



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Estado del arte sobre el sistema nervioso del pulpo desde la perspectiva de la morfología humana

Jaime Alfonso Beltrán Guerra

**Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Medicina
Departamento de Morfología
Maestría en Morfología Humana
Bogotá, D.C.
2011**

Estado del arte sobre el sistema nervioso del pulpo desde la perspectiva de la morfología humana

Jaime Alfonso Beltrán Guerra

Código:598914

**Trabajo final de Maestría para optar al Título de
Magíster en Morfología Humana**

Director:

Dr. Luis Enrique Caro Henao

Profesor Titular Universidad Nacional de Colombia

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Medicina

Departamento de Morfología

Maestría en Morfología Humana

Bogotá, D.C.

2011

A mi esposa Jeannette y a mis hijos Camila y David.

Por ser la inspiración y la luz de mi vida.

Agradecimientos

Agradezco la orientación y el apoyo del Director del trabajo de grado, Doctor Luis Enrique Caro Henao; Al Doctor Carlos Arturo Florido Caicedo, quien asesoró la parte metodológica y de estilo del trabajo.

Agradezco también a los profesores y compañeros de la Maestría de Morfología Humana. Es importante reconocer el apoyo financiero e institucional de La Universidad Nacional de Colombia, sin duda mi segundo hogar.

Resumen

El sistema nervioso del pulpo es de interés para la anatomía comparada y evolutiva, por sobresalir ante los demás grupos de invertebrados por capacidad de aprendizaje y adaptación a ambientes cambiante.

En este documento se recopiló las publicaciones sobre el tema de las dos últimas décadas a nivel internacional, además de un análisis comparativo entre el cerebro del pulpo y el cerebro de los mamíferos desde la perspectiva de la morfología humana. Cabe destacar de los hallazgos, la sorprendente conservación evolutiva de los neurotransmisores y los patrones de organización neural.

De otra parte, la similitud en la organización funcional entre el cerebro del pulpo y el humano, a pesar de la evidente diferencia morfológica, recordando claro está, que hay una divergencia evolutiva de cerca de 500 millones de años.

Palabras claves: Pulpo, cerebro, nervioso, comportamiento, evolución, aprendizaje, sistema

Abstract

The nervous system of the octopus is of interest for the compared and evolutionary anatomy, for stands out before other groups of invertebrates for capacity of learning and adaptation to environment.

This document is a compiled of publications on the topic of last two decades at the international level, in addition to a comparative analysis between the brain of the octopus and the brain of the mammals from the perspective of the human morphology. It is necessary to stand out of the finds, the striking evolutionary conservation of neurotransmitters and neural organizational patterns.

Of another part, the similarity in functional organization between the brain of the octopus and the human, despite the obvious morphologic difference, remembering of course that there is an evolutionary difference of about 500 million years.

Key words: Octopus, brain, nervous, behavior, evolution, learning, system

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Lista de Figuras	XIII
Lista de cuadros	XIV
Introducción	1
1 Planteamiento del problema	3
1.1 Formulación del problema	3
1.2 Objetivos	3
1.2.1 Objetivo general	3
1.2.2 Objetivos específicos	3
2 Justificación	5
3. Referente conceptual	7
3.1 Anatomía comparada	7
3.2 Filogenia	7
3.3 Taxonomía del pulpo	7
3.4 El cerebro del pulpo	7
4 Diseño metodológico	13
4.1 Recursos	14
4.2 Cronograma	15
5. Resultados	16
5.1 Revisión sistemática	16
5.2 Grupos de investigación	17
6. Discusión	20
6.1 La taxonomía del pulpo	20
6.2 Anatomía general del pulpo	21
6.3 La evolución de los moluscos	24

6.4	Anatomía del cerebro del pulpo	27
6.4.1	Anatomía comparada del cerebro	28
6.5	Neuroanatomía funcional	35
6.5.1	anatomía comparada funcional	36
6.6	Neurohistología del cerebro del pulpo	38
6.6.1	Neurohistología comparada	39
6.7	Anatomía del sistema nervioso periférico	40
6.7.1	Anatomía comparada del sistema nervioso periférico	42
6.8	Neurotransmisores y neuroquímica del cerebro del Pulpo	45
6.8.1	Péptidos	45
6.8.2	Neurotransmisores no peptídicos	46
6.8.3	Anatomía comparada y los neurotransmisores	47
6.9	Funciones neuroendocrinas	47
6.9.1	Anatomía comparada de la función neuroendocrina	48
6.10	Neuroanatomía del aprendizaje en el pulpo	48
6.10.1	Anatomía comparada del aprendizaje	50
6.11	El comportamiento del pulpo	52
6.11.1	Anatomía comparada de la conducta	53
	CONCLUSIONES	55
	BIBLIOGRAFIA	60

Lista de figuras

	Pág.
Figura 6.1 Aspecto externo del pulpo.	23
Figura 6.2 Configuración interna del pulpo.	24
Figura 6.3 Configuración externa del cerebro del pulpo.	30
Figura 6.4 Cerebro del pulpo, corte frontal.	31
Figura 6.5 Cerebro de pulpo, corte sagital.	32
Figura 6.6 Esquema de las vías funcionales del cerebro del pulpo	36
Figura 6.7 Convergencia de la información sensitiva en los lóbulos frontal, vertical y pedal del cerebro del pulpo	37
Figura 6.8 Esquema del sistema nervioso periférico del pulpo, vista anterior	44

Lista de cuadros

	Pág.
Cuadro 5.1 Tabla de resultados por palabras claves.	18
Cuadro 5.2 Tabla de resultados por años.	18
Cuadro 5.3 Nombre de publicaciones más citadas en la revisión.	19
Cuadro 6.1 Comparativo de los sistemas nerviosos de los principales filos	33
Cuadro 6.2 Tabla comparativa del sistema nervioso central, encéfalo de los principales grupos de vertebrados.	34

Introducción

El espectro de los términos como inteligencia y aprendizaje ha cambiado significativamente durante los últimos cien años. En principio se considero que eran atributos exclusivos de la especie humana pero progresivamente se fueron reconociendo como términos validos al estudiar primero a los primates y luego a todos los mamíferos. Finalmente, estuvo claro que todos los vertebrados los poseían y que se relacionaban particularmente con el encéfalo del vertebrado y en particular con su cerebro. Posibilitando describir un continuo evolutivo, donde sin duda, inteligencia y aprendizaje destacaban pero no eran propios sólo del contexto humano.

Sin embargo al mirar fuera de esta vecindad evolutiva, los otros grupos animales, agrupados con el término de invertebrados, exhibían sistemas nerviosos en general menos complejos, pero igualmente retados por el ambiente para generar respuestas comportamentales. Estas respuestas en algunos grupos son increíblemente complejas y se ha llegado hablar por ejemplo de la inteligencia de colmena en las abejas.

En ese contexto el interés se dirige hacia el pulpo, que exhibe una cefalización y centralización de su sistema nervioso. Que además se acompaña de un comportamiento curioso, exploratorio, capaz de ser entrenado por su habilidad para la observación y el aprendizaje, que interactúa con sus cuidadores humanos en los laboratorios. Todas estas cualidades han ameritado investigación científica para comprender sus sistemas nerviosos y relacionarlos con los de los otros grupos animales. Los hallazgos pueden revelar claves acerca de la evolución y organización del sistema nervioso en general y también el de nuestra especie.

Este trabajo revisa las publicaciones relacionadas con el sistema nervioso del pulpo en las dos últimas décadas, y compara el conocimiento con el cerebro del vertebrado y particularmente el humano desde la perspectiva de la morfología humana. Para llevar

esto a cabo, se presentan en los primeros capítulos la metodología general y los resultados de la revisión sistemática; en el capítulo seis se realiza la sinopsis del conocimiento y se compara con la organización general del cerebro vertebrado y del humano cuando es el caso.

En la sinopsis se abordan diferentes tópicos, como la organización general del pulpo y su evolución. Luego se revisan la organización del cerebro del pulpo desde los puntos de vista macroscópico, microscópico, de sus neurotransmisores y funcional, con particular énfasis en la neuroanatomía del aprendizaje. Finalmente se abordan sus conexiones periféricas, neuroendocrinas y su manifestación en el comportamiento.

1. Planteamiento del problema

1.1 Formulación del problema

¿Cuál es el estado del arte que se encuentra, en la literatura indexada nacional e internacional, sobre la temática del sistema nervioso central en los moluscos, específicamente los pulpos, durante el período comprendido entre 1990 y 2010

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo General

Llevar a cabo una revisión de la literatura nacional e internacional indexada (estado del arte), con el propósito de analizar y examinar el conocimiento desarrollado en la temática el sistema nervioso central de los moluscos, específicamente los pulpos, durante el período comprendido entre 1990 y 2010.

1.2.2 Objetivos Específicos

- Revisar sistemáticamente la literatura indexada nacional e internacional, durante el periodo comprendido entre 1990 y 2010, seleccionándolos por calidad de información, características de las publicaciones y palabras claves, en los libros, las revistas impresas y en red electrónica.

- Analizar la información recolectada, desde la perspectiva de la morfología humana.

2. Justificación

En los últimos años ha aparecido un renovado interés por el fenómeno de la inteligencia animal, es decir, la capacidad de enfrentar situaciones cambiantes con conductas no estereotipadas, adaptadas a cada circunstancia. Dentro del grupo de los invertebrados es sorprendente el comportamiento del grupo de los pulpos, ya que parecen enfrentar problemas similares a los propuestos y diseñado para los mamíferos en los laboratorios (Hochner, Shorath, Fiorito 2003).

Sin duda, una de las líneas de interés consiste en comprender la morfología de su sistema nervioso y compararla con la de los mamíferos, dado que existe una gran distancia evolutiva que hace pensar en características de evolución convergente, a partir de las cuales, podrían desprenderse nuevos puntos de vista acerca del sistema nervioso del pulpo y del humano.

El proyecto cobra especial interés por tener entre sus objetivos la revisión de un estado del arte sobre el sistema nervioso central en los pulpos, aplicando la investigación documental como metodología principal a través de la técnica de revisión sistemática de documentos indexados y con la aplicación de un análisis hermenéutico, lograr establecer el hilo conductor entre las similitudes y las diferencias entre las especies (pulpo-humano), reto principal de esta investigación.

El proyecto constituye una oportunidad para plantear frente a la comunidad académica la necesidad de estudiar la anatomía comparada como una ventana para comprender las estructuras y mecanismos básicos y comunes en el proceso evolutivo de la vida en el planeta, y de esta manera ampliar el horizonte de la Morfología Humana.

3. Referente conceptual

3.1 Anatomía Comparada

Georges Cuvier (1769-1832), naturalista francés considerado el padre de la anatomía comparada, aportó el concepto de las unidades funcionales en el cual, estructura y función iban unidas indefectiblemente. Cómo un organismo era la suma de unidades funcionales con diferentes relaciones de subordinación. Planteó una visión mecanicista de los seres vivos. Cuvier explicaba las similitudes entre las diferentes especies, como el determinismo inducido en la forma por la función. Este científico nunca apoyó la explicación evolucionista de estas similitudes.

De otra parte, Richard Owen (1804-1892), anatomista inglés, afrontó el problema de las semejanzas entre las especies a partir del concepto del arquetipo. Para Owen, el concepto de arquetipo representaba el patrón básico sobre el cual se establecía el diseño de todos los grandes grupos animales. Sin embargo, el arquetipo no tenía ninguna connotación de evolución

La teoría evolutiva enunciada por Charles Darwin (1809-1882), naturalista inglés, le dio una nueva significación a las similitudes y diferencias entre las especies. Cada rasgo de una especie era la evidencia de su historia evolutiva que le ligaba con las especies que le antecedieron y así mismo, le distanciaba de especies que habían tomado caminos paralelos. Las especies vivientes establecían de manera categórica una relación con las ya extintas, evidenciadas a través de sus fósiles (Kardong 2007).

El estudio de la estructura desde la mirada evolutiva constituye la morfología evolutiva. Esta disciplina aportó nuevos conceptos para la comparación de las especies. Por ejemplo: el término homología se refiere a una característica similar entre dos o más especies que es compartida dado el origen evolutivo común entre ellas. La estructura de

la columna vertebral en el filo de los vertebrados, es una muestra del concepto de homología; por el contrario, el concepto de analogía señala un carácter similar pero que no posee un nexo evolutivo, es decir, se desarrollaron independientemente, fenómeno denominado como convergencia evolutiva. Un ejemplo de analogía es el observado entre las alas de los insectos y las alas de las aves. La homoplasia es un concepto evolutivo algo impreciso, que señala una semejanza superficial con una significación evolutiva por establecer, como las patas palmípedas de ranas y pingüinos (Kardong 2007).

3.2 Filogenia

La filogenia es definida como el curso de la evolución de las especies. Siendo un proceso complejo y milenario, suele representarse gráficamente a través de los dendrogramas. El dendrograma ideal busca demostrar las relaciones entre diferentes grupos de especies en relación a antecesores comunes, desarrollos evolutivos paralelos, divergentes e incluso, destinos de extinción.

Frente a la taxonomía tradicional, que consiste en un sistema de clasificación de las entidades biológicas por sus características morfológicas, se ha desarrollado el sistema filogenético. El sistema filogenético se basa en los linajes evolutivos, donde, un grupo de especies descendiente de un grupo ancestral recibe el nombre de clado y la organización de la clasificación por la secuencia histórica evolutiva se denomina cladística (Futuyma 2009).

La mayoría de los filos animales aparecieron en el precámbrico o a inicios del cámbrico, a partir de los protistas coanoflagelados, los cuales son flagelados coloniales, hace 1200 millones de años. Los primeros filos de los metazoos (animales pluricelulares) fueron los poríferos o esponjas hace 580 millones de años seguidos por los cnidarios y los ctenóforos que comprenden los corales y las medusas. Luego surgió la organización bilateral que conlleva la aparición de un sistema nervioso cefálico; de allí se diferenciaron dos grandes grupos evolutivos: los protóstomos, en los cuales el blastoporo se convierte en la boca, y los deutereostomos en los cuales el blastoporo se convierte en el ano y la boca aparece secundariamente.

En el grupo de los protóstomos aparecen los platelmintos (gusanos aplanados), los nemertinos, los sipunculidos y los equiúridos (reconocidos como gusanos del mar), los moluscos, grupo de interés, pues a él pertenecen los pulpos. Aparecen también los anélidos y artrópodos representados por las lombrices y los insectos. Así como otro gran grupo llamado cicloneuralio o nematelmintos, caracterizado por poseer un cerebro anular, anterior a la faringe. Con base en el análisis del ADN ribosomal 18S los protostomos se han separado en dos grupos: los lofotrocozoos que agrupa los nemertinos, los sipunculidos, los equiuridos, los anélidos y los moluscos; el otro grupo, los eccidozoos que comprende a los artrópodos y los nematodos que sufren muda (Brusca, Brusca 2005).

Por otra parte, los deuteróstomos generan a los ioforados y los equinodermos (erizos de mar), los cuales presentan evidencias que sugieren ser el origen del grupo de los cordados, al cual pertenecen todos los vertebrados incluyendo el hombre (Kardong 2007).

