras (Wakana et al., 2004; Hofer et al., 2008).



Nuevamente se usó el software Osirix para realizar el análisis de las áreas por segmento. Usando esta técnica, se vio, una diferencia en la curvatura de ambas especies que podía afectar la proporción del cuerpo calloso. Sin embargo el grado de curvatura es muy similar y es insignificante. Se dibujó una línea recta desde la parte rostral hasta la parte caudal del cuerpo calloso. Empezando al final de la parte rostral una segunda línea fue dibujada perpendicular a la primera a una quinta de distancia de la cola. El área del cuerpo calloso enfrente de esta línea fue medida y corresponde a la rodilla. Una segunda línea perpendicular fue dibujada a dos quintas del camino de la parte más caudal. El área entre esta línea y la primera perpendicular representa el cuerpo medio rostral. El mismo procedimiento fue usado para medir las otras tres regiones, al área del cuerpo medio central, el cuerpo medio caudal y el esplenio. (ver figura 38).

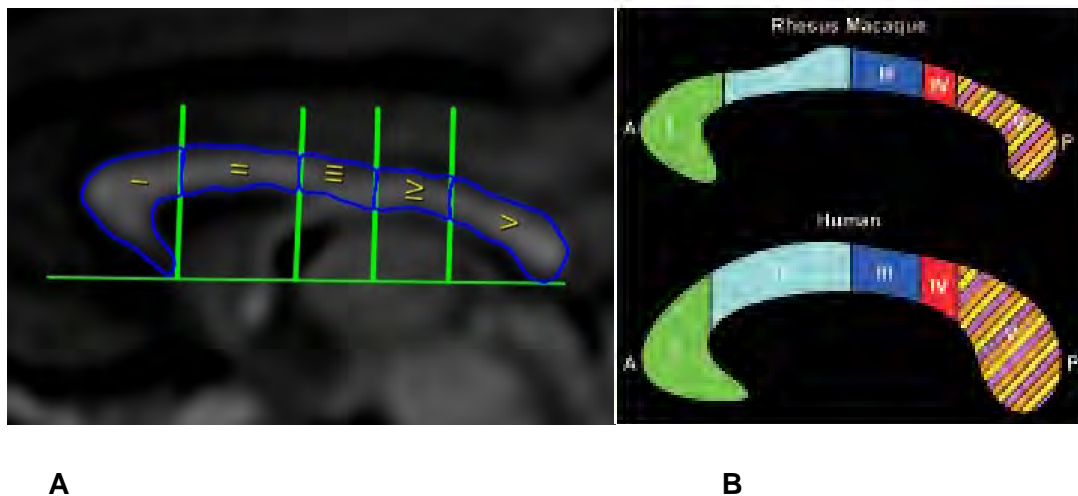


Figura 38. (A) Ejemplo de la delimitación de los segmentos del cuerpo calloso de un Macaco cola de muñón de acuerdo a la topografía de las fibras sugerida para este género por Hofer et al (2008). (B) Se exponen la topografía de las fibras del cuerpo calloso de un macaco rhesus y un humano realizadas por difusión en las que nos basamos para el presente estudio (tomado de Hofer et al., 2008).

## 7.10 Dominancia hemisférica mediante preferencia manual

Una forma de medir indirectamente la dominancia interhemisférica para la lateralidad motora es a través de pruebas de preferencia manual y medición del volumen de cada hemisferio para ver su posible asimetría (Rilling e Insel, 1999; Hellner- Burris et al., 2010).

Las pruebas de preferencia manual únicamente fueron aplicadas a la población de monos arañas. Para los macacos nos basamos en los reportes bibliográficos realizados para este género (Leca et al., 2008; Leca et al., 2010).

Gran parte de los estudios de preferencia manual se han realizado en poblaciones cautivas, ya que hay un mayor control de las variables (Marchant y MacGrew, 1991; Hopkins y Morris, 1993; Hopkins, 1999). Sin embargo, algunas de las críticas recurrentes, han sido la artificialidad de las tareas, ya que por una parte las pruebas no corresponden a los hábitos que presenta la especie en libertad, por otra parte los criterios metodológicos que se han planteado para clasificar la lateralización resultan ambiguos y la estadística poco confiable (Hopkins, 1999; Leca et al., 2010). Hay una influencia de la preferencia manual dependiendo de la complejidad de la tarea y de la familiaridad que los individuos tengan sobre esta (Hopkins, 1999). Tomando en cuenta estas experiencias, se adecuaron las pruebas y la interpretación para nuestra población siguiendo estos parámetros:

1. Complejidad de la tarea: se diseñaron pruebas unimanuales y bimanuales. En las primeras el individuo tenía que escoger cuál de las manos usaría, mientras que en las segundas podía usar libremente las dos (Hopkins, 1999; Leca et al., 2010).

2. Dificultad: se determinó dependiendo de la exigencia de la tarea que podía ser con guía visual cuando el individuo tenía a vista el objeto u objetos a tomar o sin guía visual.
3. Método de registro: las observaciones fueron realizadas con base en la frecuencia de dichos eventos. Y se descartaron las secuencias (Hopkins, 1999).
4. Evaluación estadística: Se realizó una evaluación de la preferencia a nivel individual y a nivel grupal (MacNeilage et al., 1987), utilizando la prueba estadística de Wilcoxon (Hopkins, 1999). Para la evaluación individual se utilizó el índice de preferencia manual (HI por sus siglas en inglés), restando el número de contactos con la mano izquierda (L) del número de contactos con la mano derecha (R) y dividido por el número total de contactos [ $HI = (R-L) / (R+L)$ ], los valores negativos reflejan una tendencia derecha, mientras que los valores positivos reflejan una tendencia izquierda.

Los monos araña se probaron en cuatro condiciones experimentales, individualmente y en grupo. Todos los sujetos estaban previamente familiarizados con las tareas.

- Prueba 1. Prueba bimanual con guía visual. Estando los monos en grupo, se dispersaron diversas semillas dentro del encierro, de manera que los individuos al verlas, las recogían con una u otra mano. Los datos fueron colectados cada treinta segundos, registrando la mano que recogía la semilla mediante la técnica de barrido, con la finalidad de registrar al mismo tiempo a todos los individuos. Se registraron diez sesiones de treinta minutos.





Figura 39. Prueba 1.

- Prueba 2. Prueba unimanual sin guía visual: Individualmente en una jaula de contención, pegada a la jaula vivienda. Se les ofrecía comida a través de un orificio de forma que al sacar la mano perdieran la guía visual. Se realizó un registro focal por individuo anotando la frecuencia de la mano que colectaba. Se colectaron los datos de diez sesiones de treinta minutos por individuo.

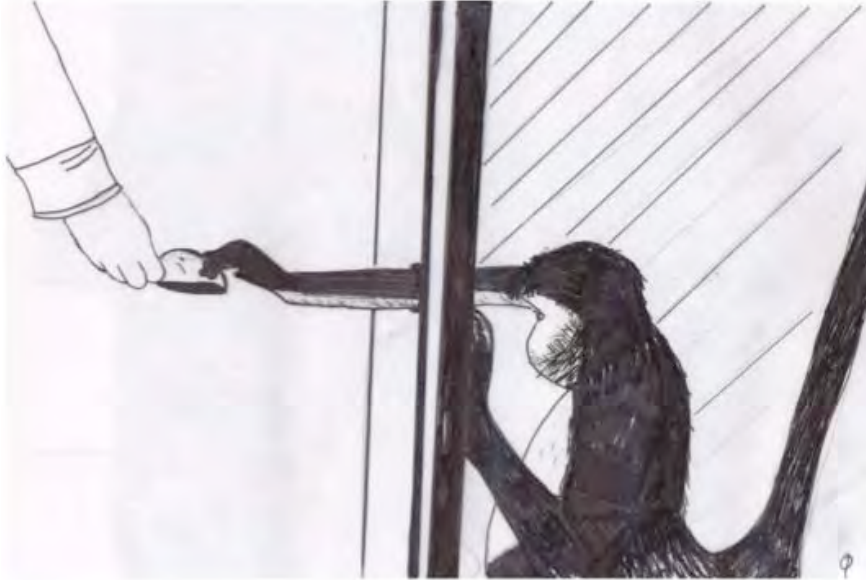


Figura 40. Prueba 2

- Prueba 3. Prueba bimanual con guía visual. En grupo se les ofrecieron trozos de manzana a los monos araña desde el techo de la jaula de vivienda. Esto obligaba a los monos a permanecer colgados durante la prueba y a no perder la guía visual. El alimento se les colocaba a una distancia de 15cm. sobre la cabeza, con el fin de que quedara equidistante para las dos manos y que no hubiera ningún sesgo por parte de los investigadores hacia ninguna mano. Se realizó un registro focal por conducta, anotando el individuo y la frecuencia de la mano que colectaba. Se tomaron los datos de diez sesiones de treinta minutos.

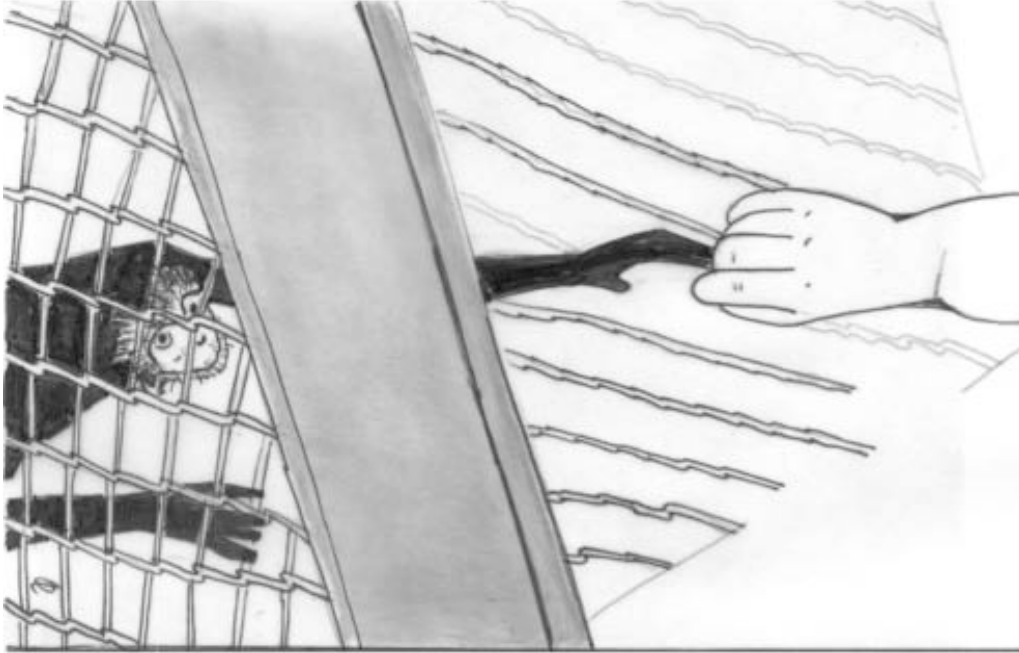


Figura 41. Prueba 3.

- Prueba 4. Prueba bimanual sin guía visual. Un contenedor de fruta fue colgado del techo, este contenedor tenía un hoyo en la parte superior de forma que sólo una mano podía ser introducida. En este caso no había guía visual. Los datos fueron colectados cada treinta segundos usando la técnica de animal focal y anotando con que mano el mono tomaba la fruta. Se tomaron los datos de de diez sesiones de treinta minutos.



Figura 42. prueba 4.

Posteriormente se hizo un pequeño experimento de 6 horas de observación que consistió en dividir la secuencia de alimentación en diferentes conductas y hacer un registro focal de diez minutos por sujeto. Con ello se pretendía observar a los animales en un contexto cotidiano como es el de la alimentación y dar sugerencias de registro para futuros estudios de lateralización.

### 7.11 Asimetría hemisférica

Se usó el programa Osirix para la reconstrucción tridimensional del volumen de ambos hemisferios. Para ello, se midió cada uno de los polígonos de superficie de izquierda y derecha de la serie sagital ( $gap=3$ ,  $M= 9$  cortes por lado), ubicando como punto de partida la imagen sagital estricta donde se observa con claridad el acueducto cerebral y la parte más medial del cuerpo calloso. Dichos polígonos fueron delimitados de forma manual para cada individuo y a partir de ello el programa calculó con un algoritmo basado en la triangulación de Delaunay el volumen total de cada hemisferio (ver figura 43) (Rosset et al., 2004). Los hemisferios cerebrales se delimitaron usando el criterio de los observadores (3) basados en referencias anatómicas (Conolly, 1950; Carpenter, 1976). Se calculó un error de medición intra observador 0.99 y un inter observador 0.99 (Prueba de Alpha de Cronbach).



## 7.12 Estimaciones filogenéticas

Se tomaron datos publicados de once especies de primates por Rilling e Insel (1999), en las cuales se estudiaron a cinco familias: *Hominidae*, *Pongidae*, *Hylobatidae*, *Cercopithecidae* y *Cebidae* ( $n=43$  sujetos), también se revisaron los resultados publicados para *Macaca rhesus* por Sánchez et al. (1998) y para *Cebus apella* por Hellner-Burris, et al., (2010), posterior a esto se incorporaron los datos de *A. geoffroyi* y *M. arctoides* ( $n=14$  sujetos) encontrados en la presente investigación. Con ello, se realizó un meta análisis ( $n=67$  sujetos) sobre la angulación del cuerpo caloso y el tamaño relativo de esta estructura con respecto al volumen total del cerebro. Las mediciones se hicieron bajo los métodos mencionados anteriormente. Sin embargo, en lo que respecta a las mediciones de los ángulos estas únicamente son de carácter predictivo<sup>16</sup> y se asume por lo tanto que los datos carecen de valor estadístico, ya que fueron calculados a partir de un esquema de MRI en once especies que presenta Rilling e Insel (1999).

## 7.13 Análisis de resultados

Los datos obtenidos se analizaron usando el programa SPSS 17.0, se aplicó una *t* de Student para la comparación de medias con un intervalo de confianza del 95%. Para los análisis intraespecíficos se aplicaron pruebas de muestras relacionadas y de muestras independientes para los análisis interespecíficos. El

---

<sup>16</sup> Las mediciones se realizaron sobre imágenes publicadas por Rilling e Insel (1999), no es seguro que estas imágenes representen a individuos promedio por lo que señalo que son mediciones estimadas y carecen de valor estadístico

número de individuos fue de  $n=7$  para la muestra de monos araña y  $n=7$  para la muestra de los macacos. Para las pruebas de preferencia manual para los monos araña se usó una prueba no paramétrica de Wilcoxon<sup>17</sup>. Se comprobó la normalidad de las variables mediante las pruebas de *Kolmogorov-Smirnov* y *Shapiro-Wilk*, todas ellas tienen una distribución normal, a excepción del área del cuerpo calloso en los macacos.

---

<sup>17</sup> Wilcoxon es una prueba para frecuencias, ya que se asume que estas no tiene distribución normal además de que la muestra obtenida es pequeña (Casterejón y Troncoso, 2010)





## Capítulo VIII.

### Resultados

*Los números sugieren, obligan, refutan, pero por sí solos, no determinan el contenido de las teorías científicas. Estas últimas se construyen sobre la base de la interpretación de dichos números, además, hay que evitar como interpretes quedar atrapados en nuestra propia retórica sin reconocer otras posibilidades.*

*Stephen Jay Gould (2003)*

## 8.1 Resultado de las variables somatométricas: talla y peso.

Se realizó un análisis estadístico exploratorio entre las poblaciones de monos araña y de macacos para ver cómo se comportaban las variables morfo anatómicas básicas de peso (kg) y talla (cm). Se observó que los macacos poseen en promedio un peso significativamente mayor ( $12.68 \pm 4.06$ ) al de los monos araña ( $6.12 \pm 1.81$ )  $p < 0.05$ . Mientras que en la talla promedio los araña son significativamente más grandes ( $111.28 \pm 1.11$ ) que los macacos ( $81.57 \pm 4.27$ )  $t = 0.000^{**}$ ,  $p < 0.01$ .

