

# Notas

## Introducción.

1. «El novio de Robotina». *Los Supersónicos*, creado por William Hanna y Joseph Barbera. Temporada 1, episodio 8, 1962.
2. Cuthbertson, 2022.
3. Ancho de una sinapsis de aproximadamente veinte nanómetros (Zuber *et al.*, 2005). Dentro de un milímetro cúbico existen más de mil millones de conexiones (Faisal *et al.*, 2005).
4. Cita de Hinton recuperada de «U of T computer scientist takes international prize for groundbreaking work in AI». U of T News. 18 de enero de 2017, <https://www.utoronto.ca/news/u-t-computer-scientist-takes-international-prize-groundbreaking-work-ai>.
5. MacLean, 1990.
6. Cesario *et al.*, 2020, provee una buena descripción general de la visión actual acerca del modelo cerebral triuno de MacLean. Aunque, para ser justos con MacLean, me parece que la mayoría de los problemas con su modelo cerebral triuno se relacionan con su éxito popular. En su obra, MacLean, reconoce sin reparos los numerosos desafíos de su enfoque.
7. Yann LeCun (@ylecun) escribió esto en un *tweet* el 9 de diciembre de 2019.
8. Healy *et al.*, 2013.

## Capítulo 1: El mundo antes de los cerebros

9. Para conocer otros estudios sobre las fuentes hidrotermales y el momento oportuno del surgimiento de la vida, véase Bell *et al.*, 2015; Dodd *et al.*, 2017; Martin *et al.*, 2008; McKeegan *et al.*, 2007.
10. Para conocer un estudio del mundo del ARN y de la evidencia de que el ARN originalmente podía duplicarse a sí mismo sin las proteínas, véase Neveu *et al.*, 2013.
11. El flagelo bacteriano es impulsado por protones y funciona a través de un motor rotativo giratorio. Véase Lowe *et al.*, 1987; Silverman y Simon, 1974.
12. Para saber más sobre indicios de que LUCA poseía ADN, véase Hassenkam *et al.*, 2017. Sobre indicios de que LUCA llevaba a cabo síntesis de proteínas, véase Noller, 2012.
13. J. L. E. Wimmer *et al.*, 2021.
14. Nótese que a los científicos ya no les agrada el término «algas verdes azuladas» porque la palabra «alga» está reservada para una clase de planta unicelular.

15. Figura recuperada de <https://www.scienceimage.csiro.au/image/4203>. Bajo licencia CC BY 3.0. Fotografía por Willem van Aken el 18 de marzo de 1993.
16. Posiblemente, la capacidad de generar oxígeno mediante la fotosíntesis haya aparecido por primera vez en los ancestros de las cianobacterias; véase K. L. French *et al.*, 2015.
17. Cardona *et al.*, 2015; Schirmer *et al.*, 2013.
18. Cabe señalar que las primeras formas de vida podrían haber utilizado una versión menos eficiente y más primitiva de fotosíntesis, una que producía menos energía y no emitía oxígeno como desperdicio. Véase Raymond y Segrè, 2006.
19. T. W. Lyons *et al.*, 2014.
20. Margulis y Sagan, 1997.
21. La Gran Oxidación sucedió hace 2.4 mil millones de años antes de la era común; véase Anbar *et al.*, 2007. Para saber más sobre indicios acerca de qué eliminó a numerosas especies en la Tierra, véase Hodskiss *et al.*, 2019.
22. Técnicamente, lo que evolucionó es la respiración aeróbica, la versión de la respiración que utiliza oxígeno. Para saber más de indicios sobre que la respiración aeróbica evolucionó después de la fotosíntesis oxigénica en las cianobacterias, véase Soo *et al.*, 2017.
23. O'Leary y Plaxton, 2016.
24. La complejidad de las eucariotas puede observarse a través de un microscopio; el término «eucariota» proviene de la observación que se hizo en el siglo xx: todos los descendientes de las eucariotas tenían núcleos (*karyon*) buenos (*eu*) mientras que las bacterias y la vida semejante a las bacterias no contaban con esas estructuras internas y, por lo tanto, se las denominaba «procariotas»: antes (*pro*) de los núcleos (*karyon*).
25. Para saber más de indicios sobre que las eucariotas fueron las primeras células en engullir y digerir internamente formas de vida para obtener comida, véase Cavalier-Smith, 2009.
26. La aparición de las eucariotas se sitúa alrededor de 2 mil millones de años atrás; véase Knoll *et al.*, 2006.
27. Bengtson *et al.*, 2017.
28. Ilustración de Reichert, 1990. Utilizada con permiso.
29. Podría existir una sola excepción: los ctenóforos podrían haber desarrollado neuronas de manera independiente.
30. Bar-On *et al.*, 2018.
31. Technau, 2020.
32. De aquí en adelante, cuando digo «animales», me refiero a los eumetazoos, los metazoos «verdaderos».
33. Arendt *et al.*, 2016.
34. Penny *et al.*, 2014; Wan *et al.*, 2016.
35. Para conocer una investigación acerca del descubrimiento histórico de los sistemas nerviosos, véase McDonald, 2004.
36. Piccolino, 1997; Schuetze, 1983.

37. O'Brien, 2006.
38. Garson, 2015; Pearce, 2018.
39. El descubrimiento de los potenciales de acción en realidad sucedió de manera más gradual y algunos sugieren que ocurrió ya en el año 1848. Véase Du Bois-Reymond, E., 1848.
40. Garson, 2003.
41. Como con casi todo en la biología, existen excepciones: algunas áreas de los cerebros parecen utilizar otras estrategias de codificación, como la codificación temporal.
42. Para saber más sobre la tasa de codificación en hidras, véase Tzouanas *et al.*, 2021. Sobre la tasa de codificación en *C. elegans*, véase Q. Liu *et al.*, 2018; O'Hagan *et al.*, 2005; Suzuki *et al.*, 2003.
43. J. T. Pearson and D. Kerschensteiner, 2015.
44. Parabucki *et al.*, 2019.
45. Esto ha sido observado incluso en los *C. elegans*; véase S. Gao y M. Zhen, 2011.
46. MacEvoy, B., 2015.
47. Figura de B. MacEvoy, 2015. Utilizada con permiso (correspondencia personal).
48. Wang *et al.*, 2016.
49. Eccles descubrió la inhibición; Dale descubrió la neurotransmisión química (Todman, 2008); Sherrington descubrió la sinapsis (R. E. Brown *et al.*, 2021).
50. Véase Bocharova y Kozevich, 2011, para obtener más detalles sobre los músculos de la boca de las anémonas de mar.
51. Se han descubierto pruebas de la inhibición lateral a través de la inhibición sináptica en las hidras; véase Kass-Simon, 1988. No obstante, algunos han argumentado que la inhibición sináptica se encuentra ausente en los cnidarios (Meech and Mackie, 2007).

## Capítulo 2: El nacimiento de lo bueno y lo malo

52. Para saber más sobre pruebas fósiles de los primeros bilaterales, véase Z. Chen *et al.*, 2013, 2018; Evans *et al.*, 2020.
53. Para leer un gran estudio acerca de los primeros bilaterales, véase Malakhov, 2010.
54. Para ser más precisos, los *C. elegans* cuentan con 302 neuronas en su cuerpo entero, mientras que un ser humano posee 85 mil millones en su cerebro; existen otras neuronas en el sistema nervioso humano que se encuentran por fuera del cerebro.
55. De aquí en adelante cada vez que utilice el término «nematodo», me estaré refiriendo a la especie específica de nematodo llamada *Caenorhabditis elegans*.
56. Para ver un ejemplo con gusanos planos, consulte Pearl, 1903. Para ver uno con nematodos, consulte Bargmann *et al.*, 1993; Ward, 1973.
57. Si se desea conocer un gran estudio sobre estas clases de comportamientos en los *C. elegans*, véase Hobert, 2003. Sobre el comportamiento gradiente termal de los *C. elegans*, véase Cassata *et al.*, 2000; Hedgecock y Russell, 1975; L. Luo *et al.*, 2014.
58. Brooks, 1991.

59. *Ibid.*
60. *History | iRobot.* (sin fecha). Recuperado el 5 de marzo de 2023, de <https://about.irobot.com>.
61. Las futuras versiones de la aspiradora Roomba agregaron funcionalidades que le permitieron aprender mapas de la casa.
62. Fotografía por Larry D. Moore en 2006. Imagen publicada en Wikipedia en <https://en.wikipedia.org/wiki/Roomba> bajo licencia CC-BY.
63. Garrity *et al.*, 2010.
64. L. Luo *et al.*, 2014. Para conocer detalles adicionales, véase la gran reseña de Garrity *et al.*, 2010. La neurona «AFD» solo responde a temperaturas «demasiado calientes» cuando la temperatura se encuentra por encima de un umbral determinado (véase Goodman y Sengupta, 2018).
65. Hobert, 2003; Ishihara *et al.*, 2002.
66. Inoue *et al.*, 2015.
67. El circuito exacto para esta inhibición mutua es más complejo pero similar en principio. En los *C. elegans*, hay una neurona sensorial llamada «AWC», que se excita con los olores de valencia positiva. Existen cuatro neuronas descendentes en los *C. elegans* que reciben información de las neuronas sensoriales; estas neuronas descendentes se denominan «AIZ», «AIB», «AIY» y «AIA». La AIZ y la AIB promueven el giro mientras que la AIY y la AIA promueven el movimiento hacia adelante (desarrollado en Garrity *et al.*, 2010). Existe una inhibición mutua entre estas neuronas descendentes: la AIY inhibe la AIB (Chalasanani *et al.*, 2007), la AIY inhibe la AIZ (Z. Li *et al.*, 2014) y la AIA inhibe la AIB (Wakabayashi *et al.*, 2004). Una parte de esta inhibición mutua tiene lugar en un sector aún más inferior; por ejemplo, al integrar la salida inhibitoria de la AIY con la entrada excitatoria de la AIB sobre otra neurona RIB, lo que termina promoviendo giros (Garrity *et al.*, 2010; J. M. Gray *et al.*, 2005). El circuito es caótico, pero el efecto es el mismo; existe una inhibición mutua entre los votos para avanzar hacia adelante y los votos para girar.
68. Davis *et al.*, 2017; Lau *et al.*, 2017.
69. Rengarajan *et al.*, 2019.
70. Davis *et al.*, 2017.