De este brevísimo repaso, es claro que entre el filo de los moluscos y los vertebrados, no hay una relación evolutiva cercana y sus antecesores comunes podrían remitirse a protóstomos primitivos de unos 500 millones, de años de antigüedad (Futuyma 2009). Por consiguiente las semejanzas morfológicas, a la luz de los conocimientos actuales deben interpretarse como analogías, producto de la convergencia evolutiva (Hochner, Shomrat, Fiorito 2003).

3.3 Taxonomía del Pulpo

Los pulpos pertenecen al filo de los moluscos protóstomos, caracterizados por: tener un celoma, (cavidad del cuerpo reducida), un sistema circulatorio abierto y la capacidad de la cubierta corporal llamada manto para producir una concha. Dentro de los moluscos, se encuentra en la clase de los cefalópodos, caracterizados por una llamativa cefalización, acompañada por la gran fusión de los ganglios formando un cerebro, la generación de múltiples brazos y tentáculos y comprende los nautilus, pulpos, calamares y sepias. Originados en el precámbrico, los moluscos evolucionaron en la línea de los cefalópodos más recientemente en el devónico (Brusca, Brusca 2005).

3.4 El cerebro del pulpo

El sistema nervioso de los cefalópodos se caracteriza por la fusión de ganglios llamados cerebroideos y pleurales que se han unido para formar un cerebro. A partir de él se origina la inervación de estructuras cefálicas para la retina, los estatocistos y la superficie de la cabeza. Así como, de los ganglios bucales, los cuáles controlan la boca y la radula. Desde este cerebro parte la inervación de los tentáculos, de gran precisión motora. De otra parte, los órganos de los sentidos son llamativos por los ojos, morfológicamente muy parecido a los de los vertebrados, que muestran capacidad de discriminación de tamaño, forma, orientación y color (Brusca, Brusca 2005).

El pulpo ha presentado una significativa encefalización, de tal manera que tiene pocas similitudes con el de otros grupos de moluscos. El tamaño del cerebro es mayor que el de los peces y reptiles, pero menor que el de las aves y los mamíferos, con una gran celularidad con cerca de 500 millones de células (Hochner, Shomrat, Fiorito 2003).

El sistema nervioso del pulpo consta de dos lóbulos situados fuera de la capsula cerebral denominados lóbulos ópticos, así como, el sistema de los tentáculos. El elemento dentro de la cápsula, el cerebro central está rodeado por su cubierta la cápsula cartilaginosa y situado alrededor del esófago. El sistema de los tentáculos consta de cerca de 330 millones de neuronas y funciona automáticamente con movimientos coordinados estereoscópicamente.

Los lóbulos ópticos contienen alrededor de 160 millones de neuronas. El cerebro central consta de 40 millones de neuronas. El cerebro central está conformado por múltiples lóbulos y se piensa que fue producto de la fusión del sistema ganglionar que se aprecia en otros moluscos (Hochner, Shomrat, Fiorito 2003).

Desde el punto de vista de la histología, es llamativa la configuración de un neuropilo central y la disposición de cuerpos neuronales periféricos; en el lóbulo óptico se aprecia una corteza de 3 capas descritas como similares a las capas de la retina.

El llamado lóbulo pedúncular presenta una disposición neuronal similar al de las folias de los cerebelos de los vertebrados y recibe aferencias visuales y del equilibrio; además parece tener efectos en la función motora, similares a los del cerebelo.

El vertical es el principal lóbulo del cerebro central; es semejante al hipocampo y participa en el aprendizaje y la memoria. El lóbulo vertical está relacionado con la memoria y el aprendizaje de largo plazo; no parece estar relacionado con funciones motoras, pero al ser removido; el pulpo parece no aprender con estímulos condicionantes negativos (descargas eléctricas) y se inhabilita la posibilidad de aprender al observar a otros pulpos cumplir con las tareas. Puede presentar giros cilíndricos como en *Octopus vulgaris*.

El lóbulo vertical está compuesto de dos tipos de neuronas monopolares: las neuronas amacrinas cerca de 8 millones, y las de neuronas grandes, 65.000; y recibe cerca de 1.8 millones de axones del lóbulo medio superior que se relaciona con la integración de la información sensitiva. También recibe aferencias de los lóbulos frontal inferior y subfrontal. Debe recordarse que tiene semejanzas en la organización sináptica con el hipocampo de los vertebrados (Hochner, Shomrat, Fiorito 2003).

4. Diseño metodológico

Esta investigación se desarrollará desde el paradigma de la *investigación documental* como parte esencial de un proceso de investigación científica, la cual se constituye en una estrategia donde se observa y reflexiona sistemáticamente sobre realidades, usando para ello diferentes tipos de documentos. Indaga, interpreta y presenta datos e informaciones sobre un tema determinado de cualquier ciencia, utilizando una metódica de análisis, teniendo como finalidad obtener resultados que pudiesen ser base para el desarrollo de la creación científica.

El carácter de este estudio es *cuanti-cualitativo*, porque se evidencian información estadística e interpretación de la información recolectada desde la perspectiva de la morfología humana.

La técnica a utilizarse para la consulta del tema: sistema nervioso de los moluscos, específicamente el pulpo, será la denominada *revisión sistemática*, porque requiere seguir un alto proceso ordenado y lógico de la búsqueda y se realizará básicamente en fuentes impresas (revistas indexadas) o/y en fuentes electrónicas (revistas digitales). Esta búsqueda partirá del problema planteado y su resultado final será la validez científica de la información recolectada.

El universo que se consultará para la realización del estado del arte sobre la temática que interesa a esta investigación (sistema nervioso del pulpo), es la relacionada con literatura indexada nacional e internacional, en los idiomas inglés y español, durante el período comprendido entre 1990 al 2010. Es importante aclarar aquí que se incluirán publicaciones relevantes o clásicas acerca del tema con fechas anteriores.

Los instrumentos a usar para la recolección de los datos partirán del diseño de:

- a. Plantilla para el registro de la literatura consultada.

- b. Matriz de criterio de palabras claves, de acuerdo al idioma: inglés y español.
- c. Matriz de términos de búsqueda.
- d. Matriz de términos relacionados.

En cuanto al procedimiento para la recolección de datos, se seguirá la metodología de la investigación documental, sus fases son:

La primera fase, la heurística, la cual consiste en la búsqueda y recopilación de las fuentes de información; y como segunda fase, la hermenéutica cuyo proceso principal e importante es la lectura, análisis, interpretación y clasificación de la información recolectada de acuerdo con su importancia dentro del trabajo investigativo. A partir de allí se seleccionarán los puntos fundamentales para sistematizarla en una matriz de contenido

4.1 Recursos

MATERIALES	INSTITUCIONALES	FINANCIEROS
Bases de datos suscritas por la Universidad Nacional de Colombia.		Recursos propios.
Bases de datos de las redes asociadas a la red de educación superior.		
Recursos bibliográficos sistema de bibliotecas Universidad nacional de Colombia		
Recursos bibliográficos disponibles en Internet		

4.2 Cronograma

Meses	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre
Actividad										
Definición de términos de búsqueda	X									
Consulta en red	X	X	X	X	X					
Consulta en revistas	X	X	X	X	X					
Levantamiento de la ficha técnica de datos	X	X	X	X	X					
Análisis información				X	X	X	X			
Preparación texto presentación final								X	X	X

5. Resultados

5.1 Revisión sistemática

Se realizó la revisión sistemática acerca del tema del sistema nervioso del pulpo.

Las entradas que se utilizaron para la búsqueda fueron: octopus brain, octopus eye, octopus behavior, octopus nervous system, octopus learning, octopus Young. Estas entradas fueron utilizadas en la búsqueda de información dentro de los rangos 1990 al 2010.

Las bases de datos consultadas fueron las disponibles en SINAB; de sus componentes la mayor cantidad de resultados positivos fue en la de Scientific Direct. Se consultó adicionalmente en Pubmed con un numero muy bajo (cerca de 8) coincidentes con los encontrados en otras bases. Algunas fuentes como Annual Reviews no encontraron ninguna entrada. Se consultarón cada cuatro semanas durante el período de búsqueda de información.

Se consultó en Nature com. obteniendo un número muy bajo de citaciones. Cerca de 18 citas en la entrada de Brain Octopus y ninguna cita para las otras entradas.

El primer hallazgo llamativo es que en el lapso de revisión había relativas pocas entradas para el tema en cuestión. Muchos hacían referencia a trabajos y autores clásicos que se publicaron en anteriores décadas desde 1950; por tal razón y haciendo uso de lo planeado en la metodología, se incluyeron estos artículos clásicos en la búsqueda.

Se inicio la búsqueda en Google en donde se encontraron artículos ya localizados, y se pudieron localizar seis artículos clásicos. Los autores en estas búsquedas fueron Boycott y Young.

El artículo más referenciado, en cerca de cinco fuentes diferentes fue el de:

Hochner B, Shomrat T, Fiorito G. The octopus: A model for a comparative analysis of the evolution of learning and memory mechanisms. Biol. Bull. 210: 308-317.

Los autores más citados fueron: Young, Boycott; Matter, Hochner y Fiorito. (Ver cuadros 1, 2 y 3).

CUADRO 5. 1. Tabla de resultados por palabras claves

PALABRAS CLAVE	NUMERO DE CITAS	AUTORES MAS CITADOS
OCTOPUS BRAIN	12	Fiorito G. (5) Hochner B (5) Boycott (2) Saidel (2) Shomrat (2)
OCTOPUS BEHAVIOR	9	Mather J A (4) Andersor C (2)
OCTOPUS NERVOUS SYSTEM	9	Di Cristo C(3) Di Cosmo A (3) Messenger J B (2) Iwakoshi-Ukena E (2) Ukena K(2) Minakata H (3) Kanda A (2) Takuwa-Kuroda K(2) Tsutsui K (2)
OCTOPUS LEARNING	4	Boycott (2)
OCTOPUS YOUNG	3	Young (3)
OCTOPUS EYE	1	Atsushi O(1) Kazulo I (1) Gabori T(1)
OCTOPUS EVOLUTION	3	Lee P (1) Callaerts P (1) Bengtson S(1) Crook R (1)

CUADRO 5. 2. Tabla de resultados por años

AÑOS	NÚMERO DE CITAS
2006-2010	20
2004-2005	10
1996-2000	0
1990-1995	3
1959-1989	7

CUADRO 5.3 Nombre de publicaciones más citadas en la revisión

NOMBRE PUBLICACIÓN	NÚMERO DE CITACIONES
CURRENT BIOLOGY	3
JOURNAL COMPARATIVE NEUROLOGY	2
NATURE	2
SCIENTIFIC AMERICAN	2
PEPTIDES	2
PROCEEDINGS OF ROYAL SOCIETY SERIES B	2
SCIENCE	2

5.2 Grupos de investigación

La investigación del sistema nervioso de los pulpos fue iniciada por pioneros como J.S. Young quien realizó la descripción morfológica, y otros como Boycott interesados más en el área de la neurofunción. Wells interesado en la neuroendocrinología.

En el momento hay varios grupos dedicados al estudio del pulpo y al desarrollo de técnicas cada vez más funcionales para auscultar la fisiología del cerebro de estos intrigantes animales.

El grupo líder es sin duda el del Departamento de Neurobiología la Estación zoológica “Antón Dorh” de Nápoles, representado por Graciano Fiorito y Di Cosmo. Allí hay un trabajo conjunto con el Departamento de Neurobiología de la Universidad Hebrea representado por Binyamin Hochner y Tal Shomrat.

De otra parte, el grupo de J Mather en Seattle más focalizado en el comportamiento y su correlación morfológica, con amplias relaciones con estudiosos de Hawai y del Caribe.

Al otro extremo del mundo el grupo Japonés, muy interesado en la Neuroquímica y la Neuroendocrinología del pulpo, representados por Takuwa-kuroda, e Iwakoshi.

Cabe destacar que es en la investigación del sistema nervioso de los moluscos desde donde se ha impulsado la investigación de los fundamentos de la neurobiología, como el axón gigante del camarón y la red nerviosa de la babosa marina *Aplysia*

6. Discusión

6.1 La taxonomía del pulpo

Los pulpos son animales metazoos, protostomos. Los pulpos pertenecen al filo de los moluscos, a la clase de los cefalópodos, a la subclase de los coleoides y al orden de los Octopoda (Brusca, Brusca 2005).

El filo de los moluscos se refiere a animales que tienen las siguientes características: protostomos celomados no segmentados. Celomados por poseer una cavidad del cuerpo alrededor del corazón, los nefridios y del intestino. La mayoría tienen formas larvianas: larvas trocóforas caracterizadas por tener un grupo de cilios peribucales y un penacho de cilios apicales sensitivos; y larvas velíferas posteriores que poseen al menos dos lóbulos con hileras de cilios, como velos, que sirven para la natación.

Los órganos viscerales se sitúan en conjunto en una llamada masa visceral.

El cuerpo está cubierto por el manto; un órgano epidérmico con una cutícula y que profunda a él, genera una cavidad paleal donde desembocan las vías excretoras y reproductivas. El manto usualmente genera una concha calcárea.

Poseen corazón con aurículas y ventrículos, en sistemas circulatorios abiertos, conectados con un hemocele.

Presenta un pie muscular con funciones locomotoras.

Poseen tubos digestivos completos, con boca y ano diferenciados. Bocas equipadas con rábulas, órganos laminares dentados para procesar el alimento. Dotados órganos excretores complejos tipo metanefridio.

Al filo de los moluscos pertenecen los aplacoforos, los monoplacoforos (conchas), los polioplacoforos (los quitones), los gasterópodos (caracoles y babosas), los bivalvos (almejas, ostras, mejillones), los escafopodos (conchas colmillos de elefante) y los cefalópodos (Brusca, Brusca 2005).

La clase de los cefalópodos agrupa moluscos con concha reducida o ausente. Estos moluscos tienen un celoma grande con sistema circulatorio cerrado. Se caracterizan por tener una cabeza dotada de ojos complejos asociada a tentáculos. Poseen boca con pico y rádula, además de dos pares de nefridios. La cavidad paleal se comunica con un sifón muscular que se usa para la propulsión y otros propósitos. Comprende a los pulpos, calamares, jibias y nautilus. Los cefalópodos son el grupo más peculiar de los moluscos, diferenciándose de las características generales y modificando las estructuras básicas para especializarse. Como es el caso de la modificación del pie muscular en los múltiples tentáculos (Brusca, Brusca 2005).

La subclase coleoidea agrupa a pulpos, calamares y jibias. La concha está ausente o reducida e interna. Poseen de 8 a 10 tentáculos con ventosas y sifón único. Tienen un par de ctenidios (branquias) y de nefridios. Presentan ojos con cornea y cristalino y estatocistos complejos. Usan cromatóforos y bolsas de tinta. Tienen pico de quitina con hileras de siete dientes (Brusca, Brusca 2005).

La orden octopoda se caracteriza por la presencia de ocho tentáculos con membrana interbraquial, el cuerpo es redondeado y sin aletas. Hay cerca de 200 especies de pulpos, la mayoría de investigaciones en relación al sistema nervioso y de la conducta se han realizado en la especie *Octopus vulgaris* (Brusca, Brusca 2005).