## 8.2 Longitudes y áreas del cuerpo calloso y hemisferios y volumen del encéfalo

Para ver la confiabilidad de las mediciones se realizaron estimaciones entre diferentes observadores ( $n=6$ , prueba *Alfa de Cronbach*= 0.99), se obtuvo un índice intraobservador de 0.99 con la misma prueba por lo que, podemos concluir que hay una alta concordancia en las mediciones realizadas (ver figura 37)

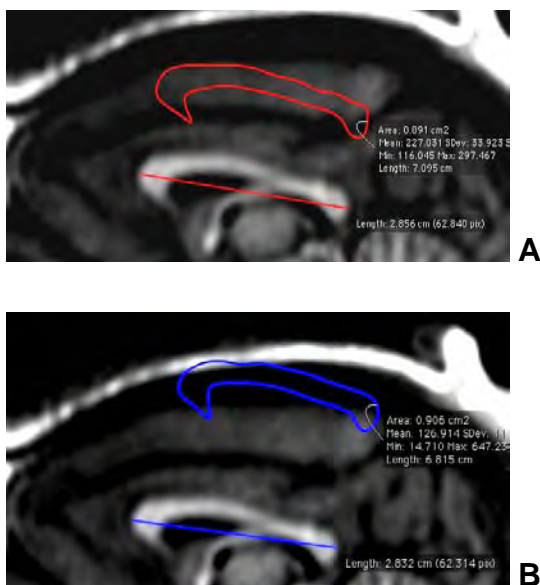


Fig. 44. Ejemplo del trazado del área y longitud del cuerpo calloso que se realizó para determinar la confiabilidad de la medición. (A) Medición de un observador experto. (B) Medición de un observador inexperto.

Como se mencionó en la metodología, se realizaron mediciones del área del cuerpo calloso, el área hemisférica, la longitud del cuerpo calloso y la longitud del polo frontal al polo occipital. De estas mediciones, sólo la longitud del polo frontal al polo occipital tuvo una diferencia significativa entre las dos especies ( $t=0.046^*$ ,  $p<0.05$ ), siendo más alargada en los macacos ( $7.65 \pm 0.14$ ) que en los araña ( $7.33 \pm 0.35$ ). Por otra parte, no se encontró una diferencia significativa entre los volúmenes totales del encéfalo de ambas especies (tabla 6).

Tabla 6. Comparación de medias de los valores de diferentes áreas, longitudes y volúmenes del cuerpo calloso y hemisferio para *A. geoffroyi* y *M. arctoides*

| Medición  | <i>Ateles</i> | <i>Macacos</i> | <i>p</i>      |
|---|---------------|----------------|---------------|
| Área del cuerpo calloso<br>(cm <sup>2</sup> )   | 1.07 ± 0.20   | 0.91 ± 0.09    | 0.083         |
| Área hemisférica<br>(cm <sup>2</sup> )          | 12.82 ± 0.72  | 12.18 ± 0.89   | 0.173         |
| Longitud del cuerpo calloso<br>(cm)             | 3.17 ± 0.11   | 3.09 ± 0.14    | 0.27          |
| Longitud polo frontal al polo occipital<br>(cm) | 7.33 ± 0.35   | 7.65 ± 0.14    | <b>0.046*</b> |
| Volumen del encéfalo<br>(cm <sup>3</sup> )      | 96.57± 4.91   | 94.04 ± 5.84   | 0.39          |

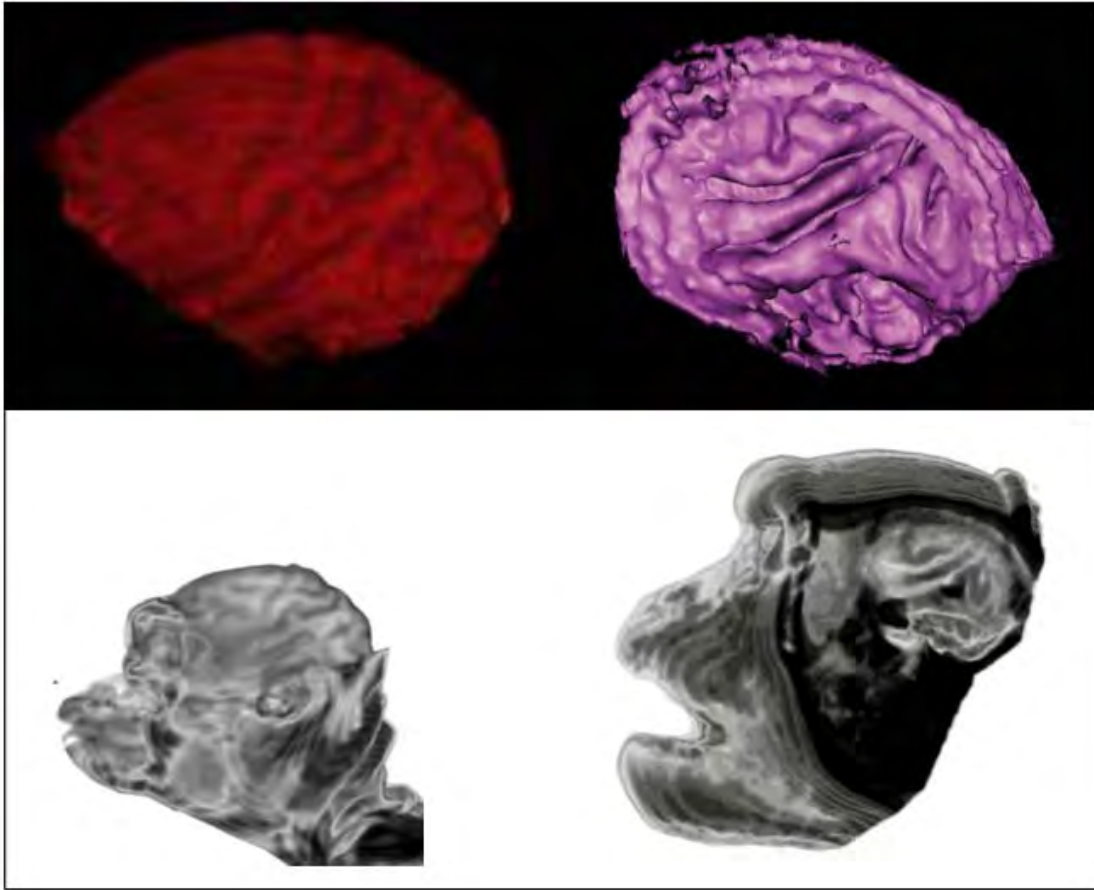


Fig. 45. Ejemplo de la reconstrucciones tridimensionales, en la imagen de arriba a la izquierda se muestra el encéfalo de un mono araña, mientras que a su derecha se muestra el encéfalo de un macaco ambos en orientación sagital. Las imágenes de abajo exponen la reconstrucción de un mono araña y un macaco han sido retirados algunas capas para poder apreciar los encéfalos.

### 8.3 Índices cuerpo calloso/hemisferio

No se encontró una diferencia significativa ni en el índice de área del cuerpo calloso ( $Acc/Ah \times 100$ ) ni en el índice del tamaño relativo del cuerpo calloso ( $Acc/Volenc \times 100$ ). Pero si, se halló una diferencia significativa en el índice de longitud del cuerpo calloso ( $Lcc/Lpfpo \times 100$ ) siendo éste índice más grande en los arañas ( $40.3 \pm 2.1$ ) que el de los macacos ( $40.4 \pm 1.6$ )

Tabla 7. Comparación de las medias de los índices de longitud, índice de área e índice relativo para *Ateles* y *Macacos*

| Medición                                  | <i>Ateles</i>   | <i>Macacos</i>  | <i>p</i>      |
|---|-----------------|-----------------|---------------|
| Índice de longitud del cuerpo calloso     | $43.3 \pm 2.1$  | $40.4 \pm 1.6$  | <b>0.014*</b> |
| Índice de área del cuerpo calloso         | $8.3 \pm 1.4$   | $7.5 \pm 1.0$   | 0.23          |
| Índice tamaño relativo del cuerpo calloso | $1.10 \pm 0.17$ | $0.97 \pm 0.12$ | 0.11          |

### 8.4 Ángulo inferior del cuerpo calloso

El ángulo inferior del cuerpo calloso es significativamente mayor ( $t=0.008^*$ ,  $p<0.01$ ) en los macacos ( $128.4 \pm 7.9$  grados) que en los monos araña ( $116.9 \pm 5.4$  grados)

Tabla 8. Comparación de las medias del ángulo inferior del cuerpo calloso entre *Ateles* y *Macacos*

| Medición                           | <i>Ateles</i>     | <i>Macacos</i>   | <i>p</i>       |
|------------------------------------|-------------------|------------------|----------------|
| Ángulo inferior del cuerpo calloso | $116.87 \pm 5.38$ | $128.36 \pm 7.9$ | <b>0.008**</b> |

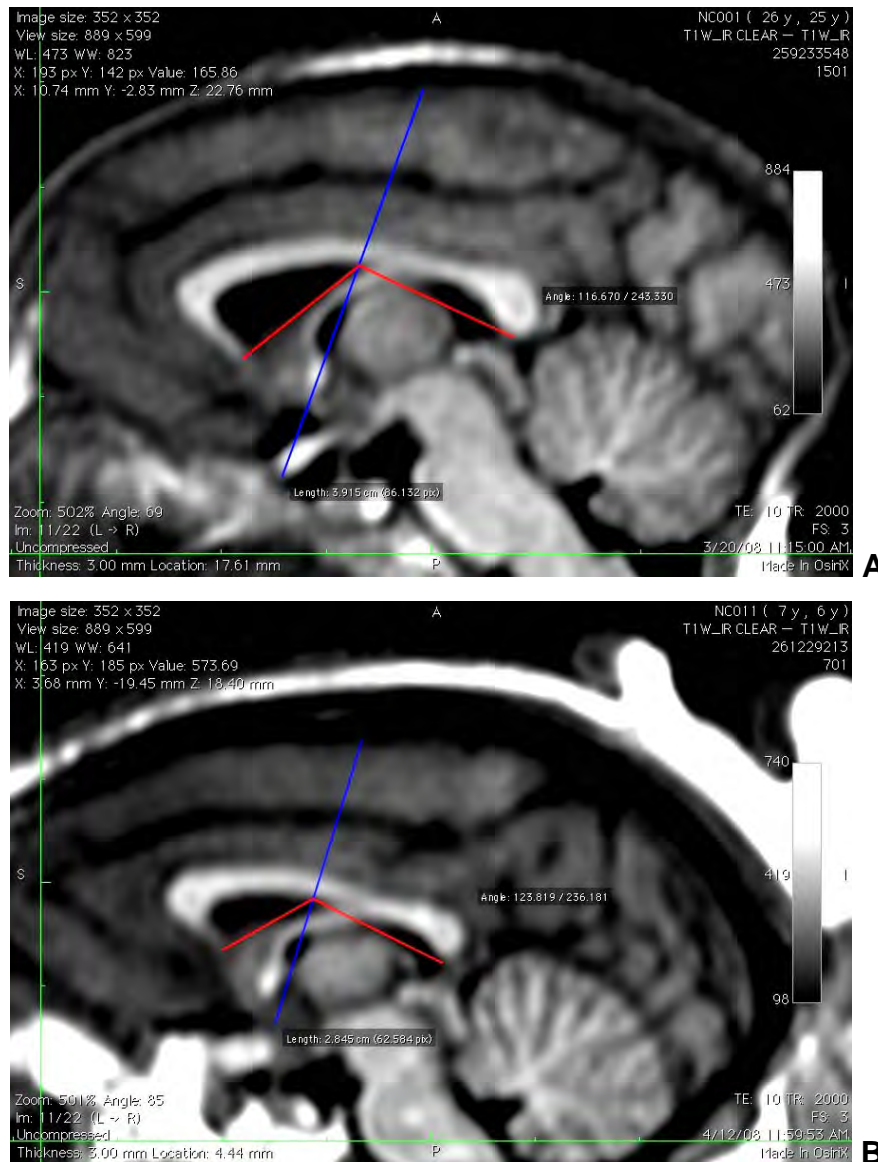


Fig. 46. MRI de la sección mediosagital de (A) un *A. Geoffroyi* y (B) un *Macaca arctoides*, se muestra la medición del ángulo del cuerpo calloso. Los macacos (B) tienen una abertura de ángulo significativamente mayor al de los monos araña.

## 8.5 Segmentos

Se encontraron diferencias significativas (Prueba  $t=0.024^*$   $p<0.05$  y  $t=0.002^*$   $p<0.05$ ) en los segmentos IV y V del cuerpo calloso entre macacos y monos arañas (ver tabla 9 y figura 42). La topografía indica que en estas áreas

podemos encontrar fibras parietales, temporales y visuales (Hellner-Burris, et al., 2010). En el área V que corresponde al esplenio encontramos un volumen mayor en el mono araña con respecto al macaco y otras especies de primates.

Tabla 9. Comparación de las medias de los segmentos del c. c. entre *A. geoffroyi* y *M. arctoides*

| Segmentos del cuerpo calloso (mm <sup>2</sup> ) | <i>Ateles</i> | <i>Macacos</i> | <i>p</i>       |
|---|---------------|----------------|----------------|
| Rodilla (I)                                     | 3.15 ± 0.8    | 2.62 ± 0.3     | 0.167          |
| Cuerpo medio sección anterior (II)              | 2.31 ± 0.4    | 1.98 ± 0.3     | 0.169          |
| Cuerpo medio sección media (III)                | 1.46 ± 0.4    | 1.33 ± 0.2     | 0.343          |
| Cuerpo medio sección posterior (IV)             | 1.42 ± 0.2    | 1.13 ± 0.1     | <b>0.024*</b>  |
| Esplenio (V)                                    | 3.65 ± 0.4    | 2.58 ± 0.5     | <b>0.002**</b> |

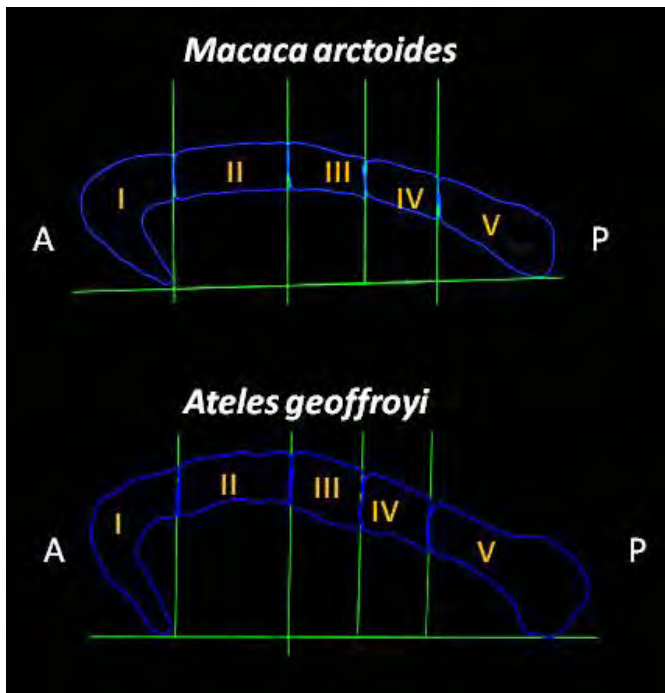


Fig. 47. Reconstrucción del cuerpo calloso de un macaco (arriba) y un mono araña (abajo) donde se comparan los segmentos en un corte medio sagital. A, anterior; P, posterior. Las regiones refieren las proyecciones de fibras en áreas corticales específicas (Hofer et al., 2008). I= Lóbulo prefrontal, II=cortezas premotora y motora suplementaria, III= corteza motora, IV corteza sensorial, V= lóbulos parietal, temporal y occipital. Nótese el mayor tamaño de las áreas IV y sobre todo V en el mono araña.