### Capítulo 3: El origen de la emoción

71. Jackson *et al.*, 2019.
72. Barret and Russell, 1999; Russell, 2003.
73. Heilman, 1997; Lang, Bradley y Cuthbert, 1997.
74. Gerber *et al.*, 2008.
75. Jackson *et al.*, 2019; Wierzbicka, 1992.
76. Bridges, 1932; Graf, 2015; Huffman, 1997; Oster, 2012; Saarni *et al.*, 2006.
77. Hills *et al.*, 2004; D. Jones y Candido, 1999; Z. Liu *et al.*, 2018.
78. Chase *et al.*, 2004.

79. Si destruyéramos estas neuronas dopaminérgicas, desaparecería el comportamiento de explotación como respuesta a la comida (Sawin *et al.*, 2000). Hills *et al.*, 2004, demuestra esto y también comprueba que, si dejáramos a esas neuronas intactas, pero evitáramos que la dopamina emitiera señales entre neuronas, el comportamiento de explotación también desaparecería y, si inyectáramos dopamina en el cerebro de gusanos *C. elegans*, de inmediato se evidenciaría la explotación (ralentización y aumento en la frecuencia de giros, como si hubieran detectado comida). Y si inyectáramos dopamina en *C. elegans* incluso después de que las neuronas dopaminérgicas hubieran sido destruidas, el comportamiento de explotación regresaría.

La dopamina genera este estado persistente al permanecer en el fluido extracelular un largo tiempo después de que se activen las neuronas dopaminérgicas. La dopamina logra esto mediante la modulación directa de las respuestas de un conjunto de neuronas. Por ejemplo, la dopamina modula las respuestas de neuronas motoras específicas (Chase *et al.*, 2004) y las respuestas de las neuronas de control de dirección (Hills *et al.*, 2004) y modula las neuronas de valencia de manera directa (Sanyal *et al.*, 2004). La consecuencia de toda esta modulación coordinada es que se obtiene un nuevo estado afectivo de explotación, en el cual los gusanos se mueven lentamente y giran con mayor frecuencia.

80. Rhoades *et al.*, 2019.

81. Para saber más sobre indicios de que la serotonina se libera por la detección de comida en el estómago, véase Gürel *et al.*, 2012.

Si elimináramos las dos neuronas serotoninérgicas relacionadas con el alimento, los gusanos hambrientos ya no se ralentizarían aún más en presencia de comida; véase Sawin *et al.*, 2000. Si se impide la señalización de serotonina, los gusanos no pasan más tiempo descansando cuando están satisfechos que cuando están hambrientos (Churgin *et al.*, 2017). Sin la señalización de serotonina, los gusanos pasan mucho más tiempo exhibiendo un comportamiento de escape/deambulación cuando sienten hambre, como si les llevara más tiempo dejar de buscar comida una vez que están satisfechos (Churgin *et al.*, 2017; Flavell *et al.*, 2013). Una interpretación de esto es que, frente a la ausencia de serotonina, los gusanos manifiestan dificultades para lograr un estado de satisfacción. Si inyectáramos serotonina en el cerebro de un *C. elegans*, pasaría mucho menos tiempo moviéndose en busca de comida cuando siente hambre (Churgin *et al.*, 2017). La serotonina también aumenta la puesta de huevos (Waggoner *et al.*, 1998), el comportamiento de apareamiento (Loer y Kenyon, 1993; Ségalat *et al.*, 1995) y el bombeo faríngeo, el equivalente de la acción de tragar (Ségalat *et al.*, 1995).

82. La función de la serotonina es similar en todos los bilaterales (Gillette, 2006; Tierney, 2020). La serotonina se libera cuando el alimento se encuentra en la boca y desencadena el reflejo de tragar en moluscos (Kabotyanski *et al.*, 2000; Yeoman *et al.*, 1994), nematodos (Hobson *et al.*, 2006; Szø *et al.*, 2000) y anélidos (Groome *et al.*, 1995). En los vertebrados, la experiencia de un estímulo de valencia positiva, incluso cuando se espera, desencadena la liberación de serotonina (Z. Liu *et al.*, 2020; Zhong *et al.*, 2017). La función de la serotonina en la agresión también parece conservarse, ya que la serotonina *disminuye* la agresividad de las ratas (Nikulina *et al.*, 1991), gallinas (Dennis *et al.*, 2008) y crustáceos (Kravitz, 2000). La serotonina cumple un papel en la saciedad de manera sistemática, aunque hay algunas diferencias. La serotonina induce la saciedad y reduce la alimentación en las ratas (Blundell y Leshem, 1975; Grinker *et al.*, 1980), los primates no humanos (Foltin y Moran, 1989), los humanos (McGuirk *et al.*, 1991; Rogers y Blundell, 1979), las moscas (Long *et al.*, 1986), las cucarachas (Haselton *et al.*, 2009), las hormigas (Falibene *et al.*, 2012), las abejas (A. S. French *et al.*, 2014) y los mosquitos (Ling y Raikhel, 2018). Sin embargo, en los anélidos y moluscos esto parece ser diferente; la serotonina parece inducir el

hambre e incrementar la alimentación en anélidos (Lent *et al.*, 1991) y moluscos (Hatcher *et al.*, 2008; Yeoman *et al.*, 1994) y reduce los umbrales de alimentación en ambos (Palovcik *et al.*, 1982).

83. Para conocer un gran estudio acerca de la serotonina, véase Z. Liu *et al.*, 2020.

84. Musselman *et al.*, 2012.

85. Para saber más sobre indicios de que aumentar la serotonina disminuye la alimentación, véase Sharma y Sharma, 2012. Sobre indicios de que aumentar la serotonina incrementa la voluntad de retrasar la gratificación, véase Linnoila *et al.*, 1983.

86. Para saber más sobre la desactivación de las respuestas dopaminérgicas, véase Valencia-Torres *et al.*, 2017. Sobre el adormecimiento de las respuestas de valencia, véase Lorrain *et al.*, 1999.

87. Imágenes de Kent Berridge (correspondencia personal). Utilizada con permiso.

88. Mencionado en Berridge y Robinson, 1998.

89. Heath, 1963.

90. En efecto, Heath creía que las pruebas que había descubierto demostraban que la estimulación septal era placentera y afirmaba que los pacientes parecían sentirse «bien» (Heath, 1963). Sin embargo, otros investigadores condujeron los mismos experimentos y descubrieron que «no existían efectos de “disfrute” durante la estimulación, en contraste con los descubrimientos recabados por Heath» (Schlaepfer *et al.*, 2008).

91. Treit and Berridge, 1990.

92. Morgan *et al.*, 2018.

93. Depresión. Organización Mundial de la Salud, 13 de septiembre de 2021. Consultado el 5 de marzo de 2023 en <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/depression>.

94. La norepinefrina resulta muy excitante para muchos, si no todos, los vertebrados, incluidos los peces (Singh *et al.*, 2015). La octopamina (un compuesto relacionado) aumenta de manera similar la excitación en diversos protóstomos, como los anélidos (Crisp *et al.*, 2010), los artrópodos (Crocker y Sehgal, 2008; Florey y Rathmayer, 1978) y los nematodos (Churgin *et al.*, 2017). La norepinefrina incrementa la agresividad en numerosos vertebrados, incluidos los ratones (Marino *et al.*, 2005). La octopamina incrementa de manera similar la agresividad en las moscas (C. Zhou *et al.*, 2008). La norepinefrina se libera con la inanición en los vertebrados (P. J. Wellman, 2000). La octopamina se libera con la inanición e incrementa el consumo de alimento en los artrópodos (Long y Murdock, 1982), moluscos (Vehovszky y Elliott, 2002) y nematodos (Guo *et al.*, 2015; Suo *et al.*, 2006). La octopamina suprime el condicionamiento del cortejo en los artrópodos (C. Zhou *et al.*, 2012) y también la puesta de huevos en artrópodos (Sombati y Hoyle, 1984) y nematodos (Alkema *et al.*, 2005; Guo *et al.*, 2015; Horvitz *et al.*, 1982).