6.2 Anatomía general del pulpo

El pulpo está organizado de acuerdo al plan general de los cefalópodos revisado por Brusca y Brusca. La mayor parte de sus órganos se encuentran concentrados en la región cefálica, donde anteriormente se encuentra el cerebro atravesado por el esófago, y posterior a él se encuentra la masa visceral, constituida por el tubo digestivo, la gónada y el riñón. De la región cefálica se desprenden ocho tentáculos con ventosas unidos por una membrana interbraquial. Ver figuras 1 y 2.

La superficie exterior está constituida por la pared del cuerpo que consta de una epidermis recubierta por una cutícula de proteína, la conquiolona. Los pulpos no producen concha. El manto es la capa muscular subyacente que delimita una cavidad, llamada la cavidad paleal o del manto. En la cavidad paleal se encuentran los ctenidios (branquias), los gonoporos (poros genitales), los poros excretores y el ano. Esta cavidad paleal comunica con el exterior a través de un sifón muscular. El agua del mar circula por la cavidad paleal siendo impulsada por la musculatura del manto. La combinación del músculo del manto y del sifón permite la natación por el impulso del chorro. El sifón puede dirigirse en distintas direcciones, lo que posibilita que los pulpos los usen con diferentes propósitos.

El tubo digestivo consta de una boca con pico quitinoso situado entre la base de los tentáculos. En el interior de la boca hay una rádula, que es una lámina muscular cubierta de dientes que fragmenta la presa, seguida por un esófago con buche. Enseguida del esófago encontramos un estomago con múltiples ciegos, el intestino y finalmente el ano en la cavidad paleal. Anexas a este tubo hay glándulas salivales, que producen una saliva neurotóxica que paraliza rápidamente a las víctimas. También encontramos un hepato- páncreas que produce secreciones digestivas. Adicionalmente los coleoides (pulpos, calamares y sepias) poseen bolsas de tinta que usan para huir de los depredadores.

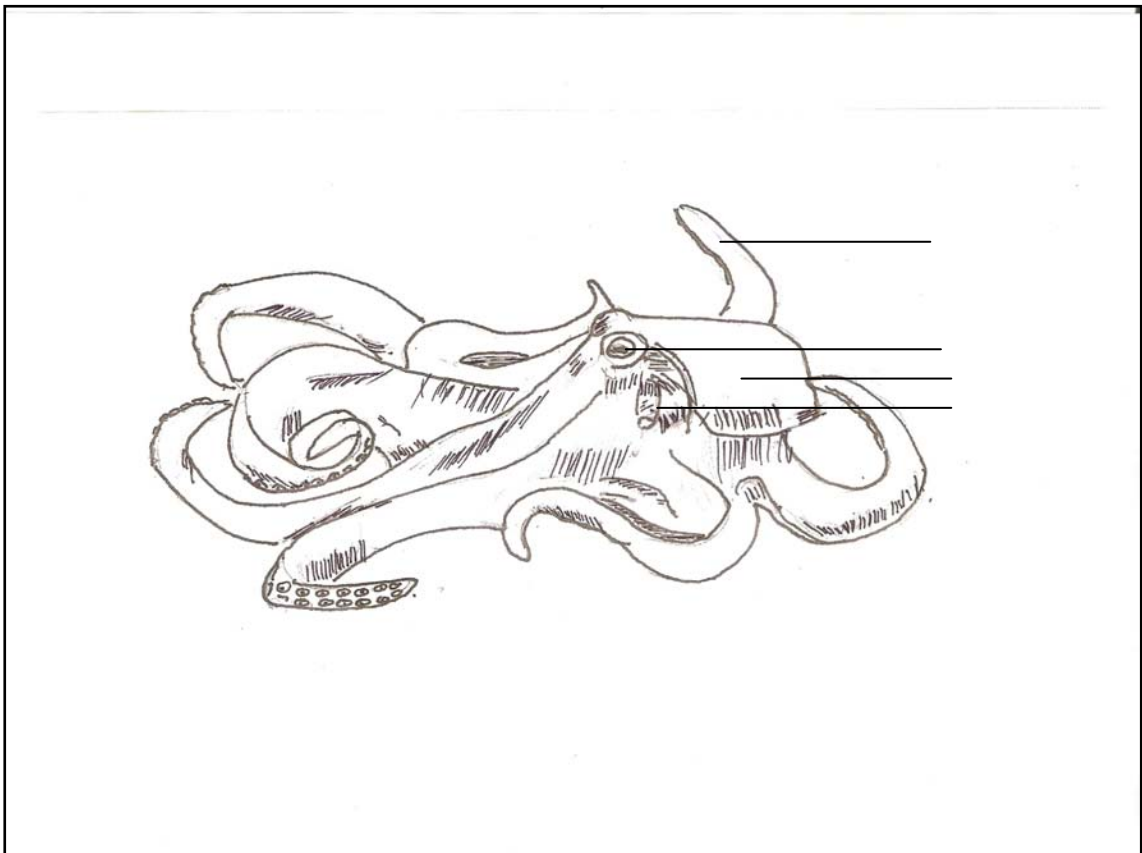
El sistema circulatorio es cerrado, sin hemocele y consta de dos aurículas y un ventrículo. Está apoyado por dilataciones de los vasos relacionadas a las branquias y a los vasos de los tentáculos, que reciben el nombre de corazones secundarios. Este sistema circulatorio, irriga las branquias o ctenidios en la cavidad paleal. Estos son órganos filamentosos y ciliados dotados de un vaso aferente y otro eferente.

En el sistema reproductor esta representado por una gónada (testículo u ovario) y las vías genitales que desembocan en el gonodoporo situado en la cavidad paleal. En los machos se describe un conducto deferente contorneado con vesícula seminal. Los espermatozoides van empaquetados como espermatoforos que se guardan en la bolsa de Needham. El órgano de la copulación es uno de los tentáculos, el hectotíleo, que posee un surco espermático y un extremo en forma de cuchara. Este órgano es introducido en la cavidad paleal de la hembra y puede ser amputado por ella.

En las hembras se describen dos glándulas oviductales para la secreción de los huevos. En la cavidad paleal hay glándulas nidamentarias que complementan la envoltura de los huevos, los cuales pueden ser fecundados externamente al ser expulsados en conjunto con los espermatoforos que se disgregan lentamente.

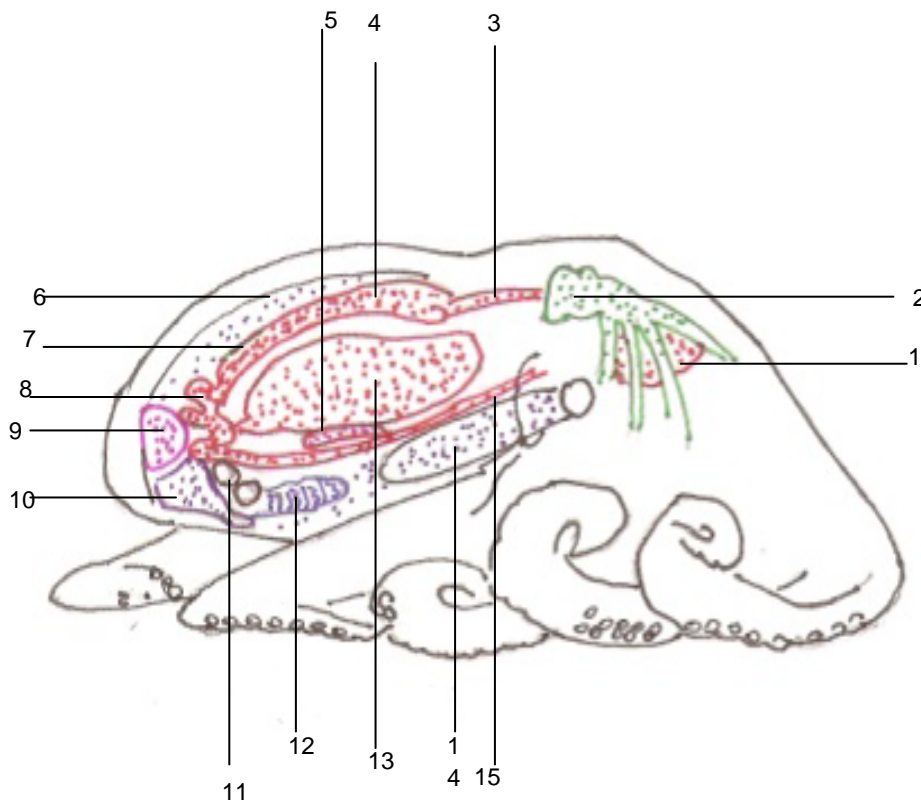
El sistema excretor está representado por dos riñones tipo metanefridio que drenan al pericardio y luego, a través de unos conductos pericardiconefricos que drenan a su vez a la cavidad paleal por los orificios llamados nefridioporos. El riñón tiene zonas agrandadas llamadas sacos renales con evaginaciones llamadas apéndices renales, los cuales son atravesados por una vena renal y permiten una filtración más eficiente. En los moluscos está descrita la secreción de nitrogenados en forma de amonio (Brusca, Brusca 2005).

Figura 6.1 Aspecto externo del pulpo.



1 sifón, 2 joroba visceral, 3 ojo, 4 tentáculo, 5 ventosas

Figura 6.2 Configuración interna del pulpo



1 masa bucal, 2 cerebro, 3 esófago, 4 buche, 5 bolsa de tinta, 6 cavidad del manto, 7 buche, 8 estómago, 9 gónada. 10 riñón, 11 corazón sistémico, 12 ctenidio, 13 ciego digestivo, 14 sifón, 15 ano. Modificado de (Brusca, Brusca 2005)

6.3 La evolución de los moluscos

Los moluscos tienen una historia evolutiva enigmática. El filo se desarrolló en la llamada explosión precámbrica. Los grupos predecesores no han sido establecidos. Por sus características de desarrollo se les ubica en el grupo de los protostomos con otros grupos como los anélidos y los artrópodos. Los protostomos se caracterizan por el desarrollo primario de la boca a partir del blastoporo (Brusca, Brusca 2005).

Simultáneamente, en la mencionada explosión evolutiva que sucedió en un periodo de cerca de veinte millones de años (un término relativamente corto en términos evolutivos) se documenta la aparición en el registro de los deuterostomos donde los grupos más llamativos son los cordados y los equinodermos. Los deuterostomos desarrollan el ano a partir del blastoporo y secundariamente se genera la boca en otro sitio (Brusca, Brusca 2005).

Los cordados es el filo que comprende a los vertebrados. Este grupo se caracteriza por la presencia de notocorda y arcos branquiales o faríngeos durante el desarrollo, la cola postanal. Parecen haberse originado en los equinodermos. La evidencia a favor de esta hipótesis radica en la presencia del eje neural dorsal al tubo digestivo en las larvas de los equinodermos. Por el contrario, en los protostomos el eje neural es ventral al tubo digestivo (Brusca, Brusca 2005).

Debido a los hechos anteriormente discutidos, son sorprendentes las similitudes en la organización y función del sistema nervioso del pulpo y el de los vertebrados. Dado que la distancia evolutiva de los dos grupos es de por lo menos quinientos millones de años, desde el precámbrico. Por lo demás las relaciones entre los deuterostomos y los protostomos no se han aclarado, ni siquiera entre los diversos grupos de protostomos. Así es que no tenemos un linaje claro entre los invertebrados. Por estas circunstancias, en el momento la única explicación para las similitudes entre los sistemas nerviosos se encuentra en el campo de la convergencia evolutiva. La vida en la tierra como un fenómeno continuo, usaría las herramientas bioquímicas y organizacionales una y otra vez según las necesidades de las especies.

El linaje de los moluscos es enigmático y se ha planteado su posible origen desde los platelmintos, en los anélidos, o de protostomos celomados no segmentados ancestrales como los sipuncúlidos (gusanos cacahuete, especies marinas de hábito bentónico) (Brusca, Brusca 2005).

Los diversos moluscos parecen derivar de un grupo más sencillo y primario denominado aplacoforos los cuales tienen una concha remanente interna. De este grupo se habrían originado los poliaplacoforos (quitones) univalvos, bivalvos (almejas), gasterópodos (caracoles y babosas), los cefalópodos (nautilus, sepias, calamares y pulpos) y los escafopodos (colmillos de elefante).

El grupo más complejo es el de los cefalópodos caracterizados por una concha reducida, tentáculos periorales, la presencia de sifón y glándulas de tinta, con un celoma representado por la cavidad pericárdica y un manto reducido.

Entre los cefalópodos, los más antiguos de las especies no extintas son los nautilus con una antigüedad de cerca de hasta 450 millones de años, ya poseen lóbulos vertical y frontal en el cerebro. De los supervivientes actuales, en el *Nautilus pompilius* hay evidencia de la existencia de memoria a corto y largo plazo (Crook, Basil 1992). En la historia de los cefalópodos se encuentra un fósil llamado *Knighthoconus*, un cono intermedio entre los monoplacóforos y los cefalópodos y los amonites que se desarrollaron y luego se extinguieron en el mesozoico. El fósil más antiguo en el momento es el *Nectocaris* procedente del yacimiento de Burgués Shale en la Columbia Británica; ha sido reclasificado como un cefalópodo primitivo que correspondería a unos 500 millones de años atrás en el cámbrico y que particularmente comparte la presencia de un sifón, característica única de este grupo, aunque carece de otras características clásicas como el anillo de tentáculos peribucal, la rádula, las ventosas o el saco de tinta (Begtson 2010).

El análisis de los genes *Hox*, del gen *ADNr 18S* y genes mitocondriales, da soporte a la teoría que agrupa los moluscos con los anélidos, nemertinos y otros filos minoritarios como los sipuncúlidos y equiuridos en un grupo denominado lótrocozos. Pero existe evidencia contradictoria en comparaciones genómicas más amplias (Brusca, Brusca 2005).

A través de los genes *hox* se han buscado homologías posibles. En un estudio en el calamar *Euprymna scolopes*, se encontró que en los componentes del sistema nervioso había una expresión colinear, aunque con algunos baches como el correspondiente a la vesícula óptica. Pero en las estructuras novedosas de los cefalópodos como los tentáculos peribucales, el ganglio estrellado, el sifón y los órganos luminosos, se demostró una expresión no colinear y coordinada de estos genes, demostrando una reorganización para generar estas nuevas estructuras (Lee, Callaerts 2003).

Un estudio comparativo de los genes oculares compartidos entre el pulpo y el humano permitió determinar 729 genes comunes entre los dos ojos; al comparar con diversas especies de protostomos y deuterostomos se postularon 1019 genes ancestrales de la

visión que se remontan a los probables predecesores comunes entre los dos grupos. De estos habría 646 genes comunes conservados. De los cuales se postulan 14 genes responsables de la configuración del globo ocular. Se evidencio la presencia del gen Six 3, gen corriente abajo de la vía del gen Pax 6 del desarrollo ocular humano. Este es por el momento, el mejor estudio de rastreo evolutivo entre las dos especies (Ogura, Kazuko, Gojobori 2004).