## 8.6 Asimetría hemisférica

De acuerdo a las pruebas realizadas al interior de cada especie, los hemisferios cerebrales de los monos araña no presentan una diferencia significativa entre si ( $t= 0.24$ ,  $p<0.05$ ). No así para los macacos donde encontramos una diferencia significativa entre la simetría de ambos hemisferios ( $t=0.01^{**}$ ,  $p<0.01$ ).

Tabla 10. Comparación intraespecífica de las medias de los hemisferios de *A. geoffroyi* y *M. arctoides*

| Hemisferio | <i>Ateles</i> | <i>P</i> | <i>Macacos</i> | <i>p</i>      |
|------------|---------------|----------|----------------|---------------|
| Derecho    | 34.8 ± 1.7    | 0.24     | 32.8 ± 3.4     | <b>0.01**</b> |
| Izquierdo  | 35.9 ± 1.9    |          | 37.31 ± 3.1    |               |

Prueba *t* para muestras relacionadas

Comparando entre especies los hemisferios cerebrales derechos de los monos araña no presentan una diferencia significativa con los hemisferios derechos de los macacos ( $t= 0.18$ ,  $p<0.05$ ). Ni los hemisferios izquierdos de los macacos presentan una diferencia significativa respecto a los hemisferios izquierdos de los monos araña ( $t=0.34$   $p<0.05$ ).

Tabla 11. Comparación interespecífica de las medias de los hemisferios entre *A. geoffroyi* y *M. arctoides*

| Hemisferio | <i>Ateles</i> | <i>Macacos</i> | <i>p</i> |
|------------|---------------|----------------|----------|
| Derecho    | 34.8 ± 1.7    | 32.8 ± 3.4     | 0.18     |
| Izquierdo  | 35.9 ± 1.9    | 37.31 ± 3.1    | 0.34     |

Prueba *t* para muestras independientes

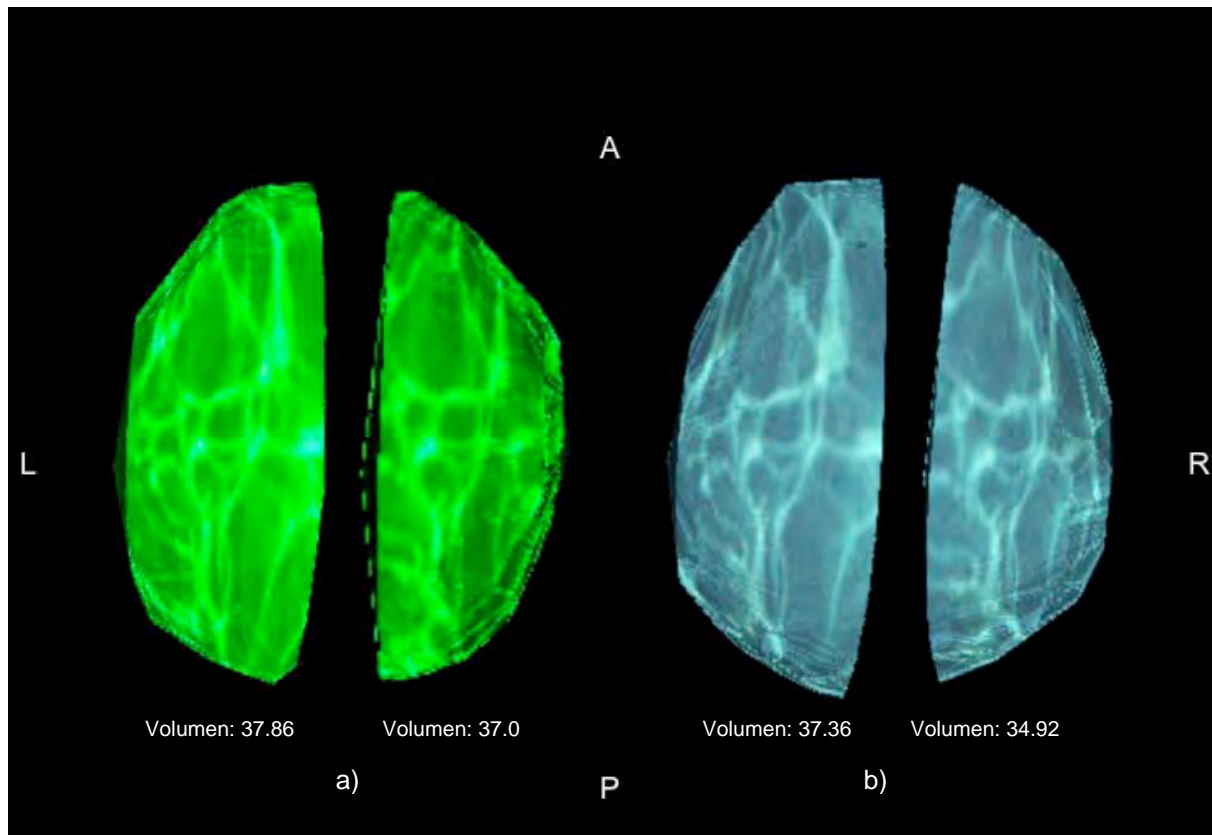


Fig. 48. Reconstrucción de los hemisferios cerebrales en orientación axial donde se muestra el grado de asimetría estructural por especie. Por ejemplo, el individuo de la izquierda (a) un mono araña presenta un mayor porcentaje entre la simetría de ambos hemisferios a diferencia del individuo de la derecha (b) un *M. arctoides* donde la asimetría hemisférica es más marcada; ambos individuos son hembras adultas.

Para ver la magnitud de la asimetría hemisférica a nivel individual se aplicó, el cociente de asimetría derivado de la fórmula  $AQ = [(R-L) / (R+L) \times 0.05]$ . En el resultado se puede observar una tendencia hacia un volumen mayor del hemisferio izquierdo, salvo uno de los monos araña<sup>18</sup>. Por especie vemos que los macacos tienen una magnitud de asimetría significativamente mayor hacia el lado izquierdo que la de los monos araña ( $p < .05$ ) (ver gráfico 3).

<sup>18</sup> Es importante mencionar que este individuo (Rubén) fue mono mascota, probablemente debido a las condiciones a las que estuvo sometido tiene una disminución de las capacidades motrices.

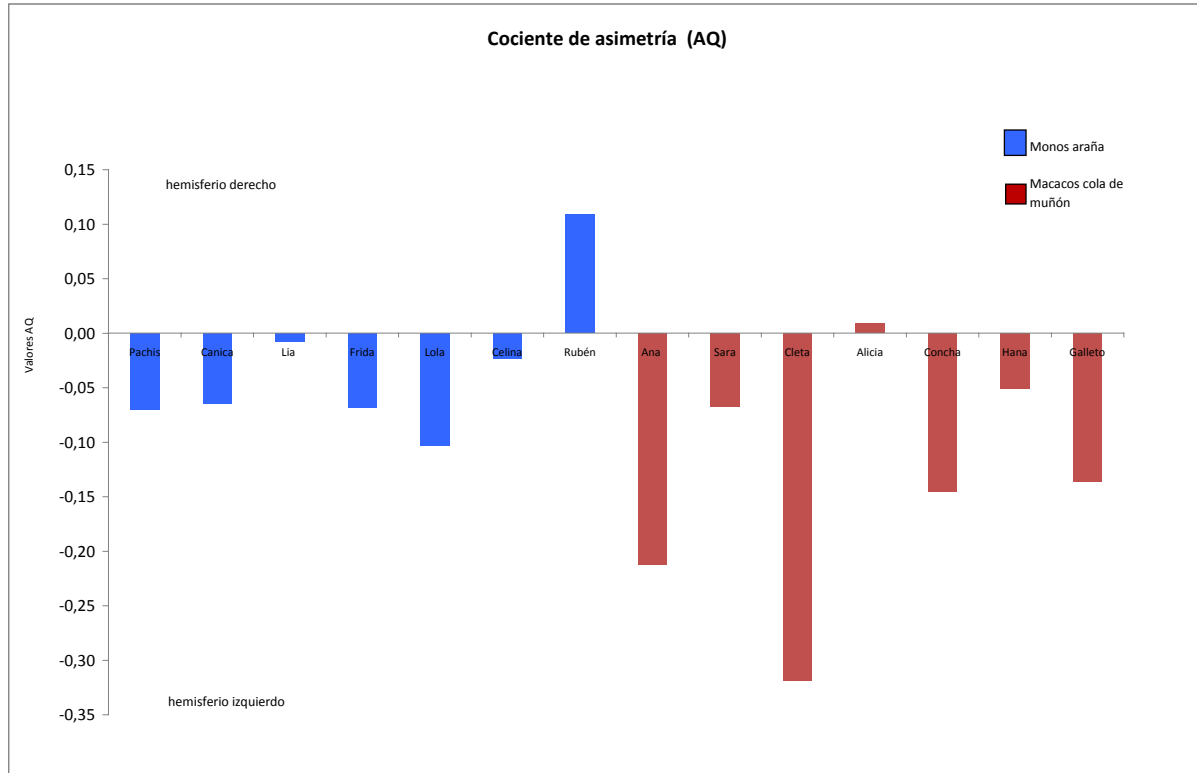


Gráfico 1. Valores del cociente de asimetría hemisférica (AQ) para cada uno de los catorce individuos de la investigación. Los valores negativos reflejan una tendencia en el volumen hacia el hemisferio izquierdo y los valores positivos reflejan una tendencia en el volumen hacia el hemisferio derecho ( $p < .05$ )

## 8.9 Preferencia manual.

No se encontraron diferencias significativas a nivel grupal en la preferencia manual de los monos araña en ninguna de las tareas aplicadas (prueba de Wilcoxon  $p > 0.05$ ). Los monos araña a nivel grupal usan con igual frecuencia la mano izquierda y la derecha. Se encontraron diferencias particulares al aplicar el Índice de manualidad (HI) por prueba y a nivel individual, esta diferencia es más evidente al realizar la sumatoria por pruebas como se observa en el gráfico. Estos resultados donde no encontramos diferencias a nivel grupal pero si a nivel individual, concuerdan con lo reportado para otras especies de cébidos (MacGrew y Marchant, 1997).

Gráfico 2. Valores del Índice de preferencia manual (HI) por prueba: (Prueba 1: colecta de semillas, experimento bimanual con guía visual; Prueba 2: alimentación en caja de contención, experimento unimanual sin guía visual; Prueba 3: alimento desde el techo, experimento unimanual con guía visual; Prueba 4: contenedor de fruta, experimento unimanual sin guía visual). Los valores negativos reflejan una preferencia hacia el uso de la mano en izquierda y los valores positivos reflejan una preferencia hacia el uso de la mano derecha ( $p < .05$ ). La gráfica está dividida por una raya, la mitad izquierda son los individuos que se les realizó las resonancias y las pruebas manuales, mientras que la otra mitad los individuos sólo realizaron las pruebas manuales.

**Índice de preferencia manual (HI) por prueba**

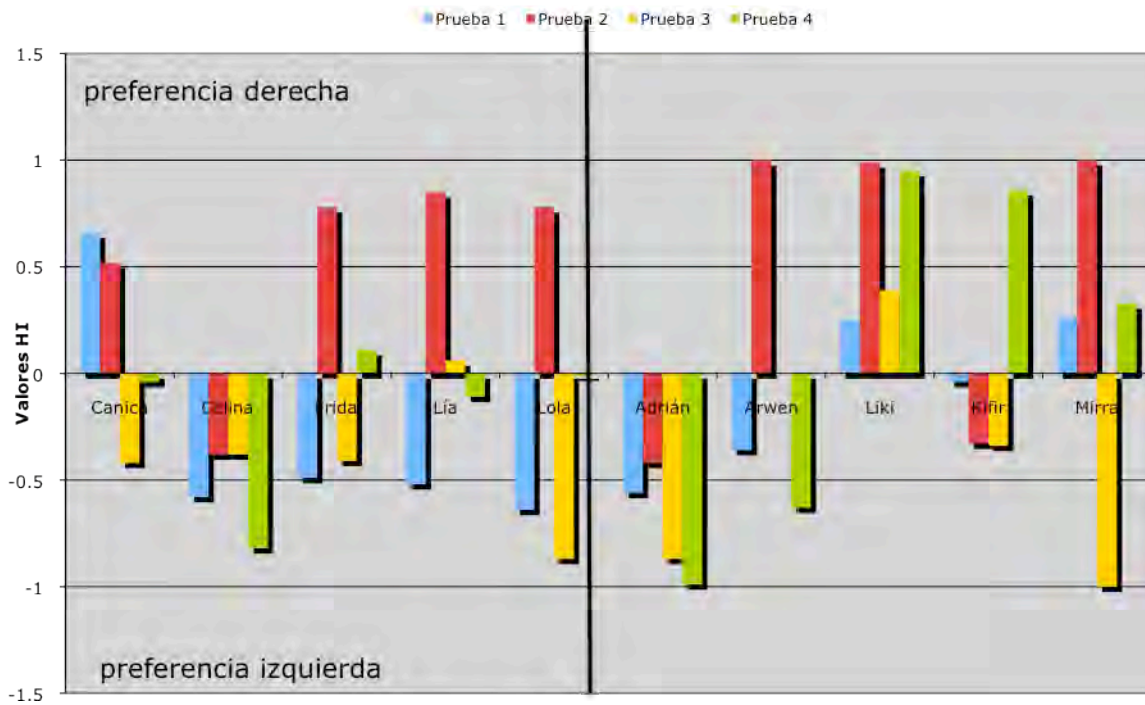


Tabla 12. Valores del Índice de preferencia manual (HI) por prueba y sumatoria de estas.

| Individuo           | HI por prueba |             |              |              | Total HI |
|---------------------|---------------|-------------|--------------|--------------|----------|
|                     | 1             | 2           | 3            | 4            |          |
| Canica              | 0,66          | 0,52        | -0,42        | -0,04        | 0,72     |
| Celina              | -0,58         | -0,38       | -0,38        | -0,82        | -2,16    |
| Frida               | -0,49         | 0,78        | -0,41        | 0,11         | -0,01    |
| Lía                 | -0,52         | 0,85        | 0,06         | -0,11        | 0,28     |
| Lola                | -0,64         | 0,78        | -0,87        | -0,01        | -0,74    |
| Adrián              | -0,56         | -0,42       | -0,87        | -0,99        | -2,84    |
| Arwen               | 0,25          | 0,99        | 0,39         | 0,95         | 2,58     |
| Leakey              | -0,36         | 1           | 0            | -0,63        | 0,01     |
| Kifir               | -0,04         | -0,33       | -0,34        | 0,86         | 0,15     |
| Mirra               | 0,26          | 1           | -1           | 0,33         | 0,59     |
| <b>Total grupal</b> | <b>-2,02</b>  | <b>4,79</b> | <b>-3,84</b> | <b>-0,35</b> |          |

Los valores negativos reflejan una preferencia hacia el uso de la mano en izquierda y los valores positivos reflejan una preferencia hacia el uso de la mano derecha ( $p < .05$ ).