La valencia específica de la octopamina/norepinefrina y la dopamina podría haberse invertido en los artrópodos (mencionado en Barron *et al.*, 2010): la octopamina media señales apetitivas en grillos (Mizunami *et al.*, 2009; Mizunami y Matsumoto, 2017), abejas (Farooqui *et al.*, 2003; Hammer, 1993), moscas (Schwaerzel *et al.*, 2003) y cangrejos (Kaczer y Maldonado, 2009). La dopamina, en cambio, podría mediar señales de aversión en grillos (Mizunami *et al.*, 2009; Mizunami y Matsumoto, 2017) y moscas (Schwaerzel *et al.*, 2003). Sin embargo, la historia no es tan clara; las recompensas crean estados afectivos positivos dependientes de dopamina en los abejorros (Perry *et al.*, 2016). Además, la falta de octopamina impide el aprendizaje *aversivo* en los dípteros (Mosca, 2017), y diferentes

conjuntos de neuronas de octopamina parecen desencadenar el acercamiento o la aversión en los dípteros (Claßen y Scholz, 2018).

En efecto, existen numerosos químicos excitadores que ejercen efectos sutilmente diferentes (D. Chen *et al.*, 2016), pero esto continúa siendo un «primer intento» instructivo y resulta extraordinario cómo los neuromoduladores individuales se relacionan con estados afectivos específicos en los nematodos. Si bloqueas la norepinefrina, los gusanos pasan un tiempo mucho menor demostrando comportamientos de escape y un tiempo mucho mayor inmovilizados, incluso aunque estén expuestos a estímulos nocivos (Churgin *et al.*, 2017). Los gusanos pierden la capacidad de adoptar el modo «¡Debo salir de aquí y encontrar comida!». La norepinefrina logra esto de la misma manera que cualquier otro neuromodulador: a través de la modulación persistente de las numerosas neuronas que controlan el movimiento y la acción de giro (Rengarajan *et al.*, 2019). Como otros neuromoduladores, la norepinefrina también modula las neuronas de valencia. Sin la norepinefrina, los gusanos fallan a la hora de cambiar su comportamiento de evitación del CO<sub>2</sub> a la atracción cuando sienten inanición (Rengarajan *et al.*, 2019).

95. Churgin *et al.*, 2017; Rex *et al.*, 2004; Suo *et al.*, 2006.

96. Específicamente, el conjunto de compuestos relacionados con la adrenalina (norepinefrina, octopamina y epinefrina).

97. Véase Sapolsky *et al.*, 2000, para conocer un gran estudio sobre la respuesta al estrés. Esta analogía está inspirada en Sapolsky, 2004.

98. Park *et al.*, 2020.

99. Staub *et al.*, 2012.

100. Cheong *et al.*, 2015.

101. Mills *et al.*, 2016; Nieto-Fernandez *et al.*, 2009; Pryor *et al.*, 2007.

102. Ow y Hall, 2020; Seidel y Kimble, 2011.

103. You *et al.*, 2008.

104. Nath *et al.*, 2016.

105. A. J. Hill *et al.*, 2014.

106. Tras quedar expuestos a un estresor como el calor, los gusanos manifiestan un periodo de inactividad que sustenta la supervivencia. Véase Fry *et al.*, 2016; A. J. Hill *et al.*, 2014; Konietzka *et al.*, 2019; Van Buskirk y Sternberg, 2007. Lo mismo sucede con la inanición; véase Park *et al.*, 2020; Skora *et al.*, 2018.

107. Adamo y Baker, 2011.

108. En los gusanos *C. elegans* genéticamente modificados, que contaban con una señalización de insulina reducida (lo que desencadena un estado similar a la depresión), esto es lo que se observa: si se bloquea la serotonina, estos gusanos, al parecer de forma permanente deprimidos, dejan de estarlo (Dagenhardt *et al.*, 2017). Vuelven a moverse y a responder frente a estímulos de comida. De manera fascinante, esta cura serotoninérgica para la depresión parece funcionar desde los *C. elegans* hasta los seres humanos. Los medicamentos principales para tratar la depresión en humanos son los inhibidores selectivos de la recaptación de serotonina (ISRS), como el Prozac, que la evidencia indica que reduce el nivel de serotonina en el cerebro. Aquí radica un aspecto complejo. En un principio, los ISRS aumentan, en efecto, el nivel de serotonina en el cerebro, ya que bloquean la recaptación de serotonina de las sinapsis. Sin embargo, durante el curso de semanas, este

bloqueo cambia las respuestas de las neuronas serotoninérgicas y las hace reducir su señalización y, por lo tanto, su efecto neto es reducir los niveles de serotonina. Es por ello que los ISRS pueden empeorar la depresión en un primer momento, aunque durante el curso de dos a seis semanas, las personas comienzan a mejorar. Por supuesto, aún es debatible si esta historia es correcta.

Suministrarles opioides a ratones reduce sus síntomas de depresión (Berrocoso *et al.*, 2013; Zomkowski *et al.*, 2005).

109. Para tener mayor certeza acerca de esto, considerar lo siguiente: ¿qué acelera la velocidad con la que un gusano se rinde? Las reservas energéticas. Si las reservas energéticas son bajas, como señalan los bajos niveles de insulina, los gusanos se rinden mucho más rápido (Skora *et al.*, 2018). Esto parece ser demasiado simplista como para ofrecer información sobre la depresión o el estrés en los humanos, pero las conexiones te sorprenderían. La insulina mantiene una conexión conocida, aunque misteriosa, con la depresión y el estrés crónico en los seres humanos. Las personas con diabetes (una enfermedad en la que se ve afectada la señalización de la insulina) tienen una tasa de depresión tres veces mayor que la población en general (Anderson *et al.*, 2001; Gavard *et al.*, 1993); las personas con depresión, incluso aunque no tengan diabetes, aun así presentan una resistencia a la insulina mayor que la población en general (Hung *et al.*, 2007; Kan *et al.*, 2013) y las personas con diabetes, incluso aunque no tengan una depresión clásica, afirman sentir apatía/anhedonia como un síntoma común (Bruce *et al.*, 2015; Carter y Swardfager, 2016). Además, los ratones diabéticos manifiestan más síntomas de depresión que los ratones no diabéticos, un efecto que se revierte por completo con la administración de insulina (Gupta *et al.*, 2014). Si modificáramos genéticamente a gusanos *C. elegans* para que se redujera su señalización de insulina, comenzarían a estar deprimidos de forma permanente, lo que haría que sus movimientos se redujeran drásticamente incluso frente a estímulos de comida (Dagenhardt *et al.*, 2017). La anhedonia es un aspecto beneficioso evolutivo del estrés crónico: se trata de rendirse para ahorrar energía frente a dificultades. Y la insulina parece ser una señal clave de cuántas reservas energéticas posee un animal y, en consecuencia, cuán posible es que experimente estrés crónico en presencia de dificultades.

110. A. J. Hill *et al.*, 2014.

111. Para saber más sobre la indefensión aprendida en cucarachas, véase G. E. Brown, Anderson, *et al.*, 1994; G. E. Brown y Stroup, 1988. En babosas, véase G. E. Brown, Davenport, *et al.*, 1994. En moscas de la fruta, véase G. E. Brown *et al.*, 1996.

112. Es probable que los circuitos locomotores de los cnidarios también estén modulados por numerosos neuropeptidos, pero en los cnidarios esas decisiones no parecen estar impulsadas por los mismos neuromoduladores que en los bilaterales. En los cnidarios, se ha demostrado que la dopamina inhibe la respuesta de alimentación (Hanai y Kitajima, 1984), de la contracción de tentáculos (Hudman y McFarlane, 1995) e incluso desencadena el sueño (Kanaya *et al.*, 2020). La serotonina no se encuentra presente en muchos cnidarios (Carlberg y Antcliff, 1993; Takeda y Svendsen, 1991), y en las pocas especies donde se encuentra presente parece inducir principalmente el desove (Tremblay *et al.*, 2004). La norepinefrina incrementa la posibilidad de liberación de nematocitos (Kass-Simon y Pierobon, 2007) y cambia la velocidad de las ondas de peristalsis en las medusas (Pani *et al.*, 1995). En su mayoría, estos neuromoduladores parece que se encargan de modular reflejos y no de desencadenar repertorios conductuales de control de dirección, como en los bilaterales.