6.4 Anatomía del cerebro del pulpo

El cerebro del pulpo esta situado en la porción cefálica del animal, la mayor parte de él envuelto por una capsula cartilaginosa, que no incluye los dos grandes lóbulos ópticos y el sistema motor de los tentáculos. Es atravesado por el esófago, de tal manera que queda dividido en una porción supraesofágica y otra infraesofágica. (Boycot 1965). El cerebro tiene dos porciones: derecha e izquierda. Ver figuras 6.3, 6.4 y 6.5.

Los lóbulos ópticos se sitúan posteriores a los ojos. El plano entre los lóbulos ópticos define el plano transversal del cuerpo del animal y funcionalmente parece ser la guía del equilibrio del cuerpo del pulpo, el cual es mantenido por la función de los estatocistos (órganos del equilibrio). El nervio óptico penetra en forma amplia en 4/5 de su superficie. En la parte dorsal del tracto óptico se ubican los lóbulos olfatorio y peduncular y la glándula óptica. Se describe también un pequeño órgano vascularizado denominado órgano subpeduncular de función desconocida (Young 1961).

En la región supraesofágica encontramos los lóbulos: bucal superior y posterior, frontal medial superior e inferior, vertical y subvertical, basal anterior y mediano. En la región infraesofágica se describen los lóbulos pedal, braquial, del cromatoforo y paleovisceral (Boycott 1965).

Desde el punto de vista funcional, el lóbulo óptico se relaciona con la función visual, los lóbulos basales con la función motora, participando en actividades como el nado y la marcha. El lóbulo vertical y el lóbulo frontal se relacionan con el aprendizaje y la memoria. El lóbulo frontal es necesario en el aprendizaje quimiotáctil (Boycott 1965).

Las fibras procedentes del lóbulo óptico se dirigen al lóbulo frontal superior. Mientras que al lóbulo frontal inferior arriban fibras desde los tentáculos que han pasado por los lóbulos braquiales y bucales.

En el lóbulo frontal superior ya hay un acercamiento entre las fibras ópticas y de los tentáculos, finalmente llegando en forma de red en el lóbulo vertical. El lóbulo subvertical recibe aferencias de los lóbulos braquiales y de los lóbulos ópticos (Boycott, Young 1954).

Hay cerca de 500 millones de neuronas en el cerebro, distribuidas en los lóbulos ópticos donde se ubican 180 millones, En el interior de la capsula cartilaginosa donde se ubican 45 millones y el resto dedicado al control motor de los tentáculos (Hochner, Shomrat, Fiorito 2006).

El cerebro del pulpo puede ser estudiado por disección pero ahora es posible examinarlo con ultrasonido en animales vivos; las mediciones tienen una adecuada correlación con las obtenidas postmortem (Grimaldo, Agnisola y Fiorito 2007).

6.4.1 Anatomía comparada del cerebro

El sistema nervioso central en el ser humano se encuentra distribuido entre el encéfalo y la médula espinal. El encéfalo se encuentra dentro de la cavidad craneana y consta de tres órganos: el cerebro, el cerebelo y el tronco cerebral

El cerebro es el órgano más grande y fundamental esta dividido en dos hemisferios cerebrales y cada uno de ellos se dividen para su estudio en cuatro lóbulos. Las aferencias olfativa y visual llegan directamente al cerebro (Nolte 2009). Este tipo de organización es muy uniforme en los vertebrados, solo cambiando la magnitud y proporción de los componentes, como se puede ver en el cuadro 5 (Kardong 2007).

El cerebro, se organiza en una capa exterior de pericariones llamada corteza y una sustancia blanca interior constituida por haces de axones. En el centro de esta sustancia blanca se describen acumulos densos de pericariones denominados núcleos. En los llamados lóbulos se encuentran diversos tipos de corteza cerebral: las llamadas cortezas sensoriales que procesan la información sensitiva, para permitir su procesamiento más complejo, como son los casos de la corteza visual en el lóbulo occipital, la corteza

somatosensorial del lóbulo parietal, la corteza auditiva en el lóbulo temporal y la corteza olfativa en regiones de los lóbulos temporal y frontal. La corteza motora se localiza en el lóbulo frontal. Por otra parte, se destaca otro tipo de corteza, la corteza de asociación, que recibe información de las áreas sensitivas y de otras áreas corticales y subcorticales, para realizar los procesos cognitivos, y llevar a cabo interrelaciones complejas entre las diversas modalidades sensitivas, así como tomar decisiones y ordenar respuestas motoras complejas (Purves, Augustine 2003).

El cerebelo participa prioritariamente en la coordinación de la función motora. El tronco cerebral se asocia con funciones relacionadas con la cabeza y el cuello, además de permitir la comunicación de todos los órganos del sistema nervioso central y participar en su activación (Purve, Augustine 2003).

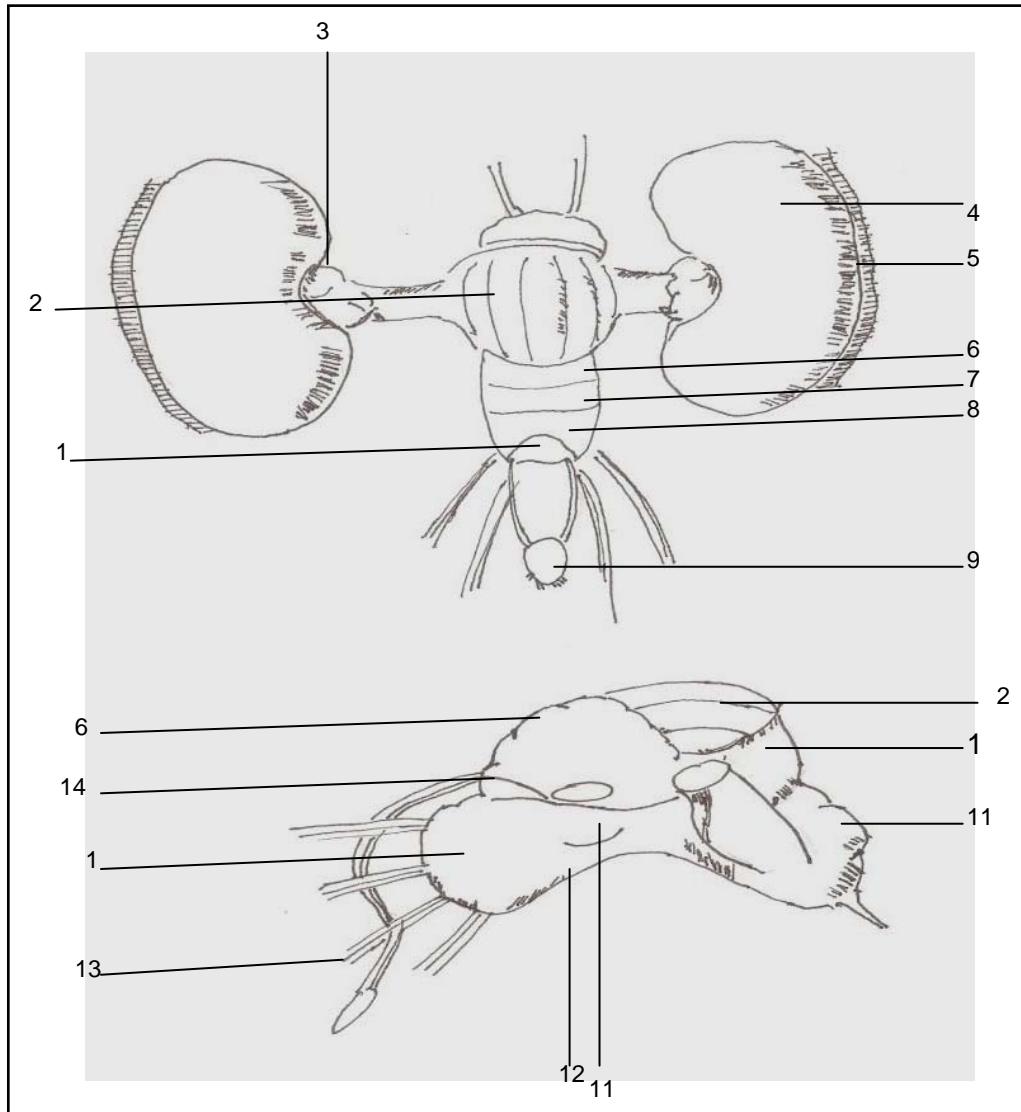
El cerebro de los vertebrados se caracteriza por una integración superior de la información sensorial y un control superior de la función motora con limitada autonomía del sistema motor periférico. Es notable su capacidad de aprendizaje el cual, a nivel de la conducta, se manifiesta por una gran curiosidad y adaptabilidad a los ambientes cambiantes.

La organización del cerebro del pulpo es muy diferente de la mayoría de los invertebrados. Los de los invertebrados son sistemas nerviosos que están organizados por centros de integración reflejos alrededor de los órganos, como ganglios nerviosos, en la tabla 6.1, 6.k se resumen los modelos de organización más frecuentes (Brusca, Brusca 2005). Esta disposición necesita una escasa población neuronal. En el pulpo se centralizan las funciones nerviosas en una masiva organización neuronal distribuida por sectores para funciones sensitivas y motoras, además de áreas diferenciadas de integración. Esto hace que este cerebro sea excepcional en los invertebrados y morfológicamente muy cercano al de los vertebrados, comparable particularmente al de los mamíferos. Esta similitud se piensa, es producto de la convergencia evolutiva.

Hay dos posturas frente al desarrollo del cerebro en general. La primera lo considera como la progresiva fusión de ganglios, para hacer sumatoria de unidades de integración simple, hasta constituir unidades complejas. En la segunda se considera una estructura compleja de raíz, no asimilable a una sumatoria de funciones. El cerebro es una

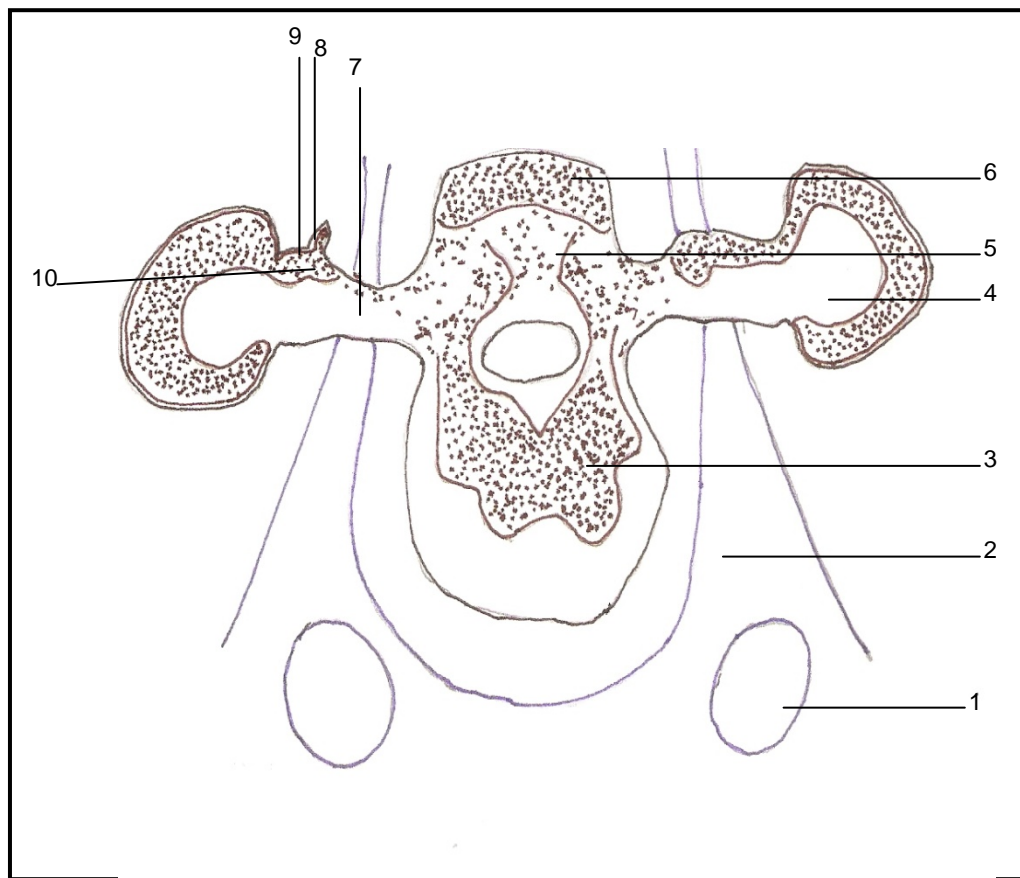
estructura cefálica relacionada con todo el individuo, con áreas especializadas en una estructura bilobar con un neuropilo central y una gran población de interneuronas que funcionan en conjunto con circuitos polisinápticos (Menkes, Sarnat 2006).

Figura 6.3 Configuración externa del cerebro del pulpo. Arriba cerebro del pulpo, vista frontal. Abajo cerebro del pulpo vista lateral.



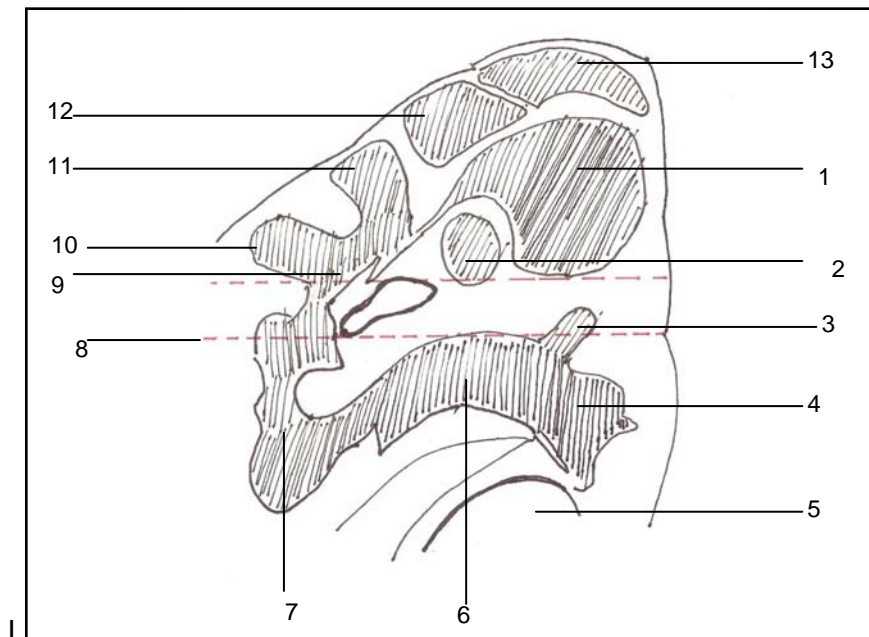
1 lóbulo braquial, 2 lóbulo vertical, 3 lóbulo pedúncular, 4 lóbulo óptico, 5 tracto óptico, 6 lóbulo frontal, 7 lóbulo frontal, 8 lóbulo bucal, 9 ganglio bucal inferior, 11 lóbulos del cromatóforo, 12 lóbulo pedal, 13 nervio tentacular, 14 lóbulo bucal. Modificado de (Boycott 1965).