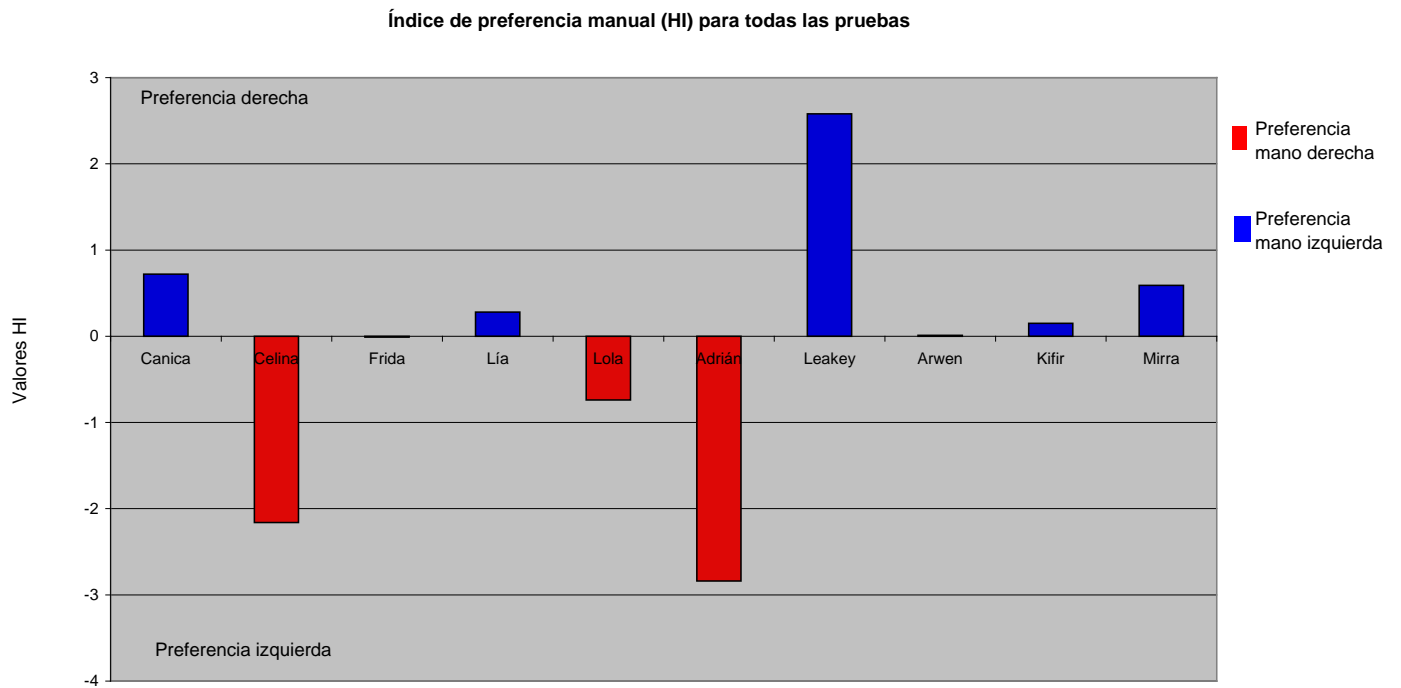


Gráfico 3. Total del Índice de preferencia manual (HI) de todas las pruebas por individuo. Los Resultados / 106

valores negativos reflejan una preferencia hacia el uso de la mano en izquierda y los valores positivos reflejan una preferencia hacia el uso de la mano derecha ( $p < .05$ ).

## 8.8 Meta-análisis filogenético

No se encontró una tendencia filogenética hacia el aumento del ángulo inferior en los siguientes primates: mono araña, mono ardilla, mono capuchino, macaca rhesus, macaca cola de muñón, mangabey, babuino, gibón, orangután, gorila, chimpancé, bonobo y humano (ver fig 49 y tabla 13). Se confirmó la tendencia que describe Rilling e Insel (1999) para el índice relativo del cuerpo calloso donde observamos que este disminuye a medida que el volumen del encéfalo aumenta, la media para humanos es 0.53, grandes simios 0.81, cercopitecidos 1.04, hyalobatidos 1.29 y cébidos 1.39. Se añadió a estos datos la media del índice relativo del cuerpo calloso de los monos araña ( $1.10 \pm 0.17$ ) y de los macacos cola de muñón ( $0.97 \pm 0.12$ ).

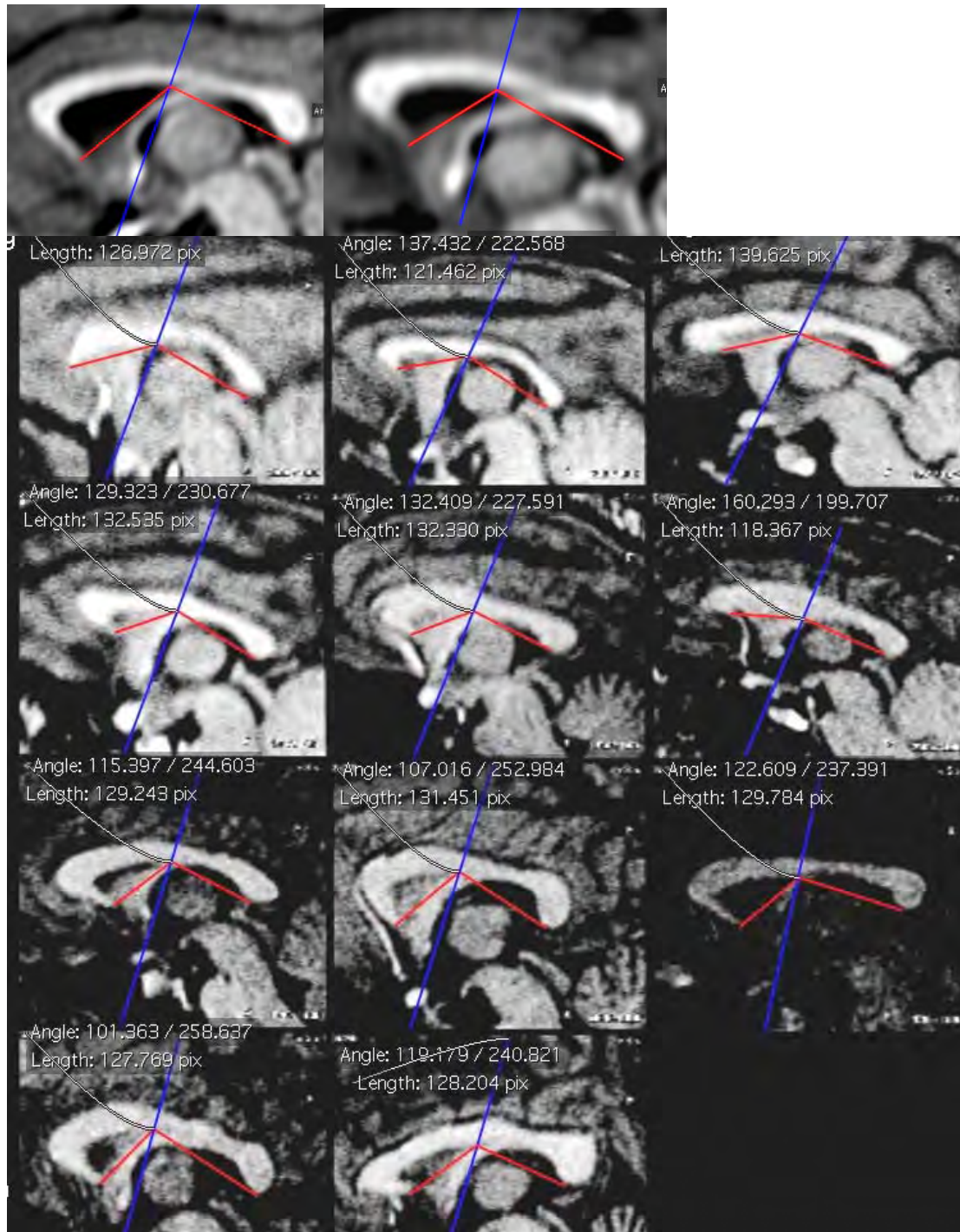


Figura 49. Cc en un corte medio sagital de trece especies de primates donde se muestra la angulación inferior. De izquierda a derecha de arriba a abajo podemos observar: mono araña, M. arctoides, mono ardilla, mono capuchino, macaca rhesus, mangabey, babuino, gibbon, orangutan, gorilla, chimpancé, bonobo y humano (Figura modificada de Rilling e Insel, 1999).

Tabla 13. Media del peso corporal, volumen cerebral, área media sagital del cuerpo calloso de 67 sujetos pertenecientes a 13 especies de antropoides .

| Familia         | Especie                | Nombre común         | Peso corporal (kg) | Volumen del cerebro (cm <sup>3</sup> ) | Área del cc (cm <sup>2</sup> ) | Angulo del cc | Índice tamaño relativo del cc |
|-----------------|------------------------|----------------------|--------------------|--|--------------------------------|---------------|-------------------------------|
| Hominidae       | <i>H. sapiens</i>      | Humano               | 67.7 ± 4.9         | 1289.9 ± 52.0                          | 6.90 ± .370                    | <b>119.17</b> | <b>0.53</b>                   |
| Pongidae        | <i>P. paniscus</i>     | Bonobo               | 45.4 ± 7.8         | 311.2 ± 11.0                           | 2.73 ± .165                    | <b>101.36</b> | <b>0.87</b>                   |
|                 | <i>P. troglodytes</i>  | Chimpancé            | 55.4 ± 6.5         | 337.3 ± 15.8                           | 2.76 ± .116                    | <b>122.6</b>  | <b>0.82</b>                   |
|                 | <i>G. gorilla</i>      | Gorila               | 85.0 ± 23.6        | 383.5 ± 40.8                           | 2.96 ± .372                    | <b>107</b>    | <b>0.77</b>                   |
|                 | <i>P. pygmaeus</i>     | Orangután            | 73.5 ± 11.9        | 406.9 ± 28.7                           | 3.19 ± .156                    | <b>115.39</b> | <b>0.78</b>                   |
| Hylobatide      | <i>H. lar</i>          | Gibón                | 5.4 ± 0.5          | 83.0 ± 5.6                             | 1.07 ± .057                    | <b>160.29</b> | <b>1.29</b>                   |
| Cercopithecidae | <i>P. cynocephalus</i> | Babuino              | 21.9 ± 1.3         | 143.3 ± 15.9                           | 1.24 ± .316                    | <b>132.4</b>  | <b>0.86</b>                   |
|                 | <i>M. arctoides</i>    | Macaco cola de muñón | 12.68 ± 4          | 94.0 ± 5.8                             | .91 ± 0.09                     | <b>128.36</b> | <b>0.97</b>                   |
|                 | <i>M. mulatta</i>      | Rhesus               | 10.4 ± 0.9         | 79.1 ± 3.4                             | 1.03 ± .085                    | <b>146.56</b> | <b>1.30</b>                   |
|                 | <i>C. atys</i>         | Mangabey             | 10.5 ± 1.1         | 99.2 ± 2.2                             | 1.01 ± .077                    | <b>129.32</b> | <b>1.02</b>                   |
| Cebidae         | <i>A. Geoffroyi</i>    | Mono araña           | 6.12 ± 1.8         | 96.5 ± 4.9                             | 1.07 ± 0.2                     | <b>116.87</b> | <b>1.10</b>                   |
|                 | <i>C. apella</i>       | Mono capuchino       | 3.2 ± 0.5          | 66.5 ± 5.3                             | .78 ± .061                     | <b>137.43</b> | <b>1.18</b>                   |
|                 | <i>S. sciureus</i>     | Mono ardilla         | 0.9 ± 0.2          | 23.1 ± 0.8                             | .43 ± .036                     | <b>134.2</b>  | <b>1.89</b>                   |

Están representadas cinco familias primates incluyendo: cebidos, cercopitecidos, hylobatidos, póngidos y homínidos. (cc: cuerpo calloso) (Tabla modificada de Rilling e Insel, 1999 en rojo se señalan los datos añadidos por el presente estudio).



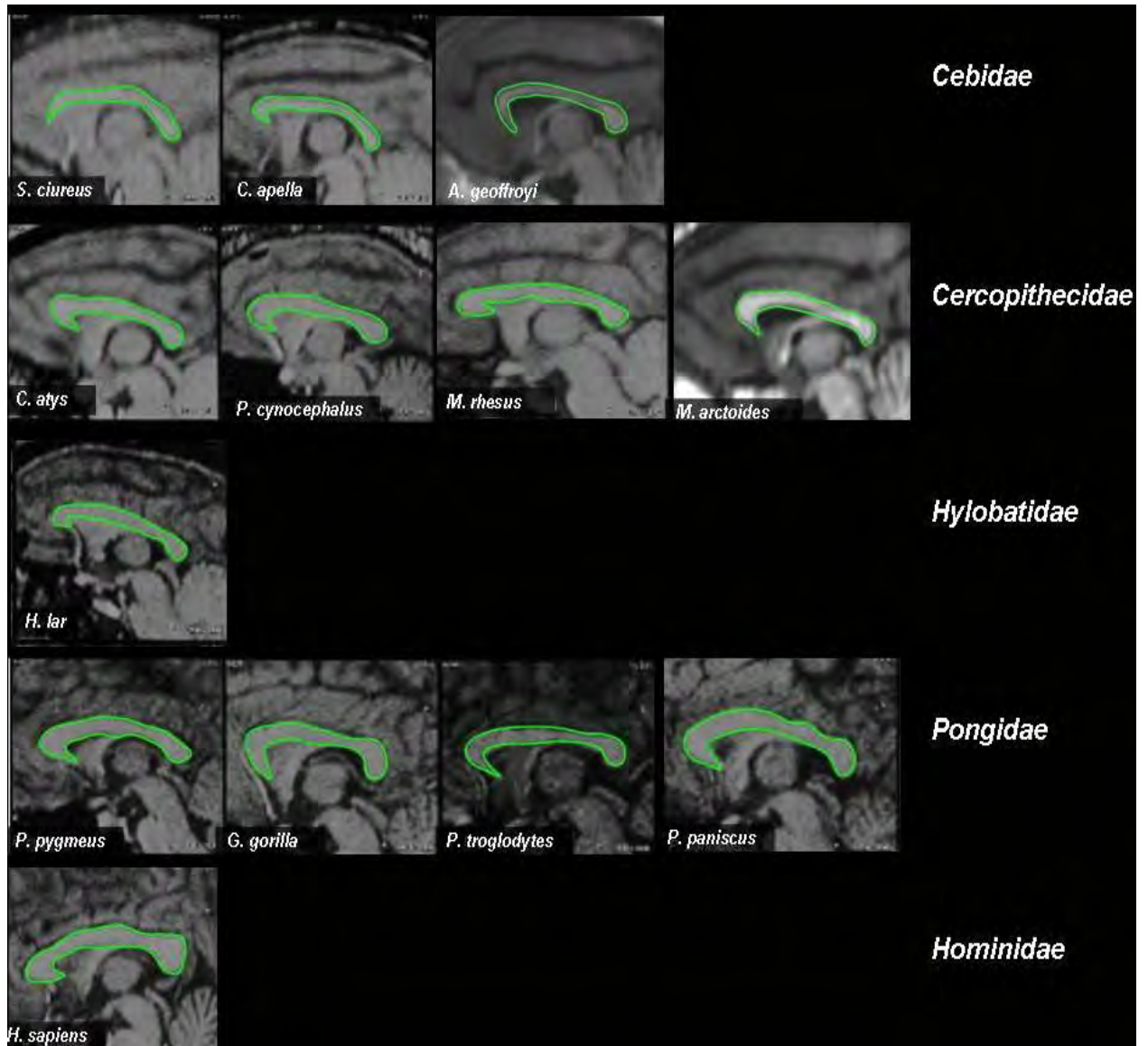


Figura 50. Cuerpo calloso en orientación media sagital (en verde) de 13 especies de antropoides. Las imágenes son presentadas por familia y en ellas se puede observar la tendencia que describe Rilling e Insel (1999) y que se confirma en el presente trabajo donde la media del índice del cuerpo calloso para humanos es 0.53, grandes simios= 0.81, cercopitecidos=1.04, hyalobatidos=1.29 y cébidos como el mono araña= 1.39 (Figura modificada de Rilling e Insel, 1999).