#### Capítulo 4: Asociar, predecir, y el amanecer del aprendizaje

113. Seeger, 2009.
114. Todes, 2014.
115. *Ibid.*
116. Irwin, 1943; Twitmyer, 1905.
117. Illich *et al.*, 1994.
118. Amano y Maruyama, 2011; Saeki *et al.*, 2001; Tomioka *et al.*, 2006; Wen *et al.*, 1997.
119. Morrison *et al.*, 1999; Y. Zhang *et al.*, 2005.
120. Hedgcock y Russell, 1975.
121. Este efecto no es solo una sensibilización de la respuesta de retraída; si ejecutas una descarga eléctrica en una babosa, pero no asocias la descarga con el toque, la babosa no se retira tanto frente al toque, a pesar de haber sufrido el mismo número de descargas previas (Carew *et al.*, 1981a; 1981b; Walters *et al.*, 1981). Si se desea conocer un estudio de circuitos de aprendizaje simples véase Hawkins y Kandel, 1984.
122. Conozco solo un informe sobre aprendizaje asociativo en cnidarios, en el que una anémona de mar aprendió a contraer sus tentáculos como respuesta a una luz que precedía una descarga eléctrica, un experimento conducido por Haralson *et al.*, 1975. Otros intentos no han replicado ese resultado (Rushforth, 1973). Torley, 2009, llevó a cabo una búsqueda bibliográfica y condujo numerosas consultas personales con expertos sobre el comportamiento de los cnidarios y no encontró estudios que confirmaran el condicionamiento clásico en los cnidarios. Ginsburg y Jablonka, 2019, concluyeron de manera similar que los cnidarios no exhiben aprendizaje asociativo.
123. Pavlov, 1927.
124. Ruben y Lukowiak, 1982.
125. Kamin, 1969.
126. Se ha demostrado la presencia de la inhibición latente en las abejas (Abramson y Bitterman, 1986), moluscos (Loy *et al.*, 2006), peces (Mitchell *et al.*, 2011), cabras (Lubow y Moore, 1959) y ratas (Ackil *et al.*, 1969; Boughner y Papini, 2006). Se ha observado el ensombrecimiento y el bloqueo en gusanos planos (Prados, Alvarez, Howarth, *et al.*, 2013), abejas (Couvillon y Bitterman, 1989), moluscos (Acebes *et al.*, 2009; Sahley *et al.*, 1981), ratas (Prados, Alvarez, Acebes, *et al.*, 2013), seres humanos (Prados, Alvarez, Acebes, *et al.*, 2013), conejos (Merchant y Moore, 1973) y monos (Cook y Mineka, 1987).
127. Illich *et al.*, 1994.
128. Burnham, 1888.
129. Levy, 2011.
130. Burnham, 1889.
131. Para leer una buena reseña acerca de la historia de los diferentes descubrimientos sobre el aprendizaje sináptico, en particular las reglas de aprendizaje basadas en el tiempo, véase Markram *et al.*, 2011.

132. Ramos-Vicente, D., *et al.*, 2018; Stroebel, D., 2021.

### Capítulo 5: La explosión del Cámbrico

133. Grillner y Robertson, 2016.

134. P. Chance, 1999.

135. La imagen es de Thorndike, 1898 (figura 1).

136. P. Gray, 2011.

137. Adron *et al.*, 1973.

138. C. Brown, 2001; C. Brown y Warburton, 1999.

### Capítulo 6: La evolución del aprendizaje por diferencia temporal

139. Minsky, 1961.

140. Para ser justos, algunas de estas ideas ya se encontraban presentes en la programación dinámica en el campo de la investigación de operaciones. La contribución de Sutton consistió en darse cuenta de que se podía resolver la política y la función de valor en simultáneo.

141. Cabe señalar que TD-Gammon no era un modelo de actor-crítico, sino una versión más simple del aprendizaje por diferencia temporal que aprendía de manera directa lo que se denomina «función de valor», pero el principio de basarse en diferencias temporales era el mismo.

142. Tesauro, 1994.

143. Olds, 1956; Olds y Milner, 1954. En realidad, estos experimentos estimulaban el área septal, que desencadenaba la liberación de dopamina. Experimentos posteriores confirmaron que, de hecho, era la dopamina la que intervenía en el efecto de la estimulación septal; si le inyectas a una rata drogas que bloquean la dopamina, la rata ya no empujará una palanca para estimular el área septal (mencionado en Wise, 2008).

144. «Una rata hambrienta a menudo ignorará la comida disponible en favor del placer de estimularse eléctricamente a sí misma» (Olds, 1956).

145. Kily *et al.*, 2008.

146. Cachat *et al.*, 2010; Gerlai *et al.*, 2000, 2009.

147. Schultz *et al.*, 1997.

148. Kobayashi y Schultz, 2008.

149. Schultz *et al.*, 1997.

150. Grillner y Robertson, 2016; J. M. Li, 2012; Vindas *et al.*, 2014.

151. Para obtener más información sobre esta idea, véase la gran reseña acerca del aprendizaje por evitación de Joseph LeDoux en LeDoux *et al.*, 2017.

152. Puede resultar difícil establecer diferencias entre el aprendizaje pavloviano y el aprendizaje por omisión, y aún se debaten los mecanismos del aprendizaje por evitación. Para conocer un gran estudio que demuestra que los peces aprenden de verdad a partir de la omisión de descargas, véase Zerboly y Royalty, 1982.

153. M. R. Drew *et al.*, 2005; A. Lee *et al.*, 2010. Mencionado en Cheng *et al.*, 2011.

154. Eelderink-Chen *et al.*, 2021, demuestra el ritmo circadiano en los procariontes; McClung, 2006, demuestra el ritmo circadiano en las plantas.

155. Abramson y Feinman, 1990; Craig *et al.*, 2014. Mencionado en Abramson y Wells, 2018.

156. Las conexiones entre la corteza y los ganglios basales contienen diferentes clases de receptores de dopamina. Las ráfagas de dopamina impulsan el fortalecimiento entre las neuronas corticales y neuronas específicas de los ganglios basales, que a su vez impulsan la ejecución (o «liberación») de acciones específicas, y el *debilitamiento* entre las neuronas corticales y un conjunto diferente de neuronas de los ganglios basales, que impulsan la detención (o «censura») de acciones específicas. La disminución repentina de dopamina ejerce el efecto opuesto. A través de estos circuitos paralelos, los estallidos de dopamina refuerzan comportamientos recientes y hacen que sean *más* propensos a repetirse, en tanto que la disminución de dopamina castiga comportamientos y hace que sean *menos* propensos a repetirse.

157. Cone *et al.*, 2016, presenta evidencia de que el cambio en la valencia del apetito de sodio deriva de cambios en la entrada desde el hipotálamo lateral a las neuronas dopaminérgicas del mesencéfalo.

158. El aparente circuito del actor fluye desde la *matriz* del cuerpo estriado (la estructura de entrada de los ganglios basales); el aparente circuito del crítico fluye de los estriosomas del estriado.

## Capítulo 7: Los problemas del reconocimiento de patrones

159. Niimura, 2009, proporciona evidencia evolutiva de que los receptores olfativos en los vertebrados modernos se originaron en los primeros cordados, justo antes de los primeros vertebrados. El anfibio (un animal a menudo utilizado como modelo de los primeros cordados) cuenta con treinta y un genes receptores olfativos funcionales al estilo de los vertebrados y el pez lamprea (a menudo utilizado como modelo de los primeros vertebrados) cuenta con treinta y dos genes receptores olfativos funcionales al estilo de los vertebrados. Vale la pena mencionar que los diferentes linajes expandieron el número de receptores olfativos; algunos peces modernos cuentan con más de cien y las ratas poseen más de mil.

Como ya fue debatido en Niimura, 2012, si bien los invertebrados también poseen receptores olfativos, parecen haberse desarrollado de manera independiente: «Los genes [receptores olfativos] también fueron identificados en otros invertebrados, incluidos los insectos, nematodos, equinodermos y moluscos... sin embargo, sus orígenes evolutivos son diferentes de los genes [receptores olfativos] de los vertebrados. Las características neuroanatómicas de los sistemas olfativos de los insectos y de los vertebrados son comunes, pero los genes [receptores olfativos] de los insectos y de los vertebrados son marcadamente diferentes entre sí y no comparten similitudes en sus secuencias».

160. D. A. Wilson, 2009, y Laurent, 1999, propusieron un modelo similar de codificación olfativa. Barnes *et al.*, 2008, descubrió pruebas sobre patrones en la corteza olfativa de las ratas. Yaksi *et al.*, 2009, descubrió evidencia de clases similares de separación y seguimiento de patrones en peces. Para conocer una de las investigaciones originales que indica que la corteza de tres capas desempeña esta clase de autoasociación, véase Marr, 1971.

161. Imagen tomada de [https://en.wikipedia.org/wiki/Artificial\\_neural\\_network#/media/File:Colored\\_neural\\_network.svg](https://en.wikipedia.org/wiki/Artificial_neural_network#/media/File:Colored_neural_network.svg).
162. Es posible que los peces teleósteos no cuenten con capas marcadas, pero el pez lamprea posee una corteza estratificada, al igual que los reptiles, de modo que procedo adelante con la suposición de que la corteza de los vertebrados primitivos era estratificada (Suryanarayana *et al.*, 2022).
163. McCloskey y Cohen, 1989. Sobre estudios de los desafíos actuales en el aprendizaje continuo, véase Parisi *et al.*, 2019, y Chen y Liu, 2018.
164. Brown, 2001.
165. Grossberg, 2012.
166. Hubel y Wiesel, 1959, 1962, 1968.
167. Figura de Manassi *et al.*, 2013. Utilizada con permiso.
168. Fukushima, 1980.
169. Wegman *et al.*, 2022.
170. Worden *et al.*, 2021. La corteza y el tálamo se encuentran estrechamente interconectados. En un inicio, se creía que el tálamo era solo un «relé» de entrada a la corteza, pero las investigaciones recientes están comenzando a cuestionar esa idea. Existen tres observaciones que nos ofrecen pistas de que las interacciones entre el tálamo y la corteza podrían ser importantes para el problema de la invariabilidad. En primer lugar, la mayoría de las entradas sensoriales de la corteza fluyen a través del tálamo; la información de los ojos, los oídos y la piel primero se dirige al tálamo y luego se ramifica hacia diferentes regiones de la corteza. Sin embargo, hay una excepción a la regla: el *olfato*. El único sentido que se salta el tálamo y se conecta directamente con la corteza es el olfato. Quizás esto se deba a que es el único sentido que no experimenta el problema de la invariabilidad; no necesita interactuar con el tálamo para reconocer objetos en diferentes escalas, rotaciones y ubicaciones. En segundo lugar, el tálamo y la corteza evolucionaron de manera conjunta. Incluso en los vertebrados más distantes, como el pez lamprea, hay tanto una corteza como un tálamo que interactúan de manera similar a como lo hacen en los otros vertebrados. Esto indica que su función podría surgir de las interacciones entre ellos. Y, en tercer lugar, el sistema de circuitos del tálamo parece regular y dirigir las conexiones de manera precisa entre las diferentes áreas de la corteza.