Figura 6.4 Cerebro del pulpo, corte frontal



1 estatocisto, 2 cápsula cartilaginosa, 3 lóbulo pedal lateral, 4 lóbulo óptico, 5 lóbulo subvertical, 7 tracto óptico, 8 glándula óptica, 9 lóbulo peduncular, 10 lóbulo olfatorio. Modificado de (Young 1961).

Figura 6.5. Cerebro de pulpo, corte sagital.



1 lóbulo basal medial, 2 lóbulo basal anterior, 3 lóbulo del cromatóforo 4 lóbulo paleo visceral, 5 estatocisto, 6 lóbulos pedal, 7 lóbulo braquial 8 nivel del esófago, 9 lóbulo bucal posterior, 10 lóbulo bucal superior, 11 lóbulo frontal medial inferior, 12 lóbulo frontal superior, 13 lóbulo vertical. Modificado de (Boycott 1965).

Cuadro 6.1 comparativo de los sistemas nerviosos de los principales filos basado en Brusca, Brusca 2005

FILO	SISTEMA NERVIOSO	CARACTERÍSTICAS ESPECIALES
PORIFERO (ESPONJAS)	No existen células nerviosas, ni sistema organizado	
CNIDARIOS (MEDUSAS, ANEMONAS, CORALES)	Neuronas apolares organizadas en un retículo	No hay centralización Dos plexos subepidérmico y subgastrodérmico
PLATELMINTOS (DUELAS, TENIAS)	Ganglio cefálico. Cordones nerviosos en escalera	
NEMERTINOS (GUSANOS CINTAS)	Ganglio cerebroideo bilobulado alrededor de la probóscide. Cordones nervioso en escalera	
ANELIDOS (GUSANOS SEGMENTADOS)	Ganglio cerebroideo dorsal, conectivos perifaríngeos, Cordones laterales	Cordón nervioso ventral con ganglios segmentarios
ARTROPODOS (CRUSTACEOS, INSECTOS, ARAÑAS, CIENPIES)	Ganglios cerebroideos dorsales Conectivos periesofágicos	Cordón nervioso ventral con ganglios Protocerebro (centro ocular) Deutocerebro (centro antenal)
MOLUSCOS (ALMEJAS, CARACOLES, BABOSAS, PULPOS)	Ganglios pares periesofágicos: cerebroideos, pleurales y pedíos	Sistema ganglionar simple en los grupos placóforos Cerebros complejos en los cefalópodos
EQUINODERMOS (ESTRELLAS, ERIZOS DE MAR)	Difuso, reticular con anillo nervioso y nervios radiales	Sistemas oral, oral profundo y aboral
CORDADOS (TUNICADOS, ANFIOXOS, VERTEBRADOS)	Neuroeje dorsal, Encéfalo y medula espinal en vertebrados	Encéfalo conformado por: cerebro, cerebelo y tronco cerebral Nervios craneales y raquídeos

CUADRO 6.2 Tabla comparativa del sistema nervioso central, encéfalo de los principales grupos de vertebrados basada en conceptos de Kardong, 2007
 Arquipalio: hipocampo; paleopalio: lóbulo piriforme; neopalio: neocortex

GRUPO	SISTEMA NERVIOSO CENTRAL ENCEFALO	CARACTERISTICAS ESPECIALES
AGNATOS (LAMPREAS, MIXINES)	El mesencéfalo es la porción mas desarrollada del encéfalo	Bulbos olfatorios grandes Predominio del componente subcortical
CONDRICTIOS (PECES CARTILAGINOSOS)	El mesencéfalo es la porción mas desarrollada recibe las aferencias sensoriales El cerebelo es pequeño en relación al tronco cerebral	Lóbulo olfatorio anterior
OSTEICTIOS (PECES OSEOS)	El mesencéfalo es la porción mas desarrollada Lóbulo olfatorio anterior	Eversion de la parte basal del cerebro en los actinopterigios (Con aletas radiadas)
ANFIBIOS	El mesencéfalo es la porción mas desarrollada La corteza cerebral dorsal reducida	
REPTILES	Incremento del volumen del cerebro Aparece la cresta ventricular dorsal desde la corteza lateral (paleo palio)	Predominio de la corteza lateral y mediana (paleo y arquipalio)
AVES	Incremento de la proporción del cerebro, principalmente dependiente del arquipalio Aumento del lóbulo óptico Cresta ventricular dorsal	La cresta ventricular dorsal se relaciona con la visión y la asociación
MAMIFEROS	Predominio del cerebro, corteza cerebral frecuentemente plegada Cerebelo voluminoso, definición del puente	Predominio de la corteza cerebral dorsal (neopalio), inversión del resto de la corteza (arquipalio)

6.5 Neuroanatomía funcional

Desde el punto de vista de la neuroanatomía funcional, es decir la configuración de las vías neuronales y el movimiento de la información, se conocen sólo algunas de las vías funcionales como las relacionadas al estatocisto y a los ojos, así como algunos circuitos relacionados con la memoria y el aprendizaje. Ver las figuras 6 y 7.

En cuanto a la ubicación espacial, desde los estatocistos se generan aferencias que se dirigen hacia los lóbulos pedales posteriores, paleovisceral, dorsal magnocelular y basal contralateral. Se ha descrito también el paso de estas fibras a través de la comisura magnocelular (Kimura, Shouno 1982). Estas conexiones implican la distribución de la información del equilibrio en forma bilateral, particularmente hacia áreas de control motor en forma bilateral, como es el caso de los lóbulos basales tanto el medial como el lateral y el lóbulo pedal.

Esta es una relación neural habitual también en los vertebrados que permiten la modulación de las aferencias del equilibrio. Estos hallazgos se han logrado a través de la marcación de las fibras eferentes desde los lóbulos pedales y magnocelulares, así como fibras aferentes procedentes de la mácula con cobalto y amarillo lucifer (Kimura 1982).

Las aferencias visuales provienen de los ojos del pulpo, órganos sumamente interesantes por su similitud con los de los vertebrados; dichas aferencias llegan a través de los tractos ópticos, a los lóbulos ópticos donde se reciben aferencias de los lóbulos basal, vertical, subvertical y braquial. Hay una alineación topográfica entre los lóbulos ópticos y el ojo. En el lóbulo óptico se han identificado células clasificadoras de la orientación horizontal y vertical (Boicot 1965); también en relación a los ejes dorsoventral y anteroposterior (Saidel 1981).

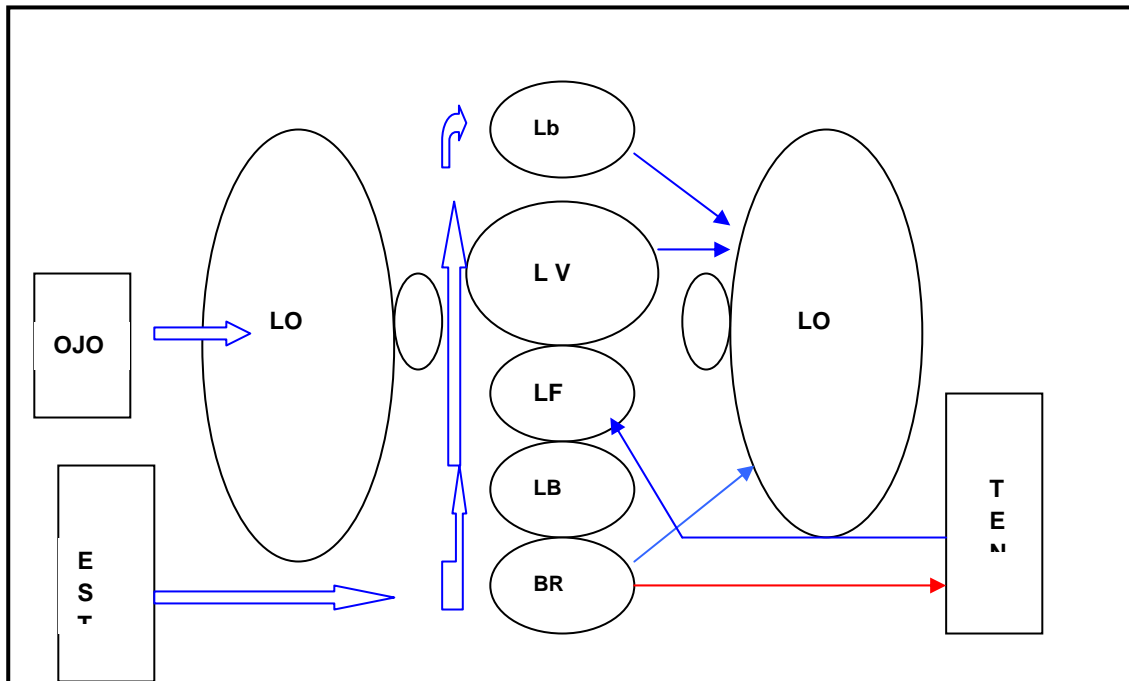
Particularmente es interesante que la red neuronal del lóbulo vertical muestra una organización y funcionamiento similar al hipocampo de los vertebrados (Hochner, 2010).

La porción supraesofágica se comporta como el centro motor superior y la porción infraesofágica como el centro motor inferior. Donde la porción inferior se encarga de la innervación muscular y los arcos reflejos mientras que el centro motor superior origina la actividad motora y modula las funciones del centro motor inferior (Boycott, Young 1954).

6.5.1 Anatomía comparada funcional

El hecho que los circuitos aferentes en el pulpo no solo se distribuyan en las áreas especializadas, sino que se ramifiquen en múltiples zonas, es una similitud extraordinaria con el cerebro de los vertebrados. Al usar una información específica en modalidad multipropósito, se supera la simplicidad de organización de tipo ganglionar de arcos reflejos. La existencia de circuitos eferentes que modulan los flujos de información aferentes como sucede en la vía de los estatocistos, es un rasgo común con los vertebrados.

FIGURA 6.6 Esquema de las vías funcionales del cerebro del pulpo.

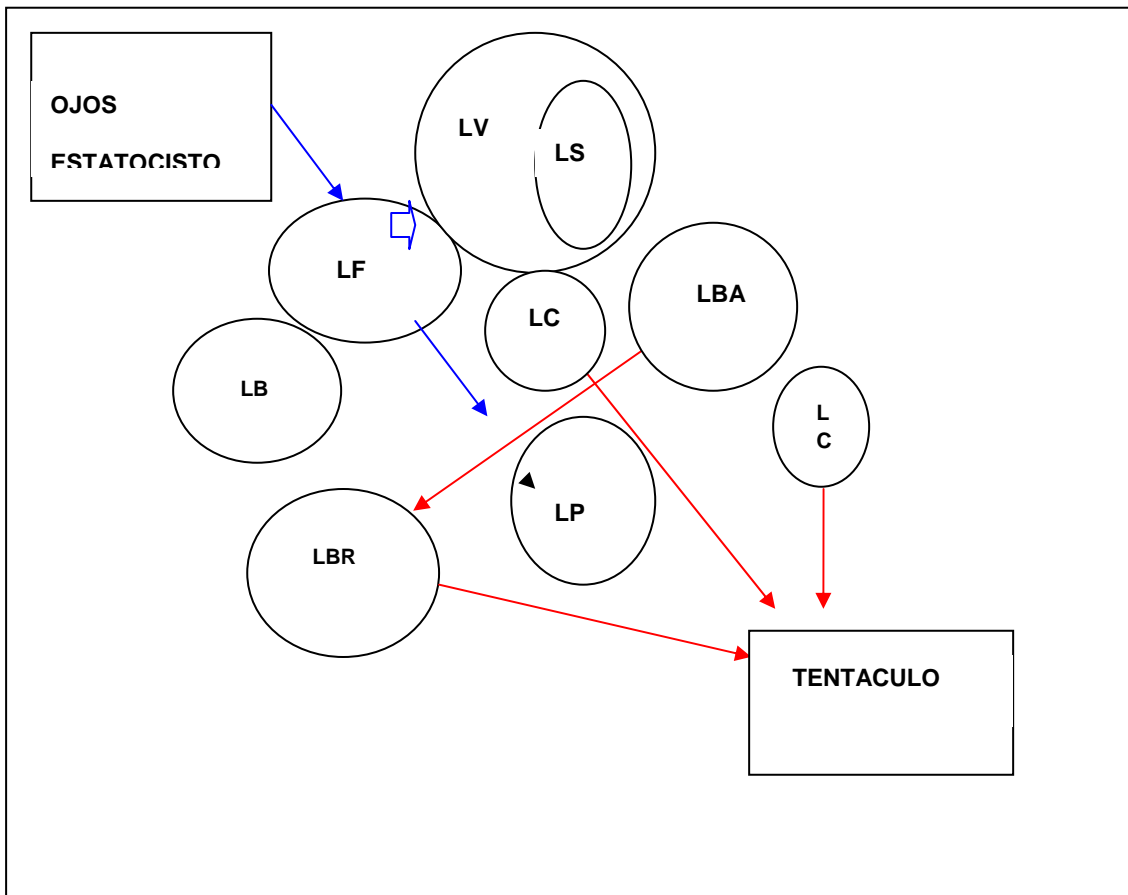


Vías aferentes desde el ojo al lóbulo óptico y del estatocisto al lóbulo basal, se representan las aferencias desde los lóbulos basal, vertical y braquial al lóbulo óptico.

Se señala también la salida de eferencias del lóbulo braquial a los tentáculos. Los tentáculos envían señales aferentes al lóbulo frontal

OJO ojo, EST estatocisto, LO lóbulo óptico, Lb lóbulo basal, LV lóbulo vertical, LF lóbulo frontal LB lóbulo bucal BR lóbulo braquial TEN tentáculos

FIGURA 6.7 Convergencia de la información sensitiva en los lóbulos frontal, vertical y pedal del cerebro del pulpo.



Destino común de las eferencias desde los lóbulos basales, braquiales y de los cromatóforos.

LV lóbulo vertical, LS lóbulo subvertical LF lóbulo frontal, LB lóbulo bucal, LBR lóbulo braquial, LB lóbulo basal, LP Lóbulo peduncular, LC lóbulo de los cromatóforos

6.6 Neurohistología del cerebro del pulpo

El cerebro del pulpo está constituido por neuronas monopolares; los cuerpos de estas neuronas se agrupan periféricamente formando una corteza y dejando en el centro una sustancia conformada por axones, constituyendo un verdadero neuropilo (Hochner, Shomrat 2006).

El lóbulo óptico presenta tres capas de neuronas similares a las tres capas descritas en la retina de los vertebrados; se caracteriza por tener las llamadas fibras varicosas tanto a nivel de la corteza como en el neuropilo (Susuki, Muraola 2003). El lóbulo tiene una corteza con una capa externa de neuronas pequeñas y otra capa interna de células granulares que incluye algunas células bipolares, con una estructura plexiforme que representa el neuropilo. La medula consta de islas de neuronas unipolares. La llegada de las fibras procedentes de la retina ocurre al nivel de la capa plexiforme. Arriban cerca de 20 millones de fibras. En la capa plexiforme se describen 8 estratos de fibras diferenciados por su disposición radial y tangencial, que se encuentran entreveradas. (Young 1961).