Tabla 14. Peso corporal y coeficiente de encefalización de 13 especies de antropoides (Fuente: Delson et al., 2000: 145).

| Especie               | Nombre común         | Media peso corporal (gr) | Media peso cerebro (gr) | EQ1-<br>Antropocentric<br>o<br>% de <i>Homo</i> | EQ2<br>Total<br>Primates | EQ2<br>% de<br><i>Homo</i> |
|-----------------------|----------------------|--------------------------|-------------------------|---|--------------------------|----------------------------|
| <i>H. sapiens</i>     | Humano               | 62772.2                  | 1334.41                 | 1.00  | 2.96                     | 1.00                       |
| <i>P. troglodytes</i> | Chimpancé            | 41250.6                  | 378.00                  | 0.38  | 1.55                     | 0.52                       |
| <i>G. gorilla</i>     | Gorila               | 93095                    | 454.11                  | 0.27  | 0.74                     | 0.25                       |
| <i>P. pygmaeus</i>    | Orangután            | 52140.4                  | 346.46                  | 0.30  | 0.88                     | 0.29                       |
| <i>H. lar</i>         | Gibón                | 5698.4                   | 102.16                  | 0.37  | 1.41                     | 0.47                       |
| <i>P. hamadryas</i>   | Babuino              | 18294.5                  | 175.27                  | 0.30  | 0.99                     | 0.33                       |
| <i>M. arctoides</i>   | Macaco cola de muñón | 9175                     | 97                      | 0.26  | 1.06                     | 0.35                       |
| <i>M. mulatta</i>     | Rhesus               | 5688.2                   | 91.34                   | 0.33  | 1.26                     | 0.42                       |
| <i>A. Geoffroyi</i>   | Mono araña           | 7944.8                   | 108.98                  | 0.32  | 1.16                     | 0.39                       |
| <i>C. capucinus</i>   | Mono capuchino       | 2340                     | 72.51                   | 0.47  | 1.97                     | 0.66                       |
| <i>S. sciureus</i>    | Mono ardilla         | 446.6                    | 22.12                   | 0.42  | 2.13                     | 0.71                       |

EQ1<sub>H</sub> es el coeficiente de encefalización con respecto al hombre y se obtiene de la siguiente fórmula EQ1<sub>H</sub>= peso del cuerpo/peso del cerebro<sup>0.64906</sup>. Este exponente deriva de dibujar una línea que conecta el promedio del cerebro y el peso del cuerpo de Homo (1330, 65,000 gr) y el origen (0,0) con una base de logaritmo 10 graph. Esto hace que el coeficiente resulte 1.0 por lo que el EQ está expresado como un porcentaje de un valor humano, el cual presenta el mayor coeficiente de todos los mamíferos (Delson et al., 2000).

EQ2= .0091x peso del cerebro/ tamaño del cuerpo<sup>0.76237</sup>, este valor a menudo es más grande que EQ<sub>H</sub> que resulta muy antropocentrico y muestra intervalos más reales para primates no humanos.



## Capítulo IX.

### Discusión

*Para las esperanzas,*

*siempre ávidas de certidumbres...*

*(Julio Cortázar, 1969)*

## Discusión

En los años cincuenta Sherwood Washburn (1951), a quien se le considera como uno de los pilares de la antropología, publica *The New Physical Anthropology* donde consolida la propuesta de la inclusión de los primates en el análisis de la evolución humana, herederos de esta tradición nos corresponde no olvidarnos de su legado y hacer un esfuerzo teórico-metodológico para una vez más realizar un cambio de estrategias (como diría Washburn), que nos permita enriquecer los estudios del comportamiento primate que muchas veces resultan insuficientes para entender la complejidad de los primates y más el fenómeno humano. Una buena estrategia es la conjunción con otras disciplinas como son las Neurociencias y con nuevas técnicas como la Resonancia Magnética.

En este sentido, una de las aportaciones fundamentales de la Antropología a las Neurociencias es el enfoque evolutivo, incluyendo la apreciación de la diversidad, lo que enriquece los planteamientos acerca del desarrollo del cerebro humano (Rilling, 2008). Los estudios comparativos de la neurobiología de los primates son la única fuente de evidencia directa más allá de las inferencias que nos da el registro fósil (Holloway, 2000).

Este es el primer estudio por Resonancia Magnética (MRI) en 3T realizado a *A. Geoffroyi* y *M. Arctoides*. Los resultados muestran que la MRI es una técnica valiosa en el estudio de la biología de los primates, especialmente si se relaciona a contextos filogenéticos y comportamentales. También, la MRI ofrece una solución razonable a algunos problemas técnicos asociados con la medición de cerebros que se presenta en otros estudios como los paleoneurológicos. Además de ser una técnica no invasiva que provee una detallada representación de las estructuras, también ofrece una gran versatilidad de aplicaciones, como

son la creación de cortes, una medición clara *in situ* e *in vivo* y la posibilidad de realizar reconstrucciones, entre otras aplicaciones (Hopkins y Marino, 2000; Semendeferi, 2001, Rilling, 2008).

La hipótesis general del presente trabajo es que debería existir una diferencia entre el cuerpo calloso de *A. geoffroyi* y *M. arctoides* en el plano medio del cerebro, acorde con la socioecología de la especie. Los resultados sugieren que estas diferencias no son tan marcadas debido a las afinidades filogenéticas pero sí las hay, ya que cada especie posee su patrón de historia de vida y su estructura neuronal tiene una relación estrecha con el medio ecológico y social al que esta adaptado. En paralelo al estudio del cuerpo calloso surgieron en esta investigación otros temas interconectados como la reducción en las conexiones interhemisféricas, la asimetría hemisférica y la lateralización en algunas funciones como la preferencia manual.

En referencia a la comparación del peso y la talla entre grupos, las diferencias halladas obedecen a la estructura corporal de cada especie, que corresponde a la anatomía de locomoción la cual está vinculada con el medio ambiente y el medio social al que está adaptado cada especie. Los macacos, habitantes de bosques subtropicales, tienen una estructura corporal adaptada a una locomoción cuadrúpeda semiterrestre, donde trepar para encontrar sitios de descanso altos y seguros es lo habitual. Los macacos poseen un cuerpo compacto con extremidades cortas, un tórax amplio, vastas áreas de tejido graso, bolsas malares para guardar el alimento y callosidades isquiáticas para permanecer por largos periodos de tiempo sentados socializando, entre otras características (Bertrand, 1969; Rowe, 1996; Cawthon, 2005). La composición corporal de los monos araña considerado uno de los primates más grandes del Nuevo Mundo está constituida por un cuerpo alargado, una cola prensil y un pulgar vestigial, adaptada para pasar largos ratos suspendidos o braquiando en

el estrato arbóreo de los bosques tropicales (Fleagle 1988, Rosenberger y Strier, 1989).

En la medición de la estructura corporal se realizó una modificación en la técnica antropométrica para medir de manera confiable, objetiva y reproducible la talla de los primates no humanos de la muestra. Hasta el momento las mediciones son muy variables y es necesaria la estandarización de la técnica en diferentes tipos de primates. En este sentido la metodología antropométrica puede ser una buena guía para tal propósito.

No se encontraron diferencias significativas en las mediciones del área del cuerpo calloso, área hemisférica y la longitud del cuerpo calloso entre ambas especies, sólo en la longitud del cerebro medida del polo frontal al polo occipital que es más largo en el mono araña. Para tener una idea más clara de estas mediciones con relación al resto del cerebro, se construyeron índices de asociación para ver las proporciones (ver tabla 6) . El índice de longitud del cuerpo calloso presentó una diferencia significativa entre estas dos especies, siendo más alargado en el mono araña. Esta diferencia indica que por una parte el mono araña tiene un cerebro más largo respecto a los macacos y por otra podría sugerir una ampliación longitudinal del cuerpo calloso con relación al resto de su masa encefálica. Esta ampliación podría estar asociada con la extensión de las últimas regiones del cuerpo calloso y con el índice del cuerpo calloso.

El cuerpo calloso se compone de siete regiones con un significado funcional diferente debido a las zonas corticales que conecta cada región. En el análisis de los segmentos por especie se encontraron diferencias significativas en las áreas IV y V del cuerpo calloso entre macacos y monos arañas. En estas áreas

se hallan fibras occipitales y temporales asociadas con las áreas visuales primarias (Holloway, 1996; Hellner-Burris, et al., 2010). En el área V, que corresponde al esplenio, encontramos un volúmen mayor en el mono araña con respecto al macaco. La dinámica socioecológica del mono araña, como el sistema social de fusión fisión, pudo haber creado retos en las interacciones espaciales que requieren habilidades espaciales y cognitivas. Por ejemplo, es más viable que un animal guiado por una memoria de localización de los árboles frutales pueda explotar más eficientemente los recursos. La selección natural pudo haber favorecido el desarrollo de capacidades de memoria visual-espacial en los primates frugívoros, para que las áreas de alimento pudieran ser localizadas en un área en particular. Los macacos no contienden con un medio ambiente tan complejo, ya que la obtención de recursos y el riesgo a la depredación son bastante relajadas para esta especie, poseen una estructura social multimacho multihembra demandante, jerarquizada y rígida por lo que se ha señalado que la principal presión de los macacos proviene de su estructura social (Fedigan, 1982; Smuts, et al., 1987). Se ha reportado en la filogenia primate un incremento proporcional del esplenio conforme aumenta el volumen del cerebro. En contraste con otras áreas del cuerpo calloso el esplenio no decrece conforme aumenta el volumen del cerebro. A diferencia de otras regiones corticales no hay una reducción de la conectividad en las áreas occipitales de la corteza dada la importancia de integrar la información visual (Rilling e Insel , 1999), que es crucial en la vida de los primates. La expansión del sistema visual en los primates ancestrales conllevó características de mayor complejidad que los distinguen del resto de los mamíferos (Allman 1971, 1991; Falk, 1978, Smuts et al., 1987).

De acuerdo con la segunda hipótesis, asumimos que conforme aumenta el tamaño del cerebro en la filogenia del orden primate el ángulo inferior del cuerpo calloso es más obtuso y habría una diferencia entre estas dos especies. Ahora bien, aunque encontramos un ángulo significativamente mayor en los macacos



su volumen cerebral es ligeramente menor al de los monos araña por tanto no hay una relación consistente que sustente esta hipótesis. En el aspecto filogenético se hizo una medición a las imágenes presentadas por Rilling e Insel (1999), los datos arrojados muestran también que no hay una tendencia en el aumento de grados en el ángulo inferior de diferentes especies. Esto implica que el valor del ángulo no es relevante por si mismo como se puede comprobar en la comparación realizada entre diferentes especies (ver tabla 8 y figura 46). En una inspección visual se observó que la modificación del cuerpo calloso está asociada con la reducción del hipocampo, la reducción de la comisura anterior, el alargamiento de las fibras superiores e inferiores del fórnix y la expansión de la corteza además, conforme aumenta el volumen del cerebro hay un alargamiento del esplenio, se arquea más la parte media del cuerpo calloso y hay una curvatura más pronunciada en el extremo anterior de la rodilla (Kier, 1987).

Con respecto a la comparación entre volúmenes del cerebro hay que destacar que esta es la primera reconstrucción tridimensional que se realiza de estas especies. A pesar de que no se encontró una diferencia significativa entre ambas especies, esta parte constituyó un buen ejercicio para afinar la técnica para futuros estudios en lo referente al número y tipo de cortes para mejorar las reconstrucciones.

Las estimaciones del peso y la talla corporal son de los parámetros más significativos porque nos hablan de adaptaciones comportamentales y ecológicas, por ello se han usado en el registro fósil para inferir aspectos como el tamaño cerebral (Conroy, 1987). Sin embargo, el crecimiento del cerebro y de sus diversas estructuras no debe ser visto como un mero bioproducto de la evolución del tamaño del cuerpo (Dunbar, 1998) sino que por una parte el cerebro ha evolucionado para procesar información ecológica de relevancia pero

también los grandes cerebros como es el caso del orden primate, reflejan la capacidad para contender con una vida social compleja. De acuerdo a lo encontrado no hay diferencias entre el volumen del cerebro entre monos araña y macacos

La evidencia obtenida muestra que los hemisferios de los macacos son significativamente más asimétricos que los de los monos araña, aplicando el modelo de Hopkins y Rilling (2000) se espera que los cerebros más asimétricos deberían de tener una menor conexión interhemisférica y un cuerpo calloso más pequeño en relación al volumen del cerebro. Este planteamiento se cumple cabalmente pues a un cerebro más asimétrico como el de los macacos corresponde un índice menor del cuerpo calloso (.96) contra un cerebro más simétrico como el de los araña con un índice mayor de cuerpo calloso (1.10). Esto haría suponer que los macacos tienen menos conexiones interhemisféricas que los araña y poseen más conexiones intrahemisféricas. Heilborner y Holloway (1989) no encontraron en cerebros fijados de *M. mulatta* y *M. fascicularis* una asimetría anatómica en el lóbulo temporal y en el surco lateral, por lo que es importante corroborar la asimetría en *M. arctoides* por regiones de acuerdo a las técnicas sugeridas por Heilborner y Holloway (1989) y Hopkins y Marino (2000). Así, será necesario considerar la dirección, el grado de asimetría y la variabilidad de la dirección de la asimetría a nivel poblacional (Glissen, 2001). Será también primordial verificar el aumento o la disminución del número de conexiones entre hemisferios con otras técnicas como la tractografía.

Se ha sugerido que las asimetrías anatómicas tienen un correlato funcional como la lateralización manual. Sin embargo, aunque se ha estudiado de forma amplia este fenómeno principalmente a nivel conductual, aún hay discusión sobre las regiones asociadas con la generación de diferentes movimientos de los dedos, de ambas manos y de la preferencia manual (Solodkin et al., 2001). La

preferencia manual es un tema de interés y poco explorado en primates no humanos y máxime en primates como el mono araña que poseen un pulgar vestigial y una quinta extremidad como es la cola prensil. Por ahora no es posible concluir si las asimetrías observadas en los macacos corresponden a diferencias en la preferencia manual y será necesario realizar estudios en el área motora.