## Capítulo 8: ¿Por qué la vida sintió curiosidad?

171. Esta historia está narrada de nuevo en Christian, 2020.
172. Para saber más sobre la curiosidad en peces, véase Budaev, 1997. Sobre la curiosidad en ratones, véase Berlyne, 1955. Sobre la curiosidad en monos, véase Butler y Harlow, 1954. Sobre la curiosidad en infantes humanos, véase Friedman, 1972.
173. Matsumoto y Hikosaka, 2009.
174. Mencionado en Pisula, 2009. Para saber más sobre la curiosidad en cucarachas, véase Durier y Rivault, 2002. Sobre la curiosidad en hormigas, véase Godzinska, 2004. Sobre la curiosidad en cefalópodos, véase Kuba *et al.*, 2006.
175. En el estudio sobre la curiosidad en Pisula, 2009, en la página 48, concluye que «los paralelismos en los comportamientos exploratorios deben ser, por lo tanto, un resultado de

convergencia; es decir, una respuesta similar a desafíos similares presentados por el entorno, en lugar de un linaje en común».

176. Este efecto de refuerzo parcial se observó en peces dorados en Wertheim y Singer, 1964. También se observó en Gonzales *et al.*, 1962, aunque con algunas diferencias sobre cómo funciona el efecto en mamíferos.

## Capítulo 9: El primer modelo del mundo

177. Durán *et al.*, 2008, 2010.

178. Larsch *et al.*, 2015. Para saber más sobre planarias, véase Pearl, 1903. Sobre abejas, véase Abramson *et al.*, 2016.

179. Wehner *et al.*, 2006.

180. Imagen por Carlyn Iverson / Science Source. Utilizada con permiso.

181. Bassett y Taube, 2001.

182. Nótese que la ubicación de estas áreas de la corteza se encuentra desplazada en algunos vertebrados modernos, lo que conduce a denominaciones diferentes de la misma estructura funcional, una complejidad que decidí omitir en favor de una mejor comprensión de lectura. En los peces teleósteos, por ejemplo, la corteza no se pliega de la misma manera que en los peces lamprea, reptiles y mamíferos (en los peces teleósteos, la corteza atraviesa la «evaginación»; es decir, el plegado hacia el exterior en lugar de la «invaginación», que es el plegado hacia el interior). De modo que la ubicación de la misma estructura funcional (la parte de la corteza relacionada con el hipocampo) termina en ubicaciones diferentes en el cerebro y, por lo tanto, difieren los nombres que les asignan los anatomistas. Cuando hablo de la corteza medial de los primeros vertebrados, me estoy refiriendo a la estructura funcional de los primeros vertebrados que más adelante se convertiría en el hipocampo en los mamíferos. En los peces lamprea y en los reptiles, esta parte de la corteza es la «corteza medial», mientras que en los peces teleósteos, la parte idéntica de la corteza es la «corteza lateral». En favor de la simplicidad, me refiero a esta área de la corteza como «el hipocampo» y represento gráficamente la corteza solo en su estado invaginado (por lo tanto, la estructura del hipocampo aparece en la parte *medial*), ya que utilizamos al pez lamprea como el organismo modelo para los primeros vertebrados.

183. Existe controversia sobre cómo subdividir determinadas partes de la corteza de los peces y anfibios. Algunos argumentan que existen cuatro áreas y que esta área adicional sería la corteza dorsal (véase Striedter y Northcutt, 2019).

184. Fotowat *et al.*, 2019; Vinepinsky *et al.*, 2020.

185. Petrucco *et al.*, 2022, demuestra que hay células de dirección de la cabeza en el rombencéfalo de los peces. Para conocer un estudio de la red completa de células de dirección de la cabeza y de los datos de entrada al hipocampo de los roedores, véase Yoder y Taube, 2014.

186. Broglio *et al.*, 2010; Durán *et al.*, 2010; López *et al.*, 2000; Rodríguez *et al.*, 2002.

187. Rodríguez *et al.*, 2002.

188. Durán *et al.*, 2010.

189. Broglio *et al.*, 2010.

190. Naumann y Laurent, 2016; Peterson, 1980; Rodríguez *et al.*, 2002.

## Capítulo 10: La Edad Oscura neuronal

191. Algeo, 1998.
192. Beck, 1962.
193. Algeo *et al.*, 1995; McGhee, 1996.
194. Muga y MacIver, 2020.
195. Boeckle y Clayton, 2017.
196. Decido dejar de lado la corteza dorsal de los primeros vertebrados porque su presencia aún es objeto de debate (Striedter y Northcutt, 2019). Para saber más sobre la alineación entre la corteza medial con el hipocampo, la corteza lateral con la corteza olfativa, y la corteza ventral con la amígdala asociativa, véase Luzzati, 2015; Striedter y Northcutt, 2019.

## Capítulo 11: Modelos generativos y el misterio neocortical

197. Talbot *et al.*, 1968.
198. Von Melchner *et al.*, 2000.
199. La imagen «Editor» es de Jastrow (1899). Las otras imágenes son de Lehar S. (2003), recuperadas de Wikipedia.
200. Escalera de Schroeder (1858). «Cubo de Necker», de Louis Necker (1832). Pato o conejo, de Jastrow (1899).
201. Imagen de Fahle *et al.*, 2022. Utilizada con permiso de The MIT Press.
202. Las encarnaciones posteriores de las ideas de Helmholtz incluyen el análisis por síntesis (Neisser, 1967) y los autómatas epistemológicos de Mackay (MacKay, 1956).
203. Dayan, 1997; Hinton *et al.*, 1995.
204. Dayan, 1997; *ibid.*
205. Imagen de Hinton *et al.*, 1995. Utilizada con permiso.
206. Utiliza la red StyleGAN2 (Karras *et al.*, 2020).
207. Figura de He *et al.*, 2019. Utilizada con permiso.
208. Reichert *et al.*, 2013.
209. Seth, 2017.
210. Los únicos animales no mamíferos que también han demostrado tener estados de sueño al estilo mamífero, según el cual se alternan etapas NREM y REM (que indica la presencia de sueños) son las aves (Johnsson *et al.*, 2022; Lesku y Rattenborg, 2014; Rattenborg *et al.*, 2022).
211. Si se desea conocer un buen estudio de las teorías de por qué soñamos, su conexión con los modelos generativos y explicaciones alternativas acerca de los sueños, véase Prince y Richards, 2021.
212. Van der Wel y Van Steenbergen, 2018.
213. O'Craven y Kanwisher, 2000.

214. Doll *et al.*, 2015.
215. Para conocer un buen estudio, véase Pearson y Kosslyn, 2015. Actualmente existen pruebas contundentes de que cuando uno visualiza, se observa actividad en el área V1 (Albers *et al.*, 2013; Slotnick *et al.*, 2005; Stokes *et al.*, 2009). Para saber más sobre pruebas de que uno puede decodificar imágenes a partir de la activación en la neocorteza visual, véase Kay *et al.*, 2008; Naselaris *et al.*, 2015; Thirion *et al.*, 2006.
216. Bisiach y Luzzatti, 1978; Farah *et al.*, 1992.
217. Jeff Hawkins ha escrito publicaciones excelentes al respecto. Véase sus libros J. Hawkins, 2021, y J. Hawkins, 2004.
218. Escrito en Twitter por Yann LeCun (@lecun) el 19 de diciembre de 2021.

## Capítulo 12: Ratones en el imaginario

219. Volotsky *et al.*, 2022.
220. Tolman, 1939, 1948.
221. Steiner y Redish, 2014. Como fue mencionado en Redish, 2016.
222. Schmidt *et al.*, 2013.
223. *Ibid.*
224. Beyiuc, 1938 (página 409), describe este proceso en el pez betta. Gómez-Laplaza y Gerlai, 2010, es el único contraejemplo del que estoy al tanto en el que los peces realizaban un aprendizaje latente de un mapa y tomaban la decisión correcta con antelación. Resulta difícil interpretar un solo contraejemplo sin más repeticiones, pero si resulta que los peces pueden, de hecho, desarrollar el aprendizaje latente, entonces o los primeros vertebrados podían resolver tareas de aprendizaje latente sin planificar o la planificación se desarrolló de manera independiente en algunos peces o existió alguna clase de planificación en los primeros vertebrados.
225. Lucon-Xiccato *et al.*, 2017.
226. Tindell *et al.*, 2009.
227. Steiner y Redish, 2014. Como fue mencionado en Redish, 2016. También véase Bissonette *et al.*, 2014.
228. Abe y Lee, 2011.
229. D. Lewis, 1973.
230. Para saber más sobre indicios del razonamiento causal en las ratas, véase Blaisdell *et al.*, 2006; M. R. Waldmann *et al.*, 2012. Fischer y Schloegl, 2017, concluyen que el razonamiento causal se desarrolló en los primeros mamíferos y también se desarrolló de manera independiente en las aves.
231. Addis *et al.*, 2007.
232. O'Craven y Kanwisher, 2000; J. Pearson *et al.*, 2015.
233. Shermer *et al.*, 2011.
234. Garry *et al.*, 1996.
235. Crystal, 2013; W. Zhou *et al.*, 2012.