En el lóbulo óptico se describen fibras comisurales entre los lóbulos; células centrifugas conduciendo información hacia la retina, células centrípetas que hacen sinapsis con distintos tipos de células y numerosas células amacrinas. Se remarca cómo la corteza del lóbulo óptico se parece a la retina de los vertebrados. Las fibras que proceden de la retina se diferencian en tres tipos, las que llegan a las fibras granulares, las que terminan en la capa plexiforme y las que penetran profundamente en la medula del lóbulo (Young 1961).

Se identificaron fibras colinérgicas en la corteza del lóbulo olfatorio y en el neuropilo de los lóbulos óptico, olfatorio y peduncular (D'Este, Kimura 2008).

En el lóbulo vertical se reconocen neuronas de axón largo tanto aferentes como eferentes. Hay una gran cantidad de neuronas de asociación: cerca de 25 millones. En este lóbulo se describe una asociación entre fibras aferentes y eferentes con neuronas de asociación similar al hipocampo de los vertebrados (Hochner, Brown 2003).

El lóbulo peduncular tiene una disposición de células granulares mezcladas con fibras paralelas similar al cerebelo de los vertebrados. De la misma manera se han determinado aferencias visuales y vestibulares (Hochner, Shomrat 2006).

6.6.1 Neurohistología comparada

En ambos grupos, los vertebrados y los pulpos, hay una organización similar con una corteza periférica, alrededor de un neuropilo central.

En los vertebrados el sistema nervioso central está constituido principalmente por neuronas multipolares, mientras que en los pulpos las neuronas son principalmente monopolares.

El cerebelo humano tiene una estructura trilaminar: la capa molecular, la capa de células de Purkinje y la capa granular. Las neuronas de la capa granular envían una fibra paralela que conforma complejas estructuras sinápticas con las dendritas de las células de Purkinje y fibras aferentes extracerebelosas, llamadas trepadoras y musgosas, conformando una red sináptica sumamente robusta, que recibe aferencias de la mayoría del sistema nervioso y enviando eferencias a través de los núcleos profundos del cerebelo participando sobresalientemente en la función motora y el equilibrio. (Nolte 2009)

La similitud entre la disposición de las redes neuronales de la corteza cerebelosa humana y el lóbulo peduncular del pulpo, es llamativa, más cuando ambas tienen fuerte influencia en la función motora.

La conformación de redes compleja, robustas con una cantidad millonaria de neuronas, caracteriza la conformación del cerebelo; las áreas de asociación cortical y el hipocampo son característicos en los vertebrados. En la contraparte cefalópodo se documentan este tipo de redes neuronales en el lóbulo vertical, el lóbulo peduncular, y el lóbulo óptico en los pulpos (Hochner, Shomrar, Fiorito 2006).

6. 7 Anatomía del sistema nervioso periférico

El sistema nervioso periférico del pulpo está destinado al manejo de funciones como el control del sistema de cromatóforos, la motilidad de los tentáculos y las funciones viscerales.

Se describen nervios braquiales para cada uno de los tentáculos que conducen la información motora incluyendo la integración de reflejos locales y la inervación de los cromatóforos. Por estas vías se recoge información quimiotáctil hacia el cerebro, los nervios bucales hacia la boca, los nervios viscerales y estrellados para la región visceral. El nervio infundibular y los nervios para la región posterior del cuerpo. Cuatro pares de nervios sensitivos, los ópticos, olfatorios y de los estatocistos. Nervios para la porción posterior del cuerpo.

En el sistema periférico hay un número de ganglios que controlan acciones reflejas como el ganglio esofágico, ganglio estrellado y varios ganglios viscerales (Brusca, Brusca 2003).

El control de la inervación de los cromatóforos, de los tentáculos y el área cefálica es neural y depende de eferencias originadas desde el lóbulo óptico (Messenger 2001). La estimulación de esta vía causa la contracción muscular y la expansión del cromatóforo.

En los tentáculos el conjunto de las ventosas tiene un componente muscular que al contraerse genera el efecto de ventosa en el margen de cada ventosa, hay un componente sensitivo de la modalidad quimiorreceptiva. Cercano a la ventosa hay un ganglio que a su vez se interconecta a través de fibras, con todo el tentáculo. Hay evidencia de una coordinación local del tentáculo sin participación del cerebro (Grasso 2010).

La motilidad final del tentáculo depende de eferencias originadas desde los lóbulos basales, con relevos en los lóbulos infraesofágicos y distribuidas hacia todos los tentáculos.

A pesar de la gran movilidad posible en los tentáculos, dado que su mecanismo básico es hidrostático sin ninguna limitación por estructuras duras, en la realidad hay un número limitado de movimientos efectivos, los cuales incluyen la marcha en dos tentáculos y la natación, en la cual participan todos los tentáculos. (Sumbre, Gutfreund, Graziano 2001)

En cuanto a la función del mimetismo, esta sucede por la activación de patrones preestablecidos que se usan de acuerdo al contraste de brillo del sitio particular en el cual se encuentra el animal. Cada patrón posee una inervación conjunta conocida como campos de cromatóforos (Brusca, Brusca 2005).

Del lado de la inervación visceral, en los vasos de los pulpos se han identificado terminaciones nerviosas con catecolaminas que sugieren un control central de la función vasomotora (Andrews, Tansey 1983).

El estatocisto, es el órgano del equilibrio de los pulpos; es un órgano par encerrado en una cápsula cartilaginosa a lado y lado, que consta de una vesícula externa llena de líquido denominado perilinf, que contiene una vesícula interna que contiene otro líquido, la endolinf; hay un canal ciego para este líquido llamado canal de Kölliker. El soporte de la vesícula interna es cartilaginoso y con salientes irregulares y es denominado anticresta; dada su elasticidad se propone la función de amortiguar la aceleración brusca como en los eventos de cacería. En la vesícula interna se encuentra una cresta continua que gira en su interior adoptando los tres planos del espacio (Young, 1959)

Microscópicamente de dicha cresta esta constituida por células ciliadas largas y bajas. Habitualmente la cresta tiene dos hileras, pero tiene segmentos de una sola hilera e incluso sin células ciliadas, de tal manera que se han descrito nueve segmentos gruesos en la cresta. Las células que conforman la cresta parecen ser neuronas con su axón correspondiente, y otras presentan bases con gránulos y sin axones, como si fueran sólo células receptoras. El epitelio ciliado se acompaña de otras neuronas multipolares cercanas a las células receptoras axonadas o no. Hay además fibras al parecer eferentes que llegan a los márgenes de las células ciliadas. Adicionalmente, dentro de esta vesícula se describe una mácula con células ciliadas asociadas con un estatolito. Las dos vesículas están rodeadas por un plexo nervioso (Young 1959).

Se ha planteado que la cresta del estatocisto es el receptor de las aceleraciones angulares en los pulpos (podría tener una sustancia equivalente a la cúpula de los vertebrados donde se anclarían los cilios) y la macula con el estatolito, el receptor de las aceleraciones lineales. Hay una zona en la pared del estatocisto que no es cartilaginosa sino fibrosa; se ha planteado que podría ser sensible a las presiones externas sobre el cuerpo del pulpo. Las lesiones de los estatocistos causan que el desplazamiento de los pulpos se altere mostrando animales zigzagueantes, que ruedan y oscurecen su color, alteran su postura al reposo e incluso, pueden yacer al revés (Young 1959).

Para el estatocisto, está el nervio macular supraesofágico que se dirige hacia los lóbulos basal y peduncular (Kimura 1982).

El ojo del pulpo es una estructura compleja: se aloja en una cavidad cartilaginosa y tiene una estructura globular. Posee cornea y cristalino como elementos refringentes, existe una cámara anterior delimitada por la córnea y el iris que limita una pupila horizontal; posteriormente se encuentra el cristalino suspendido de músculos ciliares pero su diámetro es fijo. En la retina se encuentran los fotorreceptores proximales a la cavidad ocular, por eso se clasifica como una retina de tipo directo, de allí se originan los tractos ópticos.

El enfoque en este ojo se logra por el movimiento del cristalino y los cambios pupilares (Brusca, Brusca 2005).

6.7.1 Anatomía comparada del sistema nervioso periférico

El sistema nervioso periférico en el ser humano está representado por los nervios y los ganglios. Los nervios tienen dos orígenes aparentes: la médula espinal y el encéfalo. Los nervios raquídeos traen información sensitiva desde los receptores superficiales y profundos tanto del tronco como de las extremidades hacia la medula espinal. De igual forma, llevan información motora desde el sistema nervioso central a los músculos voluntarios y a las diversas estructuras viscerales (órganos huecos, vasos y glándulas). En su transcurso hay acumulaciones de pericariones en los ganglios sensitivos espinales y en los ganglios viscerales localizados en cadenas bilaterales llamadas cadenas simpáticas, en plexos regionales como lo plexos aórticos o en la cercanía de los órganos.

Los nervios craneales, en su mayoría se originan en el tronco cerebral, excepto el nervio olfatorio y el nervio óptico, inervan a la cabeza y al cuello (Purves, Augustine 2004).

Los receptores del equilibrio en los vertebrados se encuentran representados por el vestíbulo, el cual está compuesto por dos vesículas con otolitos, el sáculo y el utrículo, acompañadas de los tres conductos semicirculares orientados en los distintos planos del espacio. Los receptores están equipados con células ciliadas que hacen sinapsis con neuronas ganglionares, que llevan la información al tronco cerebral (Purves, Augustine 2004).

El ojo humano también es una estructura globular; equipado con córnea, cristalino y cuerpo vítreo, posee un músculo ciliar que puede cambiar el diámetro del cristalino para permitir el enfoque en la visión cercana, un iris muscular que controla el diámetro pupilar. La retina humana posee fotorreceptores sensibles a la luz blanca y al color y se denomina indirecta, pues la luz debe atravesar su espesor para llegar a los fotorreceptores que se disponen profundos en ella.

En el humano la movilidad de los músculos voluntarios depende totalmente de la función del sistema nervioso central. Sólo los músculos lisos y los músculos estriados involuntarios, dependen de circuitos ganglionares locales pero habitualmente están modulados por centros medulares o del tronco cerebral.

El sistema nervioso periférico del pulpo en comparación con el de los vertebrados, tiene una mayor autonomía del nivel central. Hay una compleja red a nivel de los tentáculos que gobierna la motilidad de estos apéndices, pero que simultáneamente obedece a las directrices generales del cerebro.

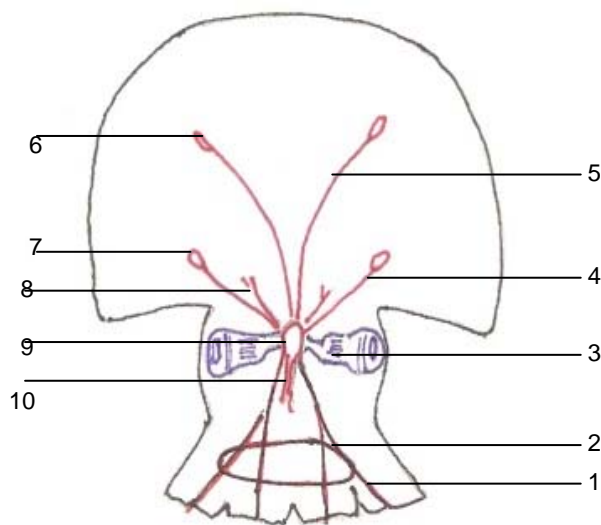
El sistema de los cromatóforos no tiene comparación en los mamíferos y solo tiene par en el mimetismo de los camaleones y algunas especies de peces (Kardong 1998).

El control central preferente se hace patente en la especialización de la llamada "marcha" en algunos tentáculos, y el uso del sifón como instrumento para modificar el ambiente (Sumbre, Gutfreud, Graziano 2001).

De igual forma, la correlación de patrón del mimetismo con los patrones del ambiente, usando la información visual, requiere de una gran articulación de la información entre los niveles central y periférico (Mather 2006).

En los estatocistos hay un hecho curioso, poco frecuente en los vertebrados; éste es la presencia de células receptoras ciliadas con axón, que al mismo tiempo serían receptores y primeras neuronas de una vía aferente; sin embargo, hay una fuerte homología funcional entre el estatocisto y el sistema vestibular de los vertebrados, aunque la disposición anatómica es sustancialmente diferente (Young 1959)

Figura 6.8 Esquema del sistema nervioso periférico del pulpo, vista anterior.



1 nervio braquial, 2 anillo braquial, 3 tracto óptico, 4 nervio estrellado, 5 nervio visceral, 6 ganglio visceral, 7 ganglio estrellado, 8 nervio infundibular, 9 ganglio esofágico, 10 nervio bucal. Modificado de (Brusca, Brusca 2005).

6.8 Neurotransmisores y neuroquímica del cerebro del pulpo

6.8.1 Peptidos

Los péptidos, aunque de más reciente estudio que los llamados neurotransmisores clásicos como las catecolaminas y la acetilcolina, parecen haberse desarrollado temprano en la evolución de los invertebrados. A continuación se resumen los hallazgos alrededor de un grupo de péptidos.

La apewamida es un polipéptido con la siguiente secuencia de aminoácidos: alanina, glicina, prolina y triptofan; se ha ubicado en los lóbulos frontal inferior y óptico inferior y se relaciona con las funciones quimiotácticas, olfativas y reproductivas (Di Cristo 2005).

El Neuropeptido Y se ha ubicado en el lóbulo óptico, tanto en la corteza como en el neuropilo. De igual forma, se ha detectado en el lóbulo olfatorio y el lóbulo frontal. Suele aparecer en conjunto con la hormona liberadora de corticotropina (Susuki 2003).

La Hormona liberadora de Gonadotrofinas se localiza en el cerebro del pulpo, en áreas involucradas en las funciones de la memoria, viscerales y de la alimentación, tanto en áreas motoras como sensitivas (Minakata 2009). Se ha logrado hibridar esta hormona en los lóbulos cerebrales tanto en la corteza como en el neuropilo, particularmente con una fuerte presencia en los lóbulos subpeduncular y olfatorio (Iwakoshi, Ukena 2004).

La octopresina y la cefalotocina: La octopresina se encuentra en el cerebro supra e infraesofágico, así como en los ganglios basal y gástrico, y se halla involucrada en las funciones de circulación, alimentación y reproducción. La octopresina deriva de un precursor compuesto por un péptido señalizador y un componente no peptídico; la porción peptídica funcional pertenece a la familia de la oxitocina y la vasopresina (Takuwa-Kuroda 2003).

Así mismo, la cefalotocina se ha demostrado en el lóbulo ventral medial vasomotor; funcionalmente participa en la circulación, la alimentación y la reproducción (Takuwa-Kuroda 2003).

La calretinina es una proteína ligadora de calcio que ha sido localizada en los lóbulos: vertical, frontal, bucal, pedal, paleovisceral y basal. Desde el punto de vista celular se ha marcado en neuronas corticales, amacrinas y gliales (Altobelli 2006).

6.8.2 Neurotransmisores no peptídicos

Son reconocidos como los no constituidos por moléculas poliméricas; tienen estructuras sencillas y son ubicuos en toda la escala zoológica.