Aunque se hizo la hipótesis que los monos araña presentarían una lateralización manual no se encontraron diferencias significativas a nivel grupal, aunque hubo individuos que si presentaron una preferencia en algunas tareas. Esto coincide con lo que se ha reportado para otras especies de cébidos como los monos capuchinos (MacGrew y Marchant, 1997). Igualmente en un artículo de Laska y Tutsch (2000) cuyo propósito era mostrar si existían preferencias laterales en el uso de la cola en el mono araña, se encontró que de manera individual, si se exhiben preferencias laterales significativas pero no hay una preferencia a nivel grupal. En un estudio posterior Laska y Tutsch (2000) mencionan que hay preferencias en la posición de la cola durante la postura de reposo. Otros estudios sobre preferencia manual reportan una tendencia hacia el uso de la mano derecha en grandes simios pero no para monos del Nuevo Mundo como capuchinos y ardilla (Hopkins y Rilling, 2000), en cuanto a los macacos los resultados no son consistentes (Fagot y Vaculair, 1991)

Algunos autores han argumentado que la lateralización no es un fenómeno discreto, sino continuo (MacGrew y Marchant, 1997; Hopkins, 1999; Bennet et al., 2008). Los individuos no usan exclusivamente una mano para una tarea sino que pueden cambiar de una directriz izquierda a una derecha o una coordinación de la tarea por una de las manos como se ha reportado en chimpancés (Colell et al., 1995). La lateralidad es plástica y emerge sólo con tareas suficientemente demandantes para envolver habilidades motoras y cognitivas específicas de un

hemisferio (Anderson et al., 1996; MacGrew y Merchant, 1997; Leca et al., 2010). Una de las manifestaciones más robustas de especialización hemisférica en la población humana es la preferencia manual en tareas complejas. Estas asimetrías comportamentales están asociadas por ejemplo con la creación de herramientas en los primeros homínidos (Bennett et al., 2008). Por otra parte, Yeo y Gangestad (1993, citado por Hopkins, 1999) señalan que hay evidencia en los humanos que individuos con formas extremas de lateralización derecha o izquierda tienen una reducción en la adecuación inclusiva como reflejo de altos niveles de asimetría, por lo que una exclusividad unilateral puede ser considerada no adaptativa.

En análisis ulteriores de los resultados observamos que la complejidad de la prueba y la exigencia física influyen en la preferencia manual. En la construcción de futuras pruebas, es importante tomar en cuenta las variables extrínsecas e intrínsecas (Leca et al., 2010) que pueden afectar la expresión de la lateralidad con diseños más acordes a la ecología y la locomoción de la especie. En el caso de los monos araña pruebas que impliquen estar suspendidos, trepar, desplazarse, utilizar el espacio, posiciones bípedas y cuadrúpedas (Youlatos, 2002). Sería necesario poner atención en la morfología de la mano y la cola en el caso de los araña, pues el pulgar vestigial y la cola prensil implican adaptaciones a la braquiación (Rosenberger et al., 2010) que tienen consecuencias en movimientos de agarre y manipulación. En el caso de los *M. arctoides* es necesario realizar pruebas de lateralización manual tomando en cuenta las consideraciones anteriores, adecuándolas a su biología, ya que la evidencia bibliográfica basada sobre todo en *M. mulatta* (Leca et al., 2008, 2010) no es suficiente para caracterizar la lateralización de esta especie.

También es preciso contrastar poblaciones en condiciones en libertad, sobre todo lo que se refiere a la ontogenia del control manual de animales nacidos en

cautiverio y ver si afecta la lateralización de los individuos, ya que hasta el momento los datos son controvertidos (Bennet et al., 2008; Leca et al., 2010), además es importante observar a los grupos en su cotidianidad. Los estudios de lateralidad manual y el uso de la cola prensil pueden ofrecer un acercamiento a la investigación de la plasticidad cortical y asimetrías hemisféricas funcionales.

En el análisis filogenético se confirma la tendencia que Rilling e Insel (1999) reportan: el índice medio para el cuerpo calloso de cébidos como el mono araña es de 1.39, lo cual sugiere que las conexiones intrahemisféricas vía el cuerpo calloso tienen una tendencia a la reducción en grandes cerebros y también debido a que los diámetros más grandes en el cerebro retrasan la conexión.

En futuras investigaciones la muestra debe ser más grande y heterogénea, es decir un mayor número de individuos, de ambos sexos y de todos los rangos de edad. Es importante que todos los individuos que se les haya realizado la resonancia también se les apliquen pruebas de preferencia manual.

Otra de las limitantes importantes de este estudio es que todas las estimaciones cerebrales fueron obtenidas de individuos que nacieron en cautiverio. Y no hay datos que documenten, si el cautiverio tiene un impacto en la anatomía del cerebro (Rilling e Insel, 1999), por lo que hay que ser cautos en hacer generalizaciones de estos resultados con primates que se encuentran en libertad.

Aunque los primates no pueden ser tomados como fósiles vivos representantes de un estado ancestral del humano moderno (Tooby y DeVore, 1987; Rilling, 2008), los estudios comparativos proveen de información básica para entender la evolución, ya que, las especies emparentadas retienen y

comparten caracteres que han adquirido debido a que descienden de un ancestro común (Darwin, 1873; Boyd, 2001). Siguiendo este argumento, los estudios comparativos permiten estudiar rasgos en diversas especies, asociarlos con su ecología particular y plantear su filogenia a la luz de la teoría evolutiva (Santillan-Doherty, 2004).



## Referencias bibliográficas



Aiello, L. (1997). Brains and guts in human evolution: the expensive tissue hypothesis. *Brazilian Journal of Genetics*, 20, 141-148.

Aiello, L. Bates, N. y Jofey T. (2001). In defense of the expensive tissue hypothesis. En D Falk & Gibson K. (Eds), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (pp. 57-78). Cambridge: Cambridge University Press.

Allman, J. (1971). *Evolution of the Brain in Primates*. Oxford: Oxford University Press.

Allman, J. (1999). *Evolving Brains*. New York: Scientific American Library.

Anaya-Huertas, C., Arenas-Frías, V., Mayagoitia, L. & Mondragón-Ceballos, R. Socialization patterns in a group of hand-reared spider monkeys. *Current Primatology. Social Development, Learning and Behaviour*, 2: 303-309.

Anaya-Huertas, C. & Mondragón-Ceballos, R. (1998) Social Behavior of Black-Handed Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) reared as home pets. *Internacional Journal of Primatology*, 19, 4: 767-784.

Anagnostopoulou, S., Mourgela, S. y Katritsis, D. (1999). Morphometry of corpus callosum: an anatomical study. *NeuroReport*, 10: 1453-1459.

Anderson, J., Degiorgio, C., Lamarque, C. y Fagot, J. (1996). A multi-task assessment of hand lateralization in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Primates* 37: 97-103.

Arsuaga, J. (2001). *El enigma de la esfinge*. Barcelona: Plaza y Janes.

Arsuaga, J. y Martínez I. (2000). *La especie elegida. La larga marcha de la evolución humana*. Barcelona: Ediciones temas de hoy.

Aureli, F. y Schaffner C. (2008). Social Interactions, social relationships and the social system of spider monkeys. En C. Campbell y A. Fuentes, K. Mac Kinnon, M. Panger y S. Barder (Eds). *Primates in perspective* (pp. 236-265). Oxford: Oxford University Press.

Aureli, F., Colleen, M., Schaffner, C., Boesch, C., Bearder, S.K., Call, J., Chapman, C.A., Connor, R., Di Fiore, A., Dunbar, R.I.M., Henzi, S.P., Holekamp, K., Korstjens, H.A., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, J.H., Ramos-Fernandez, G., Strier, K.B., van Schaik, C. (2008). Fission-Fusion Dynamics New Research Frameworks. *Current Anthropology*, 49 (4), 627-654.

Barrickman, N. (2008). Evolutionary relationship between life history and brain growth in Anthropoid Primates. Tesis de Doctorado (PhD). Department of Biological Anthropology, Duke University, England.

- Barton, R. y Harvey, P. H. (2000). Mosaic evolution of brain structures in mammals. *Nature*, 405: 1055-1058.
- Bennet, A., Suomi, S. y Hopkins, W. (2008). Effects of early adverse experiences on behavioural lateralisation in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Psychology press. Laterality*, 13 (3), 282-292.
- Bermúdez, P. y Zatorre, R. (2001). Sexual dimorphism in the corpus callosum: methodological considerations in MRI morphometry. *Neuro Image*, 13: 1121-1130.
- Bermúdez, P., Zatorre, R., y Westbury, C. (1999). Relación anatómica entre el plano temporal y el cuerpo calloso. *Neurobiology*, 1-2.
- Bertrand, M. (1969). *The Behavioral Repertoire of the Stumptail Macaque*. Bibliotheca Primatologica. No. 11, Switzerland: S. Karger, Basel.
- Bishop K. y Wahlsten D. (1997). Sex differences in the human corpus callosum: myth of reality? *Neuroscience Biobehavior Rev.*, 21:581– 601
- Boesch C. y Boesch H. (1989). Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Physical Anthropology*, 78: 547-573.
- Boyd, R. y Silk, J. (2001). *Cómo evolucionaron los humanos*. Barcelona: Editorial Ariel.
- Bramblett, C. (1984) *El comportamiento de los primates. Pautas y perspectivas*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Broca, P. (1888). *Memoires d'anthropologie*. Paris: Reinwald.
- Campbell, C. (2003). Female-directed Aggression in Free-ranging *Ateles geoffroyi*. *International Journal of Primatology*, 24 (2), 223-237.
- Campbell, C. y Gibson N. (2008) Spider monkey reproduction and sexual behavior. En C. Campbell y A. Fuentes, K. Mac Kinnon, M. Panger y S. Barder (Eds). *Primates in perspective* (pp. 266-287). New York: Oxford University Press.
- Carpenter, M. (1976). *Human neuroanatomy*. Baltimore, Md: Williams&Wilkins.
- Castrejón, J. y Troncoso, D. (en prep.) *Bioestadística para Antropólogos físicos*. México: Antropología Física-ENAH.
- Cawthon, K. (2005). *Primate Factsheets: Stump-tailed macaque (Macaca arctoides) Taxonomy, Morphology*. (Acceso Marzo 2010) (URL: [http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/stump-tailed\\_macaque](http://pin.primate.wisc.edu/factsheets/entry/stump-tailed_macaque)).
- Cerda-Molina, A., Mondragón, R. y Díaz, V. (2000). Comunicación química en primates. *Salud Mental*, 23, (6):25-32

Clarke, S., Kraftsik, R., van der Loos, H. e Innocenti G. (1989) Forms and measures of adult and developing human corpus callosum: is there sexual dimorphism? *Journal of Comparative Neurology*, 280:213–230.

Clutton-Brock, T. y P. Harvey. (1980). *Primates, brains and ecology*. *Journal of the Zoological Society of London*, 190: 309-323.

Colell, M., Segarra, M. y Sabater Pi, J., (1995). Manual laterality in chimpanzees (*Pan troglodytes*) in complex tasks. *J. Comp. Psychol.* 109, 298–307.

Collins, D. y Evans, A. (1997). Validation and applications of nonlinear registration-based segmentation. *International Journal Pattern Recognition. Artificial. Intelligence*, 11:1271-1294

Collins, A. y Dubach J. (2000). Biogeographic and ecological forces responsible for speciation in *Ateles*. *International Journal of Primatology*, 21: 421-444.

Collins, A. (2008). The taxonomic status of spider monkeys in the twenty-first century. En Christina Campbell (Ed). *Spider Monkeys*, (pp. 50-78). Cambridge: Cambridge University Press.

Conolly, C. (1950). *External morphology of the primate brain*. Springfield, Illinois: Charly C Thomas.

Conroy, G. (1987). Problems of body-weight estimation in fossil primates. *International Journal of Primatology*, 8(2), 115-137.

Cuendod, C., Doyon, D. y Halimi, P. (1991). *Cuadernos de IRM. 1: Bases físicas de la IR, 2: Anatomía de la cabeza*. Barcelona: Masson.

Chapman, C. (1988). Patterns of foraging and range use by three species of Neotropical primates. *Primates*, 29: 177-194.

Chapman, C. y Weary, D. (1990) Variability in spider monkey vocalizations may provide basis for individual recognition. *American Journal of Primatology*, 22: 279-284.

Chapman, C., Fedigan, L. M., Fedigan, L. y Chapman, L. (1989) Post-weaning resource competition and sex in spider monkeys. *Oikos*, 54:315-319.

Chiappa, P. (1995). El comportamiento social y la ecología de los primates no humanos. En Rodríguez Luna E., Cortés Ortíz, L. y Martínez-Contreras, J. (Eds). *Estudios primatológicos en México*, Vol. 2, (pp. 99-118). Xalapa: Biblioteca Universidad Veracruzana.

Chico, F., Platas, D., Santillan-Doherty A., Arenas-Rosas R., Trejo D., Conde R., Ojeda-Flores R., Campos A., Braun M., y J. Muñoz-Delgado (2009) Cerebral Anatomy of the Spider Monkey (*Ateles Geoffroyi*) by Magnetic Resonance Imaging: A Comparative Study to the Rhesus Macaque (*Macaca mulatta*) and the

Human (*Homo sapiens*), Revista Ciencias de la Salud, Bogota Colombia, 7: 10-27

Chico, F., (en prep) Programa de Autoenseñanza en Neuroanatomía (CD), Laboratorio de Neuromorfología, Instituto Nacional de Psiquiatría Ramón de la Fuente.

Darwin, C. (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. New Jersey: Princeton University Press.

Darwin, C. (1872). *The Expression of the emotions in man and animals*. New Jersey: Princeton University Press.

De LaCoste-Utamsing, C. y Holloway, R. (1982). Sexual dimorphism in the human corpus callosum. *Science*, 216:1431-2.

Delman, H., Steklis, D., Erwin, J y Hof, P. (2004). Brain structure variation in great apes, with attention in mountain gorilla (*Gorilla beringei beringei*). *American Journal of Primatology*, 63: 149-164.

Delson, E. Tattersall, I., Van Couvering, J., y Brooks, A. (2000). *Encyclopedia of human evolution and prehistory*. New York & London: Garland publishing inc.

Demeter, S., Ringo, J. y Doty, R. (1988). Morphometric analysis of the human corpus callosum and anterior commissure. *Human Neurobiology*, 6: 219-226.

DeVore, I. y Hall, K. (1965). Baboon ecology. En I. DeVore (Ed). *Primate Behavior, Field Studies of Monkeys and Apes* (pp. 20-52). New York: Holt, Rinehart & Winston.

DeVore, I. y Hall, K. (1965). Baboon ecology. En I. DeVore (Ed). *Primate Behavior, Field Studies of Monkeys and Apes* (pp. 20-52). New York: Holt, Rinehart & Winston.

DeVore, I. (1992). *What chimpanzees, are, are not, and might be. Chimpanzee material culture for human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Di Fiore A. y Campbell C. (2007). The atelines: variation in ecology, behaviour and social organization. En C. Campbell y A. Fuentes, K. Mac Kinnon, M. Panger y S. Barder (Eds). *Primates in perspective* (pp. 155-185). Oxford University Press: New York.

Di Fiore, A., Link, A., y Dew L. (2008). Diets of wild spider monkeys. En Christina Campbell (ed), *Spider Monkeys* (pp 81-137). Cambridge: Cambridge University Press.

Duarte-Dias, P., Rodríguez-Luna, E. (2003). Estrategias conductuales entre los machos de un grupo de *Alouatta palliata* mexicana (Isla Agaltepec, Veracruz, México). *Neotropical Primates*, 11(3), 159-162.