236. A muchos neurocientíficos no les agrada utilizar el término «memoria episódica» para referirse al proceso por el cual estos mamíferos más simples, como las ratas, recuerdan sucesos pasados. El término ha sido cargado con un bagaje de conceptos, como la *experiencia consciente* de viajar en el tiempo mentalmente o alguna noción de identidad autobiográfica. En cambio, muchos neurocientíficos utilizan el término más seguro de «memoria similar a la episódica». De hecho, no resulta claro cuán experimentalmente precisos son los recuerdos de las ratas. No obstante, más allá de eso, la prueba de las ratas indica que había un proceso precursor de la memoria episódica en los mamíferos primitivos.

237. Las acciones no solo implican movimientos motores, sino también la «próxima ubicación objetivo en el espacio». En otras palabras, el «mapa espacial» de los antiguos vertebrados no es considerado como aprendizaje por refuerzo basado en modelos porque no parece utilizarse con el propósito de simular acciones futuras. Aun así, podría utilizarse para el reconocimiento de lugares y para la construcción de vectores de regreso.

238. Mnih *et al.*, 2013.

239. Wang, 2018.

### Capítulo 13: Aprendizaje por refuerzo basado en modelos

240. Baxter *et al.*, 2000, ofrece un enfoque de aprendizaje por diferencia temporal para el ajedrez (que aún utiliza árbol de búsqueda y, por lo tanto, no es libre de modelo) y proporciona un buen resumen de las dificultades de utilizar enfoques libres de modelo (sin búsqueda) en el ajedrez.

241. Silver *et al.*, 2016.

242. M. James, 2016.

243. Figura recuperada de [https://en.wikipedia.org/wiki/Go\\_\(game\)#/media/File:FloorGoban.JPG](https://en.wikipedia.org/wiki/Go_(game)#/media/File:FloorGoban.JPG).

244. Documental AlphaGo (Kohs, 2020).

245. *Ibid.*

246. *Ibid.*

247. Devinsky *et al.*, 1995; Németh *et al.*, 1988; B. A. Vogt, 2009.

248. Damasio y Van Hoesen, 1983.

249. De acuerdo con J. H. Kaas, 2011, los primeros mamíferos tenían dos áreas principales de corteza frontal: la corteza del cíngulo anterior y la corteza orbitofrontal. Cuando hablo de la corteza prefrontal agranular de los primeros mamíferos, me estoy refiriendo a ambas regiones. La corteza del cíngulo anterior en los humanos es considerada homóloga a las cortezas prelímbica, infralímbica y cingulada anterior de los roedores (Laubach *et al.*, 2018; Van Heukelum *et al.*, 2020), las cuales podrían haber sido heredadas de la corteza del cíngulo anterior de los primeros mamíferos.

250. Pérdida del movimiento de la cabeza: Schmidt *et al.*, 2019; pérdida de las representaciones de objetivos en el hipocampo: Ito *et al.*, 2015.

251. Frankland *et al.*, 2004.

252. J. L. Jones *et al.*, 2012.

253. Friedman *et al.*, 2015.

254. Frankland *et al.*, 2004.
255. Goard *et al.*, 2016; Kamigaki y Dan, 2017; Kopec *et al.*, 2015.
256. Desactivar el área prelímbica de la corteza frontal de una rata (una parte de su CPFa) incrementa las respuestas prematuras (por ejemplo, la liberación de la palanca antes del estímulo inicial). (Hardung *et al.*, 2017; Narayanan *et al.*, 2006). La desactivación de la CPFa (de la corteza prelímbica y la corteza infralímbica) en las ratas aumenta los intentos impacientes y disminuye el tiempo de espera (Murakami *et al.*, 2017). Para conocer un buen estudio acerca de la función de las áreas prefrontales en la inhibición conductual, véase Kamigaki, 2019. También véase M. G. White *et al.*, 2018.
257. Procyk *et al.*, 2000; Procyk y Joseph, 2001. Joseph observó que las neuronas en la corteza del cíngulo anterior (una parte de la CPFa) son sensibles al orden de las acciones ejecutadas en una secuencia (incluso aunque los movimientos sean los mismos), lo que indica que esta área del cerebro modela la secuencia completa que ejecuta el animal, no solo los movimientos individuales. También se descubrió evidencia de que sucede lo mismo en las ratas (Cowen *et al.*, 2012; Cowen y McNaughton, 2007) y humanos (Koechlin *et al.*, 2002).
258. Dehaene *et al.*, 1994; MacDonald *et al.*, 2000; Ridderinkhof *et al.*, 2004; Totah *et al.*, 2009. Sobre una síntesis interesante, véase Shenhav *et al.*, 2016.
259. Para llevar a cabo una lectura adicional sobre esto, véase Gal, 2016, y Lakshminarayanan *et al.*, 2017.
260. La corteza frontal envía una proyección directa a un sector de los ganglios basales denominado «núcleo subtalámico», que ha quedado demostrado que alberga la capacidad de detener por completo el comportamiento (Narayanan *et al.*, 2020).
261. E. R. Stern *et al.*, 2010.
262. Para conocer un buen estudio de este sistema de circuitos, véase Kamigaki, 2019. Nótese que diferentes regiones frontales podrían estar asociadas con diferentes modalidades sensoriales; algunas subregiones de la CPFa (como la corteza del cíngulo anterior) en su mayoría envían su salida a áreas visuales, en lugar de a áreas somatosensoriales y auditivas, mientras que otras regiones mayormente envían su salida a áreas auditivas y somatosensoriales (S. Zhang *et al.*, 2016).
263. Benchenane *et al.*, 2010; Spellman *et al.*, 2015, demuestran la sincronización entre la CPFa y el hipocampo durante el ensayo y error vicario, como se encuentra mencionado en Redish, 2016. Hyman *et al.*, 2010; M. W. Jones y Wilson, 2005, demuestran la sincronización entre el hipocampo y la CPFa durante tareas de memoria episódica. Sauseng *et al.*, 2004; Sederberg *et al.*, 2003; Xie *et al.*, 2021, demuestran esta misma sincronización entre las neocórtices prefrontal y sensorial durante tareas de memoria de trabajo y memoria episódica.
264. Bogacz y Gurney, 2007; Krajbich *et al.*, 2010.
265. Dickinson, 1985.
266. *Ibid.*
267. Adams *et al.*, 2013.
268. Su teoría versaba sobre la corteza motora, que también es agranular (véase próximo capítulo), pero la lógica aplica de igual manera para la CPFa.

269. Algunas investigaciones han demostrado que las columnas neocorticales oscilan entre estados diferentes cuando se suprimen diferentes capas y que oscilan en ritmos diferentes cuando te encuentras imaginando y cuando estás prestando atención a las cosas. Menciono la de Bennett, 2020.

270. S. Zhang *et al.*, 2014, presenta circuitos frontales para la modulación de representaciones en la corteza sensorial.

271. Wagner, 1932.

272. Dias y Aggleton, 2000. Nótese que las ratas aun así pueden aprender tareas de no concordancia con la posición (NMP, por sus siglas en inglés) en tasas aproximadamente normales porque no tienen que superar su tendencia instintiva a evitar ubicaciones explotadas con anterioridad para buscar alimento (evitar el lugar que ya experimentaron es instintivo). Debatido en Passingham y Wise, 2015.

## Capítulo 14: El secreto de los robots lavavajillas

273. Darling *et al.*, 2011.

274. Aunque nótese que la corteza motora es «agranular», lo que significa que cuenta con una delgada o inexistente cuarta capa (tal como la corteza prefrontal agranular).

275. Karlen y Krubitzer, 2007.

276. Karlen y Krubitzer, 2007. Se cree que la divergencia entre los placentarios y marsupiales tuvo lugar hace unos 160 millones de años, en el periodo Jurásico (Z. X. Luo *et al.*, 2011).

277. Kawai *et al.*, 2015; Whishaw *et al.*, 1991. Las neuronas en la corteza motora de los primates se saltan circuitos más antiguos y establecen conexiones directas con las neuronas espinales (Lemon, 2019). Aunque existe evidencia de que esas proyecciones directas podrían suceder en ratas (Elger *et al.*, 1977; Gu *et al.*, 2017; Maeda *et al.*, 2016), las investigaciones más recientes demuestran que esas proyecciones directas desaparecen en la adultez (Murabe *et al.*, 2018), a diferencia de lo que sucede con los primates (Armand *et al.*, 1997; Eyre, 2007). La parálisis provocada por el daño en la corteza motora en los primates no parece ser representativa de la corteza motora en los mamíferos primitivos.

278. Alaverdashvili y Whishaw, 2008; T. Drew *et al.*, 2008; T. Drew y Marigold, 2015; Grillner y el Manira, 2020.

279. Kawai *et al.*, 2015.

280. Ilustración de Rebecca Gelernter; esta figura en particular está inspirada en la información visual de Grillner y el Manira, 2020.