El glutamato está ampliamente distribuido en el cerebro del pulpo y está comprometido con múltiples funciones. En el terreno de las funciones motoras, participa en la inervación los músculos de los tentáculos y de la glándula de tinta. Es el neurotransmisor involucrado en la expansión de los sáculos de los cromatóforos en las actividades de mimetismo (Di Cosmo, Di Cristo 2006). También el glutamato participa en los circuitos aferentes relacionados con el equilibrio, el tacto y la visión.

Así mismo, se involucra en actividades de integración como las relacionadas con el aprendizaje y la memoria. Esta participación se ha documentado con el uso de bloqueadores específicos como CNQx, DNQx y Kinurenato. Adicionalmente, en los centros de control neuroendocrino se le localiza participando en el control de la reproducción (Di Cosmo, Di Cristo 2006).

El glutamato se ha podido mapear en los lóbulos ópticos, frontal, vertical superior y olfatorio (Di Cristo 2009). Los receptores para el glutamato identificados en el pulpo son los tipos AMPA y NMDA. El glutamato es un neurotransmisor común en vertebrados en insectos y crustáceos.

Los neurotransmisores clásicos como las catecolaminas están involucrados en la función de los cromatóforos (Messenger 2001), al igual en que en la inervación de los vasos (Andrews, Tansey 1983)

La acetilcolina transferasa es un indicador de la presencia de los circuitos colinérgicos y puede ser marcada en los tejidos. En el cerebro del pulpo se le ha ubicado en el lóbulo óptico, olfatorio y penduncular, tanto en la corteza como en el neuropilo; hay correlación entre los circuitos colinérgicos y el aprendizaje (D'este, Kimura 2008).

6.8.3 Anatomía comparada y los neurotransmisores

La presencia de los neurotransmisores clásicos en el sistema nervioso del pulpo como catecolaminas, acetilcolina y glutamato, no es una sorpresa frente al hallazgo reiterativo de dichas moléculas en la mayoría de los filos animales. Dichos transmisores permanecen a lo largo de los grupos en funciones fundamentales en el cerebro vertebrado. Esta persistencia se interpreta como la tendencia general en la evolución de conservar los mecanismos bioquímicos.

En cuanto a los neurotransmisores peptídicos sorprende la antigüedad del uso de los peptidos, desde hace más de quinientos millones de años. La multiplicidad de efectos y la variabilidad de las familias peptídicas, resulta creciente en la medida que se buscan en los diferentes grupos de invertebrados.

6.9 Funciones neuroendocrinas

La integración de las funciones de control es un rasgo sobresaliente en la función de los cerebros. En este siglo se ha realizado un avance en el conocimiento de este hecho en el cerebro del pulpo.

La glándula óptica es una estructura homóloga de la hipófisis de los vertebrados; tiene conexiones con el tracto óptico y produce la hormona liberadora de gonadotropinas (Minakata, Shigeno 2009). La glándula óptica es controlada por el lóbulo olfatorio a través de circuitos glutaminérgicos. En la glándula se han demostrado receptores del tipo NMDA para el glutamato y la señalización intracelular es a través de la sintetasa del óxido nítrico (Di Cristo 2008). Existe un eje neuroendocrino conformado por el cerebro particularmente por el lóbulo olfatorio, la glándula óptica y la gónada. Este eje controla la reproducción y la alimentación (Iwakoshi-Ukena 2004).

Se ha determinado que el lóbulo subpeduncular controla la glándula óptica y su influjo es de naturaleza inhibitoria. Cuando se remueve este lóbulo, se inicia el crecimiento ovárico y todos los eventos necesarios para llegar a la postura de los huevos. Cuando se realiza la postura de los huevos, se induce la detención de la alimentación de los individuos.

6.9.1 Anatomía comparada de la función neuroendocrina del cerebro

El eje neuroendocrino clásico descrito en los vertebrados aparece con sus elementos básicos representados en el pulpo, interviniendo en la reproducción y el metabolismo, lo cual destaca el control del sistema nervioso de la mayoría de las funciones endocrinas en el cerebro en el pulpo.

El hipotálamo del cerebro humano contiene células neurosecretorias en los núcleos supraóptico y paraventricular, que producen los neuropeptidos vasopresina y oxitocina. A través de un sistema porta arterial se comunica con la hipófisis a la cual se envían los productos del llamado sistema secretorio parvocelular, reconocidos como hormonas liberadoras hipotalámicas y hormonas inhibitoras (Nolte 2009). Las hormonas liberadas por el hipotálamo son el factor liberador de corticotropina (CFR), el factor liberador de tirotropina (TRF), el factor liberador de Gonadotropina (GnRF), el factor liberador de hormona de crecimiento (GHRF), somatostatina, el factor inhibidor de prolactina (PIF), el factor liberador de hormona estimulante de melanocitos (MSHRF) y múltiples factores inhibidores. Por medio de estas hormonas el hipotálamo controla la reproducción, el crecimiento, el metabolismo y la alimentación (Afifi, Bergman 2005).

En el pulpo está bien documentada la presencia del factor liberador de gonadotropinas en el lóbulo olfatorio, al igual que del factor liberador de corticotropina. El lóbulo olfatorio es homólogo para la función del hipotálamo y la glándula óptica lo es de la hipófisis de los vertebrados.

6.10 Neuroanatomía del aprendizaje en el pulpo

Dada la complejidad del comportamiento del pulpo y su llamativa capacidad de aprender, se ha venido estudiando su substrato neurológico desde hace unos 50 años.

De los lóbulos del cerebro, el vertical se ha relacionado con el aprendizaje de corto y largo plazo. El lóbulo vertical está dividido en cinco giros y es el lóbulo más dorsal. Su principal aferencia es a través del lóbulo subvertical. Recibe aferencias del lóbulo subvertical y braquial con información de los tentáculos y de la boca. De otro lado, se describen tres lóbulos subverticales. Las aferencias del lóbulo subvertical se dirigen a los lóbulos ópticos. El primer lóbulo recibe aferencias ópticas; el segundo y el tercero, reciben aferencias del lóbulo basal medio y del lóbulo magnocelular (Boycott, Young 1954).

Experimentos de tetanización consistentes en cuatro trenes de descargas sucesivas aplicadas en el lóbulo vertical, mejoraron los resultados en tareas de aprendizaje. Por el contrario, la transección del lóbulo causó la disminución de la respuesta de corto y largo plazo (Shomrat, Zarrella 2008).

La lesión intencional del cincuenta por ciento del lóbulo vertical causa daño en el aprendizaje visual (Fiorito, Chichery 1995). El lóbulo vertical está constituido por cerca de 25 millones de neuronas amadrinas y 65.000 neuronas grandes. A él arriban cerca de 1.8000.000 fibras aferentes procedentes del lóbulo superior frontal. Sin embargo con la preservación de solo 13.000 neuronas se conserva la capacidad de aprendizaje (Boycott 1965).

En el lóbulo vertical se ha documentado la potenciación de largo término que siempre se ha considerado un mecanismo fundamental en el aprendizaje. Hay evidencia, también de cambios de plasticidad en las membranas presináptica y postsináptica (Hochner 2003).

En el estudio de aprendizaje del pulpo se han descrito diversas modalidades como las siguientes: el aprendizaje vicariante, espacial, táctil de corto y largo término.

El aprendizaje vicariante es un tipo de aprendizaje literalmente por sustitución, en el cual un individuo aprende observando a otro realizar una tarea. En el pulpo es un aprendizaje demostrado a través de experimentación en modelos con condicionamiento negativo en el que se usa un estímulo desagradable, (aversivo) o condicionamiento positivo (con recompensa). Un pulpo realiza la tarea, mientras es observado por un pulpo testigo. El pulpo observador requiere menos tiempo para realizar el aprendizaje que los pulpos que no fueron observadores. En el experimento del investigador Graciano

Fiorito el estímulo consistía en bolas de colores. En esta experiencia se documentó movimientos de seguimientos oculares y cefálicos en el pulpo testigo dirigidos hacia el pulpo que interactuaba con las bolas (Fiorito, Scotto 1992).

El pulpo es capaz de un aprendizaje espacial; al observar su comportamiento en el ambiente, es claro que trabaja con un mapa de navegación, el cual le permite retornar a su guarida desde diferentes ubicaciones y patrullar áreas de alimentación o forrajeo cambiantes (Mather 2010). También puede reconocer texturas y asociarlas con tareas específicas: pueden diferenciar cubos y esferas. En este aprendizaje intervienen el lóbulo frontal inferior y subfrontal (Boycott 1965).

Ya el investigador Boycott había descrito dos modalidades de memoria discriminadas por la duración del aprendizaje. Una memoria de corto plazo con una duración de dos horas y otra de largo plazo con una duración de cerca de dos semanas (Boycott 1965).

Los pulpos parecen reconocer imágenes en el espejo y pueden cazar presas usando la imagen especular como guía; sin embargo, no son capaces de reconocer su propia imagen. Otros cefalópodos como el calamar reconocen su imagen aumentada como un posible agresor (Mather 2010).

En el ámbito de la investigación neurofisiológica es interesante el reporte de potenciación de largo término en el lóbulo vertical, después de la estimulación con alta frecuencia, en individuos anestesiados. Por el contrario, la sección del lóbulo vertical causa una significativa disminución de la memoria de largo plazo, sin compromiso de la memoria de corto plazo. Esta sección compromete las aferencias del lóbulo frontal medial superior. Estos resultados permiten postular dos circuitos diferentes para el proceso de la memoria, aunque ambos se relacionarían con el lóbulo vertical (Shomrat, Zarella 2008).

6.10.1 Anatomía comparada del aprendizaje

Entre los vertebrados y el pulpo hay una coincidencia sorprendente acerca de las posibilidades de aprendizaje. El pulpo realiza tareas equivalentes a las realizadas por mamíferos y aves. Tareas que raramente ejecutan peces y reptiles.

Los mecanismos neurales de la memoria están relacionados con la potenciación postsináptica en el hipocampo. Esta potenciación se define como el aumento de la fuerza de la sinapsis, que se caracteriza por: la especificidad en la aferencia; la asociatividad, la cual se refiere a la simultaneidad de las estimulaciones; y la dependencia del estado de la membrana postsináptica. De tal manera que una vía neural que se utiliza con frecuencia y sucesivamente cambia su eficiencia de conducción. Estos mecanismos se han estudiado extensamente en las células piramidales de los hipocampos de los roedores (Purves, Augustine 2004).

Los mecanismos bioquímicos involucrados en el aprendizaje de los mamíferos incluyen al glutamato como neurotransmisor y sus receptores tipo NMDA (N-metil D aspartato), que al perder el bloqueo por iones de magnesio, permiten el ingreso de calcio, que induciría los cambios en la membrana postsináptica responsables de la potenciación postsináptica. Entre los cambios señalados se describe el aumento de otras clases de receptores para el glutamato tipo AMPA (amino 3-hidroximetil 4-isoxazol propionato) y de otros tipos de proteínas celulares (Purves, Augustine 2004).

A sí mismo, hay una semejanza en la focalización del proceso de aprendizaje en regiones específicas, con una diferenciación en modalidad de corto y largo plazo. Para el aprendizaje habría una homología funcional entre el lóbulo vertical del pulpo y el hipocampo de los mamíferos.

Las cortezas de asociación en el cerebro humano se caracterizan por no recibir aferencias directamente, sino información proveniente de otras áreas que ya han procesado la información (Purves, Augustine 2004). De igual manera, sucede en el lóbulo vertical y frontal del pulpo.

En el cerebro humano el hipocampo, un área de la arquicorteza humana, se reconocen tres componentes anatómicos: el giro dentado, el hipocampo propiamente dicho y el subículo. Desde el punto de vista histológico, se reconocen tres capas: molécula, granular y piramidal. El hipocampo recibe aferencias de la mayoría de áreas de asociación del cerebro por medio de la corteza entorrinal y por otra parte, envía eferencias a la mayoría de la corteza desde el subículo a través del fornix. El hipocampo es indispensable para la memoria declarativa en el ser humano, particularmente la

memoria llamada de tipo anterogrado (Nolte 2009). Las lesiones del hipocampo bilaterales interfieren seriamente en el aprendizaje, en forma similar al problema ocasionado por la lesión intencional del lóbulo vertical del pulpo.

6.11 EL Comportamiento del pulpo

El comportamiento es la expresión del sistema nervioso. Los pulpos al igual que otros cefalópodos, presentan un comportamiento complejo y altamente adaptativo. Las principales características de este comportamiento han sido caracterizada por la investigadora Mather (Mather 2006).

El ciclo vital se caracteriza por una vida corta, de alrededor de dos años, sin cuidados parentales, las crías crecen rodeadas de depredadores y ellos mismos son predadores de otros invertebrados (Mather 2006).

Son cazadores activos y tienen áreas de forrajeo o de caza. Su conducta es claramente exploratoria y es muy adaptable a los cambios ambientales. Los individuos son capaces de manipular objetos de su ambiente a través de sus tentáculos y del chorro de agua que expelen por su sifón, como cuando abren y cierran su guarida (Mather 2006).

En algunas ocasiones al parecer sin propósito definido, manipulan objetos del ambiente, en el laboratorio termómetros y frascos, actividad que se ha caracterizado como juego. Este tipo de actividad lo realizan individuos juveniles hasta el momento de la madurez. El pulpo es capaz de interactuar con ambientes extraños, de tal manera que en los laboratorios puede escapar de sus tanques y atacar otras especies en tanques diferentes. (Mather 2006).

Su actividad es de predominio nocturno y su ciclo circadiano es controlado por la luminosidad (Mather 2006).

El camuflaje es una cualidad particular manejada por medio del sistema de cromatóforos, el cual puede generar diversos patrones predeterminados concordantes con la luminosidad del fondo en el cual reposa el individuo. Esta capacidad también se utiliza como señales para potenciales parejas o competidores. Individuos juveniles pueden

usar patrones engañosos para su provecho individual. Por otra parte, utilizan su bolsa de tinta para escapar de los predadores u objetos intimidantes. (Mather 2006)

La madurez sexual ocurre al final del ciclo vital y parece estar regulada por las horas de luminosidad. Los adultos que se reproducen, suspenden su alimentación e inician un proceso de emaciación que termina en la muerte. Durante el proceso hay un deterioro general. Se han descrito disminución de la exactitud y coordinación de los movimientos. (Mather 2006)

Un aspecto interesante es cómo la actividad del pulpo es primordialmente nocturna, con reposo durante el día; cuando se les mantiene en iluminación permanente presenta alternación de periodos de actividad y reposo. Se han caracterizado también períodos “fuera de línea”, para actividades complejas y de memoria (Brown, Piscopo 2006). Existe un eje neuroendocrino conformado por el cerebro por medio del lóbulo olfatorio, la glándula óptica y la gónada. Este eje controla la reproducción y la alimentación (Iwakoshi-Ukena 2004).

La investigadora Mather ha planteado la sumatoria de las características conductuales del pulpo como son aprendizaje, memoria y orientación espacial; como un conjunto que permitiría una conciencia de individualidad, que se ha asociado a la percepción del dolor y de estados de stress; esto llevaría según esta autora a plantear una ética de la experimentación en la investigación con los cefalópodos. Señala las variaciones i de comportamiento individual así como también una actitud amigable y colaborativa con los investigadores como si el animal fuera domesticado (Mather, Anderson 2007).