- Dunbar, R. (1988). *Primate social system*. Ithaca: Cornell University Press.
- Dunbar, R. (1993). Coevolution of neocortical size, group size and language in humans. *Behavioral and Brain Sciences* (16), 681-735.
- Dunbar, R. (1998). The Social Brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 6(5): 178-190.
- Dunbar, R. (2003). The Social Brain, mind, language, and society in evolutionary perspective. *Annual. Review. Anthropology*, (32): 163-181.
- Eberling J., Roberts J., De Manincor D., Brennan K., Hanrahan S., Vanbrocklin H., Roos, M. y Jagust W. (1995) PET studies of cerebral glucose metabolism in conscious rhesus macaques. *Neurobiology of aging*, 16(5): 825-832.
- Eisenberg, J. (1976). Communication mechanisms and social integration of the black spider monkey (*Ateles fusciceps robustus*) and related species. En *Smithsonian contributions to zoology* 213. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Eisenberg, J. (1991). *Ateles geoffroyi*. En Janzen D. (Ed). *Historia Natural de Costa Rica* (pp. 465-467). Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Elston, G., Benavides-Piccione R. y DeFelipe J. (2000). The pyramidal cell in cognition: A comparative study in human and monkey. *Journal of Neuroscience*, 21: 63 1–5.
- Elston G., Benavides-Piccione R., Elston A., Zietsch B., Defelipe J., Manger P., Casagrande V., Kaas J. (2006). Specializations of the granular prefrontal cortex of primates: implications for cognitive processing. *Anatomical Records. A Discovery Molecular Cell Evolution Biology*, 288:26–35.
- Erdoğan, N., Ulger, H., Tuna, I., y Okur, A. (2005). A novel index to estimate the corpus callosum morphometry in adults: callosal/supratentorial-supracallosal area ratio. *Diagnostic and interventional radiology*, 11(4), 179-81.
- Estrada, A. y Estrada R. (1976) Establishment of a Free-ranging Colony of Stumptail Macaques (*Macaca arctoides*): Relations to the ecology I. *Primates*, 17: 337-355.
- Estrada, A. y Estrada R. (1977) Establishment of a Free-ranging Colony of Stumptail Macaques (*Macaca arctoides*): Social Relations I. *Primates*, 18 (3): 647-676.
- Estrada, A. y Coates-Estrada R. (1988). Tropical rain forest conversion and perspectivas in the conservation of wild primates (*Alouatta* and *Ateles*) in Mexico. *American Journal of Primatology*, 14: 315-327

- Fagot, J. y Vauclair, J. (1991). Manual laterality in nonhuman primates: A distinction between handedness and manual specialization. *Psychology Bulletin*, 109, 76–89.
- Falk, D. (1978). Brain Evolution in Old World Monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 48(3), 315-319.
- Falk, D. (1980). Hominid brain evolution: The approach from paleoneurology. *Yearbook of Physical Anthropology*, 23, 93-107.
- Falk, D. (2001). The evolution of sex differences in primate brains. En D. Falk y N. Gibson (eds). *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (pp. 98-111). Cambridge: Cambridge University Press.
- Falk, D., Froese, N., Sade, D. y Dudek, B. C. (1999). Sex differences in brain / body relationships of Rhesus monkeys and humans. *Journal of Human Evolution*, 36, 233-238.
- Fedigan, M. (1982). *Primate paradigms: sex roles and social bonds*. Chicago & London: The University of Chicago Press.
- Fleagle, J. (1988). *Primate Adaptation and Human Evolution*, San Diego California: Academic Press.
- Fooden, J., Guoqiang, Q., Zongren, W. y Yingxiang. (1985). The stump-tail macaques of China. *American Journal of Primatology*, 8(1): 11-30.
- Fooden, J. (1990). The bear macaque, *Macaca arctoides*: a systemic review. *Journal of Human Evolution*, 19: 607-686.
- Galaburda, A. (1978). Right-left asymmetries in the brain. *Science*, 199-852.
- Galaburda, A., Rosen, G., y Sherman, G. (1990). Individual variability in cortical organization: Its relationship to brain laterality and implications to function. *Neuropsychologia*, 28, 529-546.
- Garber, P. (2004). New Perspectives in Primate Cognitive Ecology. *American Journal of Primatology*, 62:133–137.
- Gazzaniga, M. (2000) Cerebral specialization and interhemispheric communication. Does the corpus callosum enable the human condition? *Brain*, 123, 1293-1326.
- Geschwind, N. (1972). Language and the Brain. *Scientific American*, 226 (4):76–83.
- Geschwind, N. (2010). Disconnexion syndromes in animals and man: Part I. 1965. *Neuropsychology Review*, 20(2), 128-157.

Gibson, K (2001) The evolution of brain size (Introduction). En D Falk & K. Gibson (Eds), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (pp.3-13) Cambridge: Cambridge University Press.

Glissen, E. (2001). Structural symmetries and asymmetries in human and chimpanzee brains En D Falk & Gibson (Eds), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (pp.187-215) Cambridge: Cambridge University Press.

Gould, S (2001) Prologue Size matter and function counts. En D Falk & Gibson (Eds), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (pp.xii-xvii) Cambridge: Cambridge University Press.

Gould, S (2003) *La falsa medida del hombre*. Barcelona: Crítica.

Gratiolet LP (1854) *Mémoire sur les plis cérébraux de l'homme et des primates*. Bertrand: Paris.

Groves, C. (2001). *Primate taxonomy*. Washington D.C: Smithsonian Institute press.

Groves, C. y Shekelle, M. (2010). The Genera and Species of Tarsiidae. *International Journal of Primatology*, Volume 31, Number 6, 1071-1082.

Guillén, K., McCann, C., Martínez, J. y F. Koontz (2006) Resource availability and habitat use by mantled howling monkeys in a Nicaraguan coffee plantation: can agroforests serve as core habitat for a forest mammal? *Animal conservation*, 9:331-338.

Hawkes, K., O'Connell, J., y Blurton J. (1997) Hazda women's time allocation, offspring provisioning, and the evolution of long post menopausal life span. *Current anthropology*, 38, 551-578.

Heilbroner, P. and Holloway, R. (1989) Anatomical brain asymmetry in monkeys: frontal, temporoparietal, and limbic cortex in *Macaca*. *American Journal of Physical Anthropology*, 80: 203-211.

Hellner-Burris, K., Sobieski, C., Gilbert, V., & Phillips, K. (2010). Prey capture efficiency in brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) is influenced by sex and corpus callosum morphology. *American journal of primatology*, 71, 1-7.

Hershkovitz, P. (1977) *Living New World Monkeys (Platyrrhini)* With an introduction to the primates. Volume 1. Chicago: University of Chicago Press.

Hofer S. y Frahm J. (2006). Topography of the human corpus callosum revisited—comprehensive fiber tractography using diffusion tensor magnetic resonance imaging. *Neuroimage*. 32:989-994.

Hofer, S., Merboldt K., Tammer R. and Frahm J. (2008) Rhesus Monkey and Human Share a Similar Topography of the Corpus Callosum as Revealed by Diffusion Tensor MRI In Vivo. *Cerebral Cortex*, 18:1079-1084.

Hofman, M. (2001) Brain evolution in hominids: are we at the end of the road? En D Falk & Gibson (Eds), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (pp.113-127) Cambridge: Cambridge University Press.

Holloway, R. (1974). The casts of fossil hominid brains. *Scientific American, Human Ancestors*, July: 74-83.

Holloway, R.L. y Heilbroner, P. (1992) The corpus callosum in sexually dimorphic and nondimorphic primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 87:349-58.

Holloway, R. (1996) Evolution of the human brain. En A. Lock and C.R. Peters., (Eds). *Handbook of Human Symbolic Evolution*. Clarendon Press, Oxford: 74-107.

Holloway, R. (2000) Brain. En E. Delson, I. Tattersall, J. Van Couvering, and A.S. Brooks (eds.), *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory*, 2nd edition. New York: Garland Publishing, Inc., pps. 141-149.

Hopkins W. y Rilling J. (2000) A Comparative MRI Study of the Relationship Between Neuroanatomical Asymmetry and Interhemispheric Connectivity in Primates: Implication for the Evolution of Functional Asymmetries. *Behavioral Neuroscience*: 114, 4, 739-748

Hopkins, W. D. & Morris, R. D. (1993) Handedness in great apes. A review of findings. *International Journal of Primatology*, 117, 302-308.

Hopkins, W. D. (1999) On the other hand: Statistical issues in the assessment and interpretation of hand preference data in nonhuman primates. *International Journal of Primatology*, 20, 851-866.

Hopkins, W.D. Marino, L. (2000). Asymmetries in cerebral width in nonhuman primate brains as revealed by magnetic resonance imaging (MRI). *Neuropsychologia*, 38 (4): 493-499.

Horton, J., Crawford, H., Harrington, G., & Downs, J. (2004). Increased anterior corpus callosum size associated positively with hypnotizability and the ability to control pain. *Brain: a journal of neurology*, 127(8), 1741-7.

Huxley T.H. (1861). On the brain of *Ateles paniscus*. *Zool Soc London. Scient Mem II*, 493:508. London.

Jacobs, G. H. (1996). Primate photopigments and primate color vision. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(2), 577-81.

Jäncke, L., Staiger, J. F., Schlaug, G., Huang, Y., & Steinmetz, H. (1997). The relationship between corpus callosum size and forebrain volume. *Cerebral cortex*, 7(1), 48-56.



Jerison H. J. (1973). Evolution of the brain and intelligence. New York: Academic Press. Leigh S. R. (2004) Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 62:139-164

Jerison, H. J. (2001) The study of primate brain evolution: Where do we go from here? In Falk, D. & Gibson, K. (Eds.) *Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex*, pp. 305-337. Cambridge, England, Cambridge University Press.

Jerison, H.J. (1976). Paleoneurology and the evolution of mind. *Scientific American* 234(1): 90-101.

Jerison, H.J. (1985a). Animal intelligence as encephalization. *Philosophical Transactions of the Royal Society (London)*. B308:21-35.

Jerison, H.J. (1985b). Issues in brain evolution. In *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 2:102-134.

Jolly, A. (1972). *The Evolution of Primate Behavior*. New York & Londres: MacMillan.

Kertesz, A., Polk, M., Howell, J., y Black, S. E. (1987) Cerebral dominante, sex, and callosal size in MRI, *Neurology*, 37: 1385-1388.

Kier, L. (1987) Comparative Anatomy of the Third Ventricular Region. In *Surgery of the Third Ventricle*, Ed. Apuzzo MLJ. Williams & Wilkins, Baltimore.

Kimura, D. (1992) Sex differences in the brain. *Scientific American*, Sept.

Klein, L. y Klein, D. (1977). Feeding behavior of the Colombian spider monkey. En IT. H. Clutton-Brock (ed) *Primate Ecology*, (pp. 154-181). London: Academic Press.

Kolb, B. y Wishaw, I. (2009). *Fundamentals of Human Neuropsychology*, 6th Edition. Worth

Laska, M., y Tutsch, M. (2000). Laterality of tail resting posture in three species of New World primates. *Neuropsychologia*, 38(7), 1040-6.

Leca, J., Nahallage, C., Gunst, N., & Huffman, M. (2008). Stone-throwing by Japanese macaques: form and functional aspects of a group-specific behavioral tradition. *Journal of human evolution*, 55(6), 989-98.

Leca, J., Gunst, N., & Huffman, M. (2010). Principles and levels of laterality in unimanual and bimanual stone handling patterns by Japanese macaques. *Journal of human evolution*, 58(2), 155-65.

Leigh, S. R. (2004) Brain growth, life history, and cognition in primate and human evolution. *American Journal Primatol.* 62: 139-164.

- Lekagul, B. y McNeely, J.A. (1988) *Mammals of Thailand*. Bangkok: Darnsutha Press.
- Leuret F. y Gratiolet P. (1839) *Anatomie comparée du système nerveux considéré dans ses rapports avec l'intelligence*. Tome 2. Paris: JB. Baillière.
- Li J., Han K., Xing J., Kim H. S., Rogers J., Ryder O. A., Disotell T., Yue B., Batzer M. A. (2009) Phylogeny of the macaques (Cercopithecidae: *Macaca*) based on Alu elements. *Gene* (448): 242-249.
- Lohman, T., Roche, A. y Martorell, R. (Eds) (1991) *Anthropometric standardization reference manual*. Champaign IL: Human Kinetics Books.
- Lombroso de Ferrero, G. (1940) *Vida de Lombroso*, Vol. 1, México: Biblioteca Criminalia.
- López-Luján, A. y Ramírez, I. (1995). Estudio conductual de la competencia por la comida en macacos cola de muñón (*Macaca arctoides*). En Rodríguez Luna E., Cortés Ortiz, L. y Martínez-Contreras, J. (Eds). *Estudios primatológicos en México*, Vol. 1, (pp. 241-254). Veracruz: Biblioteca Universidad Veracruzana.
- Mac Grew, W. (1992) *Chimpanzees as models. Chimpanzee material culture for human evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mac Robbie, W. Moore, E. Graves, M. y Prince M. (2006) *MRI From picture to proton* (2a ed). Cambridge: Cambridge University Press.
- MacGrew WC, Marchant LF. (1997) On the other hand: current issues in and meta-analysis of the behavioral laterality of hand function in nonhuman primates. *Yearbook of Physical Anthropology*, 40:201-232.
- MacLean, P. (1990) *The Triune Brain in Evolution*. Plenum Press: New York.
- MacNeilage, P., Studdert-Kennedy, M., Lindblom, B. (1987). Primate handedness reconsidered. *Behav. Brain. Sci.* 10, 247–289.
- MacNeilage, F.P., Rogers, L. y Vallagortia, G. (2009). Left & Right Brain. *Scientific American*, July: 60-69.
- Malaivijitnond S. y Hamada Y. (2005). A New Record of Stump-tailed Macaques in Thailand and the Sympatry with Long-tailed Macaques. *The Natural History Journal of Chulalongkorn University*, 5(2): 93-96.
- Marchant, L. y McGrew, W. (1991). Laterality of function in apes: a meta-analysis of methods. *J. Hum. Evol.* 21, 425–438.
- Marques-Arias, A. Santillán Doherty A.M., Arenas-Rosas, R., Gasca, M., Muñoz-Delgado, J. Environmental enrichment for captive stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Journal of Medical Primatology*, 39, 1: 32-40.

- Marshall, L. y Magoun, H. (1998). Discoveries in the human brain. Neuroscience prehistory and brain function. New Jersey: Human Press Inc.
- Martin R. D. (1990). Primate origins and evolution. A phylogenetic reconstruction. London: Chapman and Hall.
- Martin R. D. (1996) Scaling of the mammalian brain: the maternal energy hypothesis. News in Psychological sciences, 11: 149-156.
- Mayr, E. (1992). Una larga controversia: Darwin y el darwinismo. Barcelona: Crítica.
- McCarley R., Wible CG, Frumin M, Hirayasu Y, Levitt JJ, Fischer IA, Shenton ME. (1999) MRI anatomy of schizophrenia. Biol Psychiatry, 45(9): 1099-119.
- Merlo, A., Albanese, A., Miño, J., Gómez, E., Saubidet, A., Mascitti, T., Ingrata, A. y Albanese, E. (2002) Cuerpo calloso en el plano mediano de imágenes de resonancia magnética: perímetro, superficie y forma en relación a edad y sexo. Rev. Chil. Anat., 20 (2), 131-138.
- Milton, K. (1980). The Foraging Strategy of Howler Monkeys: A Study in Primate Economics. New York: Columbia University Press.
- Mishkin, M. (1979.) Analogous neural models for tactual and visual learning. Neuropsychologia, 17: 139-151.
- Mitchell, T. N., Free, S. L., Merschhemke, M., Lemieux, L., Sisodiya, S. M., & Shorvon, S. D. (2003). Reliable callosal measurement: population normative data confirm sex-related differences. American Journal of Neuroradiology, 24(3), 410-418.
- Mittermeier, R. (1978). Locomotion and posture in *Ateles geoffroyi* and *Ateles paniscus*. Folia Primatologica, 30: 161–193.
- Mittermeier, R. Kinzey, W. G. & Mast, R. B. (1989). Neotropical primate conservation. Journal of Human Evolution, 18, 7:597-610.
- Moore, J. (1996). Savanna chimpanzees; referential models and the last common ancestor. En W. Mc Grew y L. Nishida. (Eds). Great ape societies (pp. 275-292) New York: Cambridge University Press.
- Muñoz-Delgado, J., Fuentes-Pardo, B., Baum, A., Lanzagorta, N., Arenas-Rosas, R., Santillán-Doherty, A. M., (2005). Presence of a circadian rhythm in the spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) motor activity. Biological Rhythm Research, 36(1), 115-122.
- Myers, R. E. (1955) Interocular transfer of pattern discrimination in cats following section of crossed optic fibers. J. Comp. Physiol. Psychol., 48.