281. Beloozerova *et al.*, 2010; Farrell *et al.*, 2014; Grillner y el Manira, 2020.

282. Andujar *et al.*, 2010; Beloozerova y Sirota, 2003; T. Drew y Marigold, 2015.

283. Lajoie *et al.*, 2010.

284. Malouin *et al.*, 2003.

285. Kosonogov, 2011.

286. Arora *et al.*, 2011.

287. Kohlsdorf y Navas, 2007; Olberding *et al.*, 2012; Parker y Mc-Brayer, 2016; Tucker y McBrayer, 2012.
288. Kohlsdorf y Biewener, 2006; Olberding *et al.*, 2012; Self, 2012.
289. N. Li *et al.*, 2013.
290. Lashley, 1951; Yokoi y Diedrichsen, 2019.
291. Thorn *et al.*, 2010.
292. Yin *et al.*, 2004.
293. Brainin *et al.*, 2008.
294. P. Gao *et al.*, 2003.
295. Lhermitte, 1983.
296. N. Li *et al.*, 2013.

### Capítulo 15: La carrera armamentista por la destreza política

297. Sahney y Benton, 2008.
298. Figura recuperada de *ibid.*
299. Dunbar, 1998.
300. Pérez-Barbería *et al.*, 2007; Shultz y Dunbar, 2007. Mencionado en Dunbar y Shultz, 2017.
301. Stringham, 2011.
302. S. Curtis, 1998.
303. Shultz y Dunbar, 2007. Información original de Nowak, 1999. Nótese que estas clasificaciones son inexactas —no todas las subespecies encajan en una u otra categoría— y también podrían existir otras categorizaciones. Sin embargo, estas categorías son las más comunes, y son aproximaciones generales de las diferentes clases de organizaciones sociales. Dunbar utilizó estas cuatro categorías en parte de su obra más influyente; son categorías estándar en la bibliografía sobre los primates (B. B. Smuts *et al.*, 1987).
304. Shultz y Dunbar, 2007. Información original de Nowak, 1999.
305. Si bien la mayoría de los mamíferos que se organizan en harenes cuentan con un solo macho y múltiples hembras, existen casos en los que se revierten los roles. Algunos monos títies y marsupiales cuentan con una sola hembra que se aparea con múltiples machos (Goldizen, 1988). Y, por supuesto, en muchos insectos, como las abejas, los grupos dirigidos por hembras son más la regla que la excepción.
306. R. A. Hill y Dunbar, 1998.
307. Bettridge *et al.*, 2010.
308. Menzel, 1974. Historia resumida en Kirkpatrick, 2007.
309. Call y Tomasello, 1998.
310. Call *et al.*, 2004.
311. Kano *et al.*, 2019.

312. Tomonaga, 2010.
313. Bräuer, 2014; Kaminski *et al.*, 2009.
314. Dunbar, 1991, 1998; Lehmann *et al.*, 2007.
315. R. M. Seyfarth, 1980.
316. Snowdon y Cleveland, 1980.
317. D. L. Cheney y Seyfarth, 1980, 1982.
318. C. Andelman, 1985; R. M. Seyfarth, 1980.
319. D. Cheney, 1983.
320. Bergman *et al.*, 2003.
321. Berman, 1982; Horrocks y Hunte, 1983; Walters y Seyfarth, 1987.
322. Berman, 1983; Lee, 1983.
323. Datta, 1983.
324. Silk, 1987; Silk *et al.*, 2003, 2010.
325. M. R. A. Chance *et al.*, 1977; Gouzoules, 1980.
326. Mencionado en el capítulo 2 de D. L. Cheney y Seyfarth, 2019.
327. Chapais, 1988; también mencionado en el capítulo 2 de D. L. Cheney y Seyfarth, 2019.
328. D. Cheney, 1983.
329. R. M. Seyfarth y Cheney, 1984.
330. F. B. M. de Waal, 1982; Packer, 1977; B. B. Smuts, 2017.
331. Engelmann y Herrmann, 2016.
332. Datta, 1983; Dunbar, 2012.
333. Packer, 1977; Silk, 1982.
334. Cheney y Seyfarth, 2019.
335. Gouzoules, 1975; Scott, 1984.
336. D. L. Cheney y Seyfarth, 2019.
337. D. Cheney, 1983; D. L. Cheney, 1977; R. M. Seyfarth, 1977.
338. P. Lee, 1983.
339. Stambach, 1988b, 1988a.
340. Cheney and Seyfarth, 1989.
341. Cheney y Seyfarth, 2019.
342. Dunbar *et al.*, 2009.
343. Dunbar, 1991.
344. Borgeaud *et al.*, 2021.

345. Byrne y Corp, 2004.

## Capítulo 16: ¿Cómo modelar otras mentes?

346. Ginneken *et al.*, 2017; Tobias, 1971; Van Essen *et al.*, 2019.

347. En realidad, los primates cuentan, en efecto, con una mayor densidad de neuronas en sus neocortezas, pero esa densidad no representa un cambio en la arquitectura general de una columna neocortical, sino que simplemente posee un mayor tamaño y se encuentra comprimida en un área más pequeña. Para leer un buen estudio acerca del aumento de tamaño cerebral, véase Herculano-Houzel, 2012.

348. Preuss, 2009.

349. Goldman-Rakic, 1988; Gutierrez *et al.*, 2000.

350. Hebb, 1945; Hebb y Penfield, 1940; H. L. Teuber y Weinstein, 1954.

351. Hebb y Penfield, 1940.

352. H. Teuber, 1964.

353. Gusnard *et al.*, 2001.

354. Christoff *et al.*, 2009; Herwig *et al.*, 2010; Kelley *et al.*, 2002; Moran *et al.*, 2006; Northoff *et al.*, 2006; Schmitz *et al.*, 2004.

355. Kurczek *et al.*, 2015.

356. Breen *et al.*, 2001; Postal, 2005; Spangenberg *et al.*, 1998.

357. Morecraft *et al.*, 2007; Insausti y Muñoz, 2001.

358. Ray y Price, 1993. Se puede confirmar esto en el hecho de que la estimulación de la corteza agranular en los primates provoca efectos autónomos (cambios en la frecuencia respiratoria, la presión sanguínea, el pulso, la dilatación de las pupilas y la piloerección) mientras que en la corteza granular no lo hace (Kaada, 1960; Kaada *et al.*, 1949).

359. Brunet *et al.*, 2000; Völlm *et al.*, 2006. La tarea del cómic es similar al trabajo anterior sobre la narración de historias de Baron-Cohen *et al.*, 1986.

360. Imágenes de Brunet *et al.*, 2000; Völlm *et al.*, 2006; y correspondencia personal con el Dr. Eric Brunet-Gouet. Utilizadas con el permiso del Dr. Brunet-Gouet (correspondencia personal).

361. H. M. Wellman *et al.*, 2001; H. Wimmer y Perner, 1983.

362. Fotografía de Frith, 2003. Reutilizada con permiso.

363. Gweon *et al.*, 2012; Otsuka *et al.*, 2009; Saxe y Kanwisher, 2003; Young *et al.*, 2007.

364. Carrington y Bailey, 2009; Van Overwalle y Baetens, 2009, implican específicamente que las dos áreas de la corteza prefrontal granular (la corteza prefrontal dorsomedial y la corteza prefrontal anteromedial, que aproximadamente constituyen las áreas de Brodmann 8, 9 y 10), así como también la unión temporoparietal y el surco temporal superior, son áreas que se activan exclusivamente con tareas que requieren la teoría de la mente.

365. Siegal *et al.*, 1996; V. E. Stone *et al.*, 1998.

366. Shaw *et al.*, 2005.

367. Shamay-Tsoory *et al.*, 2003.
368. Winner *et al.*, 1998.
369. Shamay-Tsoory *et al.*, 2005; V. E. Stone *et al.*, 1998.
370. Stuss *et al.*, 2001.
371. *Ibid.*
372. Dehaene *et al.*, 2005; D. I. Perrett *et al.*, 1992; Ramezanpour y Thier, 2020.
373. T. Hayashi *et al.*, 2020.
374. Sallet *et al.*, 2011.
375. J. Powell *et al.*, 2012; Stiller y Dunbar, 2007; P. A. Lewis *et al.*, 2011; J. L. Powell *et al.*, 2010.
376. Véase Amodio y Frith, 2006, para obtener un estudio detallado de las áreas específicas de la corteza prefrontal que se encuentran involucradas en la autorreferencia y en el pensamiento sobre los demás.
377. Gallese y Goldman, 1998; Goldman, 1992; Gordon, 2011; Harris, 1992. Debe aclararse que no todos concuerdan con que estas teorías sean implementadas por el mismo proceso. Para conocer buenos estudios acerca de este debate, véase Dimaggio *et al.*, 2008; Gallup, 1998.
378. Cuando evalúas tus propios rasgos de personalidad o recibes evaluaciones de otros, se activa la misma red de mentalización en la CPFG; específicamente, el área medial de la corteza prefrontal (Ochsner *et al.*, 2005).
379. El hecho que sustenta aún más esta idea de que la teoría de la mente sobre otros se construye sobre un modelo generativo de ti mismo es que el concepto de ti mismo emerge durante el desarrollo infantil antes de la teoría de la mente. Véase Keenan *et al.*, 2005; Ritblatt, 2000; Rochat, 1998.
380. Amsterdam, 1972.
381. Frith y Frith, 2003.
382. Shatz *et al.*, 1983.
383. H. M. Wellman *et al.*, 2001.
384. Gopnik y Meltzoff, 2011; Lang y Perner, 2002.
385. Gallup *et al.*, 1971. Existe evidencia de que los elefantes y los delfines pueden reconocerse en el espejo (Plotnik *et al.*, 2006; Reiss y Marino, 2001). El reconocimiento puede observarse en simios, como los chimpancés, orangutanes y gorilas (Suarez y Gallup, 1981; Posada y Colell, 2007). Los monos también podrían reconocerse en el espejo (Chang *et al.*, 2017). Un gran resumen de estas pruebas de espejo puede encontrarse en el capítulo 3 de Suddendorf, 2013.
386. Kawada *et al.*, 2004; Niedenthal *et al.*, 2000.
387. Van Boven y Loewenstein, 2003.
388. Bargh y Chartrand, 2000.
389. Michael Graziano expone ideas fascinantes sobre esto y su relación con la conciencia. Argumenta que nuestros ancestros desarrollaron la teoría de la mente para comprender sus

vidas sociales únicas y, como efecto secundario, cuando aplicaron esta teoría de la mente interna, también desarrollaron la conciencia (Graziano, 2019).