6.11.1 Anatomía comparada de la conducta

La conducta exploratoria se relaciona con las capacidades de aprendizaje y consecuentemente con la adaptación a ambientes cambiantes. Esta conducta implica un alto nivel de asociación, y es la base también de las actividades de juego y del aprendizaje vicariante. Las áreas de asociación del lóbulo vertical y frontal del pulpo son equivalentes del lóbulo frontal y temporal en los mamíferos (Purves, Augustine 2009).

El control de la conducta en los seres humanos está relacionado con un sistema funcional denominado límbico; este sistema comprendería el giro del cíngulo, el giro parahipocámpal y muchas otras estructuras asociadas a ellos como la amígdala, el hipocampo, los núcleos septales, el hipotálamo, la sustancia reticular del mesencéfalo, las áreas olfatorias, y diversas áreas corticales como la corteza prefrontal. La integración de la conducta y las funciones autonómicas viscerales se lleva a cabo en el hipotálamo, al controlar las funciones de alimentación, agresividad, sueño y la conducta sexual. Este control se logra por medio del sistema autónomo y del sistema neuroendocrino (Nolte 2009).

En el cerebro del pulpo el gran regulador de las conductas de alimentación y reproducción es el lóbulo olfatorio, en la parte neuroendocrina. En la parte visceral el lóbulo paleovisceral parece controlar el sistema de ganglios periféricos. Ambos sistemas tienen aferencia del lóbulo óptico y una importante correlación con la iluminación. (Iwakoshi-Ukena 2004)

7. Conclusiones

Al comparar los sistemas nerviosos del pulpo y del humano, se encuentra una gran similitud entre los neurotransmisores clásicos y peptídicos, indicando una gran conservación de los mecanismos bioquímicos en la evolución del sistema nervioso. Sorprende en particular la conservación de la función del glutamato como neurotransmisor y sus receptores a lo largo de la distancia evolutiva entre las dos especies.

A nivel de las neuronas y los circuitos neuronales, hay una diferencia marcada entre el tipo de neuronas que predominan en el sistema nervioso en las dos especies. En el sistema nervioso de los pulpos, al igual que en general en el grupo de los invertebrados, predominan las neuronas monopolares. En el sistema nervioso humano por el contrario, predominan las neuronas multipolares. Es llamativo cómo al necesitar la realización de funciones complejas, en ambas especies se aumentan el número de neuronas global, el número de neuronas cortas de asociación en particular; así como el número de sinapsis en las redes neuronales.

En la distribución macroscópica del cerebro hay una gran diferencia entre los del humano y del pulpo. No hay en el sistema nervioso del pulpo una distribución equivalente a los órganos encefálicos, o algo similar a la medula espinal. Todas las funciones centrales están localizadas en el cerebro.

Desde el punto de vista funcional, al comparar los dos cerebros se encuentran áreas somatosensoriales similares como la función visual en el lóbulo óptico del pulpo y el lóbulo occipital del humano. El equilibrio y las aferencias somatosensoriales de los tentáculos al lóbulo pedal frontal. Las aferencias de la boca y los órganos viscerales al lóbulo bucal y paleovisceral. Estas áreas funcionales anteriores equivaldrían en el cerebro humano, a los lóbulos parietales para la somestesia y el gusto, el tronco cerebral

y el cerebelo para el equilibrio. En el campo de la función motora los lóbulos basales del pulpo serían los equivalentes del lóbulo frontal.

Las funciones complejas de asociación constituyen una gran homología entre los dos cerebros. El lóbulo vertical, subvertical, el lóbulo frontal y también el lóbulo óptico son extensas áreas de asociación en el pulpo. En el humano corresponderían a las funciones realizadas por la mayor parte de los lóbulos frontal, parietal y temporal y de áreas particularmente especializadas como el hipocampo.

El desarrollo de redes neuronales masivas y robustas es un rasgo común en los dos cerebros. A pesar de sus diferencias y de sus distintas historias evolutivas, parece ser una necesidad sistémica para desarrollar funciones complejas. Esto se demuestra en la homología de circuitos neurales entre: el lóbulo vertical y el hipocampo, entre el lóbulo peduncular y el cerebelo, entre el lóbulo óptico y el lóbulo occipital.

Es claro que las particulares características de la conducta del pulpo como su curiosidad, adaptabilidad a ambientes cambiantes, superación de obstáculos, aprendizaje de corto y largo plazo y el comportamiento domesticado en el laboratorio, están relacionados con un substrato neural complejo organizado en un cerebro que funcionalmente se aproxima en muchos aspectos al cerebro de los vertebrados. Este cerebro en su organización presenta varios aspectos comunes y similares con el cerebro humano.

Las coincidencias a nivel del sistema neuroendocrino, particularmente un eje conformado por el lóbulo olfatorio, la glándula óptica y la gónada que es homólogo del eje hipotálamo-hipofisiario-gonadal de los mamíferos, así como la similitud del funcionamiento del sistema periférico visceral, indica la gran antigüedad de este tipo de sistemas y por supuesto, una alta conservación de sus particularidades organizativas.

El sistema nervioso periférico demuestra una gran independencia del control central como en la mayoría de los invertebrados. Pero, a diferencia de la emergencia de la medula espinal o el tronco cerebral, los nervios emergen directamente del cerebro.

Analizando desde una mirada evolutiva las semejanzas entre los sistemas nerviosos del pulpo y el humano se concluye que, a causa de la distancia de cerca de 500 millones de

años de evolución, estas coincidencias son producto de la conservación de rasgos muy antiguos, o a la reutilización y amplificación de mecanismos exitosos de organización neural, lo cual constituye el fenómeno de la convergencia evolutiva. Sin embargo, debe recordarse que el origen de los cordados es una incógnita no completamente resuelta. De todas maneras aceptando el origen de los cordados a partir del grupo de los equinodermos (las estrellas y los erizos de mar). La pregunta siguiente acerca de las relaciones entre los protostomos (la mayoría de los invertebrados incluyendo los pulpos) y los deuterostomos (los cordados, los equinodermos y otros grupos) es una cuestión enigmática. Desafiando estos interrogantes encontramos un grupo de invertebrados con un cerebro complejo, circulación cerrada y un ojo complejo, similares a las mismas estructuras de los vertebrados.

Bibliografía

1. AFIFI A K, BERGMAN R A, Neuroanatomía funcional Texto y atlas. 2 ed. McGraw Hill 268-270. 2007
2. ALTOBELLI GG, CIMINI V. Calretinina distribution in the octopus brain: an immunohistochemical and in situ hybridization histochemical analysis. Brain Research. 1132(1): 71-7. 2007
3. ANDREWS P L, TANSEY E M. Aminergic innervation of blood vessels of octopus vulgaris. Cell Tissue Research 1, 230(1): 229-32 1983
4. ATSUSHI O, KASUHO I, TAKASHI G. Comparative analysis gene expression For convergent evolution for camera eye between octopus and human. Genoma research. 14: 1555-61. 2004
5. BENGTON S. Palaeontology: A little kraken wakes. Nature 465: 427-428 2010
6. BOYCOTT B B, Learning in the octopus. Scientific American. 212: 45-50. 1965
7. BOYCOTT B B, YOUNG J Z. A memory system in Octopus Vulgaris Lamarck. Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Science volume 143: 449-480 1954
8. BROWN ER, PISCOPO S, De Stefano R, Giuditta A. Brain and behavioural evidence for rest-activity cycles in Octopus vulgaris. Behavior Brain Research. 172(2):355-9. 2006
9. BRUSCA R C, BRUSCA J B. Invertebrados 1 ed McGraw-Hill Interamericana 810-823,941-946. 2005
10. CROOK R, BASIL J A biphasic memory curve in the chambered nautilus, Nautilus pompilius L.(Cephaopoda: Nautiloidea). The journal of Experimental Biology. 211: 1992-1998 1992

11. D'ESTE I, kimura s, casini a, matsuo a, bellier jp, kimura h, Renda TG. First visualization of cholinergic cells and fibers by immunohistochemistry for choline acetyltransferase of the common type in the optic lobe and peduncle complex of *Octopus vulgaris*. *Journal comparative Neurology*. 509(6):566-79. 2008
12. DI COSMO A, DI CRISTO C, MESSENGE JB L. Glutamate and its ionotropic receptors in the nervous system of cephalopods. *Current Neuropharmacology*. 4: 305-312. 2006
13. DI CRISTO C, VAN MINNEN J, DI COSMO A. The presence of APGWamide in *Octopus vulgaris*: a possible role in the reproductive behavior. *Peptides*. (1): 53-62. 2005
14. DI CRISTO C, DE LISA E, Di. Cosmo A Control of GnRH expression in the olfactory lobe of *Octopus vulgaris*. *Peptides*. 30(3): 538-44. 2009
15. FIORITO G, CHICHERY R. Lesions of the vertical lobe impair visual discrimination learning by observation in *Octopus vulgaris*. *Neuroscience Letter*. 192(2): 117-20. 1995
16. FIORITO G, SCOTTO P. Observational Learning in *Octopus vulgaris*. *Science*. 256: 547. 1992
17. FUTUYMA D J. *Evolutio*. Sinauer Associates Inc. 2 ed. 102-115 2009
18. GRASSO F W. Sensational Sucker. *Scientific American*. October 78-79. 2010
19. GRIMALDO A M, AGNISOLA C, FIORITO G. Using ultrasound to estimate brain size in the cephalopod *Octopus vulgaris* cuvier in vivo. *Brain research*. 1183: 66-73. 2007
20. HOCHNER B, BROWN E R, LANGELLA M, SHOMRAT T G, FIORITO G. Learning and Memory Area in the Octopus Brain Manifests a Vertebrate-Like Long-Term Potentiation. *Physiology*. 90(5): 3547-3554. 2003
21. HOCHNER B, SHOMRAT T, FIORITO G. The octopus: A model for a comparative analysis of the evolution of learning and memory mechanisms. *Biology Bulletin* 210: 308-317. 2006

22. HOCHNER B.. Functional and comparative assessments of the octopus Learning and memory system. Hochner B.. *Front Biosci (Schol Ed)*. 2:764 – 71. 2010
23. IKEDA Y A. Perspective on the study of cognition and sociality of cephalopod mollusk, a group of intelligent marine invertebrates. *Japanese Psychological Research*. vol 51 3: 146-153. 2009
24. IWAKOSHI-UKENA E, UKENA K, TAKUWA-KURODA K, KANDA A, TSUTSUI K, MINAKATA H. Expression and distribution of octopus gonadotropin-releasing hormone in the central nervous system and peripheral organs of the octopus (*Octopus vulgaris*) by in situ hybridization and immunohistochemistry. *J Comp Neurol*. 477(3):310-23. 2004
25. KARDONG V K. Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución. McGraw Hill. 2 ed. 4-22, 71-78, 212-213 618-658. 2007
26. KIMURA T, SHOUNO O, MATSUMOTO G. The central afferent organization of the gravity receptor of statocyst of octopus vulgaris. *Neuroscience* 7(2): 461-76.1982
27. LEE P N, CALLAERTS P, DE COUET H G, MARTINDALE M Q. Cephalopod hox genes and the origin of morphological novelties *Nature* 424:1061-1065. 2003
28. MATHER J A, Behavior Development: A Cephalopod Perspectiva. *Internationa Journal of Comparative Psychology*, 19: 98-115. 2006
29. MATHER JA, ANDERSON RC. Ethics and invertebrates: a cephalopod perspective. *Dis Aquat Organ*. 75(2):119-29. 2007
30. MATHER JA. Conscious Cogn. Cephalopod consciousness: behavioral evidence *Conscious Cogn*. 17(1):37-48. 2008
31. MATHERJ, Anderson C. What behavior can we expect of Octopuses? [www.cephalopod page](http://www.cephalopodpage.com) October 22, 2010
32. MENKES J H, SARNAT H B, MARÍA B L. *Child Neurology*. 7 ed. Lipincott Williams Wilkins cap 5. 2006.
33. MESSENGER JB. Cephalopod chromatophores: neurobiology and natural history. *Biol Rev Camb Philos Soc*. 76(4):473-528. 2001.

34. MINAKATA H, SHIGENO S, KANO N, HARAGUCHI S, Osugi T, Tsutsui K.J. Octopus gonadotrophin-releasing hormone: a multifunctional peptide in the endocrine and nervous systems of the cephalopod. *Neuroendocrinology*. 21(4): 322-6. 2009
35. NOLTE J. *The human brain: an introduction to its functional anatomy* 6 ed. Mosby. 1-37 494-523 508-607. 2009
36. PURVES D, Augustine G J, Fitzpatrick D, Hall W C, Lamantia A S. *Neurociencia*. 3 ed. Ed. Panamericana. 2008 de Neuroscience Sinauer Associates 639-667 681-706 811-812. 2004
37. SAIDEI W M. Connections of the octopus optic lobe: an HRP study. *Journal of Comparative Neurology*. 206(4): 346-58. 1982
38. SAIDEL W M. Evidence for visual mapping in the peduncle lobe of octopus. *Neuroscience Letter* 24(1): 7-11 1981
39. SHOMRAT T, ZARRELLA I, FIORITO G, HOCHNER B. The octopus vertical lobe Modulate short-term learning rate and uses LTP to acquire long-term memory. *Current Biology*. 18(5): 337-342. 2008
40. STANKUS T, Octopus. Behavior, intelligence, learning, personality, problem solving y consciousness SLA Biomedical and Life sciences division blog August 04, 2010.
41. SUMBRE G, FIORITO G, FLASH T, HOCHNER B. Octopuses Use a Human-like Strategy to control precise point-to-point arm movements. *Current Biology*. 16: 767-772. 2008
42. SUMBRE G, GUTFREUND Y, FIORITO G, FLASH T, HOCHNER B. Control of octopus arm extensión by a preipheral motor program *Science* 293(5536): 1845-1848 2001.
43. SUZUKI H, MURAOKA T, YAMAMOTO T. Localization of corticotropin-releasing Factor- immunoreactive nervous tissue and colocalization with neuropeptide Y-like substance in the optic lobe and peduncle complex of the octopus (*Octopus vulgaris*). *Cell Tissue Research*. 313(1):129-38. 2003
44. TAKUWA-KURODA K, IWAKOSHI-UKENA E, KANDA A, MINAKATA H. Octopus, Whico owns the most advanced brain in invertebrates, has two members of

- vasopressin/oxytocin superfamily as in vertebrates. *Regul Pept.* 115(2):139-49. 2003
45. YOUNG J. Z. The statocyst of *Octopus Vulgaris*. *Proceedings of the Royal Society Of London Series B, Biological Science.* 152: 3 -29. 1959
46. YOUNG J. Z. The optic lobes of *octopus vulgaris*. *Phil Trans. B.* 245: 19-55. 1961
47. ZULLO L, SUMBRE G, AGNISOLA C, FLASH T, HOCHNER B. Nonsomatotopic Organization of the higher motor centers in octopus. *Current Biology.* 19(19):1632-6. 2009.