Myers, R. E. and Sperry, R. W. (1958) Interhemispheric communication through the corpus callosum. Arch. Neurol. Psych. 80, 298-303.

Napier, J. (1985). The Natural History of the Primates. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press.

Newton-Fisher, N. E. (1999) Association by male chimpanzees: A social tactic? Behaviour 136: 705-730

Nieto, A., Nieto, D. y Pacheco P. (1976) Possible phylogenetical significance of the corpus callosum with special reference to the dolphin brain (*Stenella graffmani*) Acta Anat. 94, 397-402.

Nieto, D. y Nieto A. (1978) El problema cerebro-mente y el misterio de los delfines. México: Diana.

NORMA OFICIAL MEXICANA NOM-062-ZOO-1999, Especificaciones técnicas para la producción, cuidado y uso de los animales de laboratorio, SAGARPA, Gobierno Federal, México.

Ojeda Flores, R. (2006) Evaluación del metabolismo basal cerebral del mono verde africano (*Cercopithecus aethiops*) mediante fluor-2-deoxi-D-glucosamarcada con 18-fluor y tomografía por emisión de positrones. Tesis de Licenciatura (Médico Veterinario Zootecnista), Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia-Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Ordoñez Gómez, J. (2010). Identificación y descripción conductual y sonográfica de las vocalizaciones agonísticas emitidas por *Ateles geoffroyi*, en dos poblaciones con diferentes condiciones de cautiverio. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.

O'Keeffe R. y Kennethlifshitz A. (1985) Behavioral Profile for Stumptail Macaques (*Macaca arctoides*) Primates, 26(2): 143-160.

PACE (en prep) Programa de Acción para la Conservación de la Especies de Primates Mexicanos, Ciudad de México: SEMARNAT.

Pakkenberg, H. y Voigt, J. (1964). Brain weight of the Danes. Acta Anat. 56, 297-307

Pastor-Nieto, R. (2007) El efecto de la estacionalidad pluvial en la distribución geográfica de los primates neotropicales: avances y evidencias. En Platas, D y C. Serrando (Eds). Encuentros Humanos-Naturaleza-Primates (pp. 105-127). Ciudad de México: Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM-Asociación Mexicana de Primatología.

Paxinos, G., Huang, X., and Toga A. (2000). *The Rhesus Monkey Brain*. San Diego California: Academic Press.

Pilcher, D. y Hopkins, W. (2007). Cerebral volumetric asymmetries in non-human primates: A magnetic resonance imaging study. *Laterality*, 6(2), 165-179.

Platas, D. (2006) El uso de los modelos de primates para explicar la evolución de la organización social en la evolución humana. Una crítica epistemológica. Tesis de maestría. Instituto de Investigaciones Antropológicas-Facultad de Filosofía y Letras. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Platas, D., Montoya, B. y Muñoz-Delgado J. (2011). Consideraciones acerca de la evolución de la cultura. En Germán Gutierrez y Mauricio Papini (Eds). *Darwin y las ciencias del comportamiento*. Bogota, Colombia: Facultad de Ciencias Humanas, Universidad Nacional de Colombia.

Ponce de León, A. (2005). *Arqueología cognitiva presapiens*. México: Centro de estudios Filosóficos, políticos y sociales "Lombardo Toledano".

Ponce de León, A. (2007). Washburn y el programa de investigación en Paleoantropología. En Martínez Contreras, J y V. Arechiga (Eds.). *En busca de lo humano. Ciencia y filosofía* (pp. 25-43). México: Centro de estudios Filosóficos, políticos y sociales "Lombardo Toledano".

Quintero E., Manaut, E., Rodríguez, E., Gómez, C. y Los, D. (2003). Desarrollo diferencial del cuerpo calloso en relación con el hemisferio cerebral. *Revista Española de Neuropsicología*, 5, 1 49-64.

Radinsky LB (1979). *The fossil record of primate brain evolution* (49th James Arthur Lecture). New York: American Museum of Natural History.

Ramos-Fernández, G. (2008). Communication in spider monkeys: the function and mechanisms underlying the use of the whinny. En C. Campbell (Ed). *Spider monkeys: The biology, behavior and ecology of the genus Ateles*. Cambridge University Press pp. 220-235.

Rhine, R. J., & Hendy-Neely, H. (1978). Social development of stump-tail macaques (*Macaca arctoides*): Synchrony of changes in mother-infant interactions and individual behaviors during the first 60 days of life. *Primates*, 19(4), 681-692.

Rilling, J. (2008). Neuroscientific Approaches and Applications within Anthropology. *Yearbook of Physical Anthropology*, 51:2–32.

Rilling, J. e Insel, T. (1999). Differential expansion of neural projection systems in primate brain evolution. *Neuro Report*, 10, 1453-1459.

Rodríguez-González A.O. (2004). Principles of magnetic resonance Imaging. *Revista Mexicana de Física*, 50 (3) 272–286.

Rosenberger A. y Strier K. (1989) Adaptive radiation of ateline primates. *Journal of Human Evolution*, 18: 717-750

Rosenberger, A. L. (1983). Tale of tails: parallelism and prehensibility. *American Journal of P. Anthropol.*, 60, 103-107.

Rosenberger, A. L. (1984). Fossil New World monkeys dispute the molecular clock. *Journal of Human Evolution*, 13, 737.

Ross, C. (1991) Life history patterns of New World monkey. *International Journal of Primatology*, 12, 481-502.

Rosset, A., Spadola, L., & Ratib, O. (2004). OsiriX: an open-source software for navigating in multidimensional DICOM images. *Journal of digital imaging. The official journal of the Society for Computer Applications in Radiology*, 17(3), 205-16.

Rowe, N. (1996). *The Pictorial Guide to Living Primates*. New York: Pongonias Press, East Hampton.

Ruff C.B., Triankus, E. y Holliday, T. (1997) Body mass and encephalization in Pleistocene Homo. *Nature*, 387 (6629): 173-176.

Sagan, C. (1984). *El cerebro de Broca. Reflexiones sobre el apasionante mundo de la ciencia*. México: Grijalbo.

Saleem K.S. y Logothetis N.K (2007) *A combined MRI and histology atlas of the Rhesus monkey brain*, San Diego California: Elsevier.

Sánchez-Ferrer, J. (2011) *Cronobiología del ritmo de reposo-actividad y de las conductas del mono araña *Ateles geoffroyi* en condiciones de semilibertad: un encierro electrificado*. Tesis de maestría. Instituto de Neuroetología. Xalapa, Veracruz: Universidad Veracruzana.

Sánchez M., Hearn E., Do D., Rilling J. y Herndon J. (1998) Differential rearing affects corpus callosum size and cognitive function of rhesus monkeys. *Brain Research*, 812, 38–49.

Sánchez, R. y Aragüez A. (1993) Bases biológicas de la asimetría cerebral. *Rev. de Psicol. Gral y Aplic.*, 6, 1: 33-43.

Santillan-Doherty, A. (2004). *La dimension del temperamento búsqueda de la novedad en dos especies de primates: Macaca artoides y Ateles geoffroyi*. Tesis de doctorado. Facultad de Psicología. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Schoenemann, T., Gee, J., Avants, B., Holloway, R., Monge, J., and Jason Lewis (2007) Validation of Plaster Endocast Morphology Through 3D CT Image Analysis *American Journal of Physical Anthropology* 132:183–192

Seltzer B. y Pandya D.N. (1983) The Distribution of Posterior Parietal Fibers in the Corpus Callosum of the Rhesus Monkey. *Experimental Brain Research*, 49:147-150.

Semendeferi K, Damasio H. y Van Hoesen G. (1994) Evolution of the frontal lobes: an MRI study on apes and humans. *Society for Neuroscience*, 20:1415.

Semendeferi K. y Damasio H. (1997) Comparison of sulcal patterns in the living brain of the great apes. *Society for Neuroscience*, 23:1308.

Semendeferi, K. (2001). Advances in the study of hominid brain evolution: magnetic resonance imaging (MRI) and 3-D reconstruction. En D Falk & Gibson (Eds), *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex* (pp. 257-289) Cambridge: Cambridge University Press.

Serio-Silva, J., Rico-Gray, V. y Ramos-Fernández, G. (2005) Mapping primate populations in the Yucatan Peninsula, Mexico: A first assessment. En A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka, y L. Luecke (Eds) *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: Distribution, ecology, behavior, and conservation* (pp. 489-511). New York: Springer.

Serra-Grabulosa, J. M., Salgado-Pineda, P., Massana, G., Sánchez-Turet, M., & Rm, M. (2003). Técnicas morfométricas para el análisis de estructuras cerebrales de imágenes de resonancia magnética : aplicaciones en psiquiatría. *Psiqu Biol*, 10(1), 17-24.

Seyfarth, R. y Cheyney D. (1990) How monkeys see the world. Inside the mind of another species. Chicago & London: University of Chicago Press.

Sherwood, C., Cranfield, M., Mehlman, P., Lilly, A., Garbe, J., Whittier, C., Nutter, F., Rein, T., Bruner, R., Holloway, R., Tang, C., Naidich, T., Delman, B., Steklis, D., Erwin, J., Patrick, R. (2004) Brain Structure Variation in Great Apes, With Attention to the Mountain Gorilla (*Gorilla beringei beringei*). *American Journal of Primatology* 63:149–164

Smuts, B., Cheney, D., Seyfarth, R., Wrangham, R. y Struhsaker, T. (1987) *Primate Societies*. Chicago: The University of Chicago Press.

Snider, R. y Lee, J. (1961). A stereotaxic atlas of the monkey brain: *Macaca mulatta*. Chicago: University of Chicago Press.

Solodkin, A., Hlustik, P., Noll, D. C., & Small, S. L. (2001). Lateralization of motor circuits and handedness during finger movements. *European journal of neurology*, 8: 425-434.

Sperry, R. (1984). Consciousness, personal identity and the divided brain. *Neuropsychologia*, 22(6), 661-673.

Sperry, R. W., Gazzaniga, M. S. & Bogen, J. E. (1969) Interhemispheric relationships: the neocortical commissures; syndromes of hemisphere disconnection. In: P. J. Vinken & G. W. Bruyn (Eds.), *Handbook of Clinical Neurology*. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 4, 177-184.

Stanford, C.B., J. Wallis, E. Mpongo y J. Goodall (1994) Hunting decisions in wild chimpanzees, *Behaviour*, (131): 2-20.

Stephan, H., Frahm, H., y Baron G. (1987) Comparison of brain structure volumes in insectivora and primates. VII. Amygdaloid components. *Journal für Hirnforschung*, 23, 571-584.

Strum, S. & Mitchell, W (1987) Baboon Models and Muddles. En Warren G. Kinzey (ed). *The evolution of Human Behavior: Primate Models* (pp. 87-104). New York: State University of New York Press.

Sullivan, E., Pfefferbaum, A., Adalsteinsson, E., Swan, G., y Carmelli, D. (2002). Differential rates of regional brain change in callosal and ventricular size: a 4-year longitudinal MRI study of elderly men. *Cerebral cortex*, 12(4), 438-45.

Sussman, R. (1987) Pygmy chimpanzees and common chimpanzees: models of behavioral ecology of the earliest hominids. En Warren G. Kinzey (ed). *The evolution of Human Behavior: Primate Models* (pp. 72-86). New York: State University of New York Press.

Swadlow, H., Waxman S. y Geschwind N. (1980) Small-diameter nonmyelinated axons in the primate corpus callosum. *Arch Neurol*. 37(2): 114-5.

Tanner, N. (1987) The Chimpanzee Model Revised and the Gathering Hypothesis. En Warren G. Kinzey (ed). *The evolution of Human Behavior: Primate Models* (pp. 3-27). New York: State University of New York Press.

Tejal, M., Free, S., Merschhemke, M., Lemieux, L., Sisodiya, S. & Shorvon, S. (2003). Reliable callosal measurement: population normative data confirm sex-related differences. *American journal of neuroradiology*, 24(3), 410-418.

Tooby, John e Irvén DeVore (1987) The reconstruction of Hominid Behavioral Evolution Through Strategic Modeling. En Warren G. Kinzey (Ed). *The evolution of Human Behavior: Primate Models* (183-237). New York: State University of New York Press.

Tosi, A., Morales, J. y Melnick, D. (2003) Paternal, maternal, and biparental molecular markers provide unique windows onto the evolutionary history of macaque monkeys. *Evolution*, 57, 1419–1435.

Trivers, R. L. (1985) *Social evolution*, Menlo Park: Benjamin Cummings.



Tubino, M. (2004). Plasticidad y evolución: Papel de las interacciones cerebro entorno. *Divergencias Revista de Estudios Lingüísticos y literarios*, (2)1, 43-59.

Van Kooij, B., VAN Handel, M., Uiterwaal, C., Groenendaal, F., Nieveelstein, R., Rademaker, K.(2008). Corpus callosum size in relation to motor performance in 9- to 10-year-old children with neonatal encephalopathy. *Pediatric research*, 63(1), 103-108.

Van Roosmalen, M. G. M., and Klein, L. L. (1988). The spider monkeys, Genus *Ateles*. En Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A., y Fonseca, G. A. B. (Eds.), *Ecology and behavior of Neotropical primates*, WWF: Washington, DC.

Van Roosmalen, M. G. M., and Klein, L. L. (1988). The spider monkeys, Genus *Ateles*. En Mittermeier, R. A., Rylands, A. B., Coimbra-Filho, A., y Fonseca, G. A. B. (Eds.), *Ecology and behavior of Neotropical primates*, WWF: Washington, DC.

Van Schaik, C. (1982). Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour*, 87, 120-144.

Vera, JL. (2007). Mente, primates y evolución humana. En Martínez Contreras, J y V. Arechiga (Eds.). *En busca de lo humano. Ciencia y filosofía* (pp. 53-66). México: Centro de estudios Filosóficos, políticos y sociales "Lombardo Toledano".

Von Bonin, G. (1963). *The evolution of human brain*. Chicago: University of Chicago Press.

Wallace, R. (2008) Factors influencing spider monkey habitat use and ranging patterns. En C. Campbell y A. Fuentes, K. Mac Kinnon, M. Panger y S. Barder (Eds). *Primates in perspective* (pp. 138-154). New York: Oxford University Press.

Wakana, S., Jiang, H., van Zijl, P. y Mori, S (2004) Fiber tract-based Atlas of Human White Matter Anatomy. *Radiology*, 230: 77-87.

Wainwright, M. (2002). *The Natural History of Costa Rican Mammals*. (pp.146-149) Zona Tropical S. A. Miami, Florida.

Washburn, S. (1951). *The Analysis of Primate Evolution with Particular Reference to the Origin of Man*. En Shirley Strum, Donald Lindburg y David Hamburg (Eds.). *The New Physical Anthropology Science Humanism, and Critical Reflection [1999]*, (pp. 7-17). *Advances in Human Evolution Series*, New Jersey: Prentice Hall.

Watts, E. y Rico-Gray, V. (1987), *Los primates de la península de Yucatán, México: Estudio preliminar sobre su distribución actual y estado de conservación*. *Biótica*, 12:57–66.

Witelson, S. (1985) The brain connection: The corpus callosum is larger in left-handers. *Science*, 229: 665-668.

Wrangham, R. (1975). The behavioral ecology of chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania, PhD dissertation, University of Cambridge.

Wrangham, R. (1980) An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour*, (75): 262-300.

Youlatos, D. (2002). Positional Behavior of Black Spider Monkeys (*Ateles paniscus*) in French Guiana. *International Journal of primatology*, 23(5): 1071-1093.