390. Surís *et al.*, 2021.

391. Crawford, 2021.

## Capítulo 17: Martillos para monos y coches autónomos

392. Técnica de hilo dental: Pal *et al.*, 2018. Listas de técnicas diferentes: Sanz y Morgan, 2007.

393. Hart *et al.*, 2001.

394. Müller, 2010.

395. Bernardi, 2012.

396. Sanz y Morgan, 2007.

397. Musgrave *et al.*, 2020.

398. Di Pellegrino *et al.*, 1992.

399. Historia relatada en Taylor, 2016, y Roche y Commins, 2009.

400. Di Pellegrino *et al.*, 1992; Ferrari *et al.*, 2003; Gallese *et al.*, 1996.

401. Di Pellegrino *et al.*, 1992; Dushanova y Donoghue, 2010; Fogassi *et al.*, 2005; Tkach *et al.*, 2007.

402. Brass *et al.*, 2007; Buccino *et al.*, 2001; Mukamel *et al.*, 2010.

403. Para leer acerca del debate actual sobre las neuronas espejo, véase Heyes y Catmur, 2022; Hickok, 2014; Jeon y Lee, 2018; Rozzi, 2015.

404. Rizzolatti *et al.*, 2001.

405. Gallese y Goldman, 1998.

406. Kohler *et al.*, 2002.

407. Umiltà *et al.*, 2001.

408. Pazzaglia *et al.*, 2008; Tarhan *et al.*, 2015; Urgesi *et al.*, 2014.

409. Pobric y Hamilton, 2006. En concordancia con esto, si las personas levantan de forma activa una caja ligera, tienden a creer que las cajas que otras personas levantan también son ligeras. Este sesgo es mucho mayor cuando un individuo *efectivamente* levanta la caja ligera en oposición a sostenerla de forma pasiva, lo que demuestra que no se trata de asociar una caja con la ligereza, sino de la experiencia activa de levantar la caja uno mismo (A. Hamilton *et al.*, 2004).

410. Michael *et al.*, 2014.

411. Thompson *et al.*, 2019, proporciona un interesante estudio de algunas de estas ideas. Pero véase Negri *et al.*, 2007, y Vannuscorps y Caramazza, 2016, para conocer contraejemplos que sugieren que las incapacidades de producción de acción no siempre impiden la percepción de acción.

412. S. Vogt *et al.*, 2007.

413. Catmur *et al.*, 2009; Heiser *et al.*, 2003.
414. Humle *et al.*, 2009; Lonsdorf, 2005.
415. Biro *et al.*, 2003; Matsuzawa *et al.*, 2008.
416. M. Hayashi *et al.*, 2005; Marshall-Pescini y Whiten, 2008; Tomasello *et al.*, 1987; Subiaul *et al.*, 2004.
417. Whiten *et al.*, 2005.
418. Dindo *et al.*, 2009.
419. Gunhold *et al.*, 2014.
420. E. van de Waal *et al.*, 2015.
421. Haslam *et al.*, 2016; Mercader *et al.*, 2007; Whiten, 2017.
422. Zentall y Levine, 1972.
423. Müller y Cant, 2010.
424. Hermann, 2002.
425. Range *et al.*, 2007.
426. Para saber más sobre el aprendizaje observacional en los peces, véase Lindeyer y Reader, 2010. En reptiles, véase Kis *et al.*, 2015; Wilkinson, Kuenstner, *et al.*, 2010; Wilkinson, Mandl, *et al.*, 2010.
427. Para obtener más información, véase Hoppitt *et al.*, 2008; Kline, 2014; Premack, 2007.
428. Boesch, 1991.
429. Masataka *et al.*, 2009.
430. Musgrave *et al.*, 2016.
431. Musgrave *et al.*, 2020.
432. Call *et al.*, 2005; Horner y Whiten, 2005; Nagell *et al.*, 1993.
433. Historia relatada en Christian, *The Alignment Problem*, p. 232.
434. Abbeel, Coates, y Ng, 2004.
435. Abbeel *et al.*, 2010.
436. Para leer un buen estudio de los desafíos del aprendizaje por refuerzo inverso, véase Hua *et al.*, 2021.

## Capítulo 18: ¿Por qué las ratas no pueden ir de compras?

437. Milton, 1981.
438. Janmaat *et al.*, 2014.
439. Noser y Byrne, 2007.
440. Barry, 1976.
441. DeCasien *et al.*, 2017.

442. Suddendorf y Corballis, 1997.
443. F. B. M. de Waal, 1982.
444. Mulcahy y Call, 2006.
445. Boesch y Boesch, 1984.
446. Goodall, 1986.
447. Naqshbandi y Roberts, 2006.
448. Suddendorf y Corballis, 1997.
449. Nótese que Suddendorf aún manifiesta escepticismo con respecto a los estudios que indican que otros animales pueden anticipar necesidades futuras (correspondencia personal). De hecho, Suddendorf se muestra escéptico acerca de si cualquier animal, más allá de los humanos, puede pensar en el futuro en absoluto (véase Suddendorf, 2013; Suddendorf y Redshaw, 2022). Su fascinante libro *The Invention of Tomorrow* describe su argumento.
450. Mela *et al.*, 1996; Nisbett y Kanouse, 1969.

#### Resumen del avance # 4: Mentalización

451. Los niños parecen comenzar a anticipar necesidades futuras alrededor de los cuatro años (Suddendorf and Busby, 2005), que es la misma edad en la que comienzan a superar tareas de la teoría de la mente (H. M. Wellman *et al.*, 2001). Para obtener un estudio de las diferentes teorías sobre los viajes mentales, véase Suddendorf y Corballis, 2007.
452. T. D. White *et al.*, 2009.

#### Capítulo 19: La búsqueda de la singularidad humana

453. Darwin, 1871.
454. Herculano-Houzel, S., 2009.
455. Graham y Hobaiter, 2023; Hobaiter y Byrne, 2014; Hobaiter y Byrne, 2011.
456. «Mission Part I: Research». Koko.org.
457. L. Stern, 2020.
458. Savage-Rumbaugh *et al.*, 1993.
459. Yang, 2013, comparó la diversidad de frases entre niños pequeños y el chimpancé Nim Chimpsky. Yang, 2013, afirmó que los niños demostraban contar con el nivel de diversidad compatible con la utilización de gramática para construir frases nuevas, pero ese no era el caso de Nim Chimpsky, por lo que se concluyó que su diversidad de frases era más compatible con la memorización directa de frases.
460. Una de mis fuentes preferidas sobre este tema es el libro de Daniel Dor, *The Instruction of Imagination* (Nueva York: Oxford University Press, 2015).
461. Harari, 2015.
462. Dunbar, 1993, estimó que el tamaño máximo de los grupos humanos es de ciento cincuenta individuos (el famoso número de Dunbar) mediante la observación del tamaño de la neocorteza humana y la investigación de sociedades tribales. B.B Smuts *et al.*, 1987, reportó unos cincuenta individuos como el tamaño grupal promedio en chimpancés y

aproximadamente dieciocho individuos como el tamaño grupal promedio en los monos capuchinos.

463. Dunbar, 1992, 1993.

464. Para conocer más estudios acerca de la cultura acumulativa, véase Tennie *et al.*, 2009; Tomasello *et al.*, 1993.

465. Toups *et al.*, 2011.

466. D. E. Lyons *et al.*, 2007.

467. Por ejemplo, Gergely *et al.*, 2002, y Schwier *et al.*, 2006, demostraron que los infantes de doce y catorce meses de edad son más dados a copiar un componente inusual de una secuencia cuando no les ha quedado claro por qué se ha llevado a cabo y menos dados a copiarlo si el maestro se ha visto «forzado» a realizar la acción inusual debido a alguna limitación física. Por ejemplo, Schwier *et al.*, 2006, hizo que algunos maestros colocaran a un perro de juguete en una casa de juguete que tenía dos aberturas, una en la puerta delantera y otra en la chimenea. En los casos en los que la puerta delantera estaba bloqueada y el maestro colocaba al perro en la casa a través de la chimenea, los infantes eran menos propensos a repetir el procedimiento cuando fuera su turno (si la puerta se encontraba abierta para ellos); simplemente lo ubicaban a través de la puerta (es decir, lograban la misma meta mediante diferentes medios). Por el contrario, cuando los maestros colocaban al perro en la casa a través de la chimenea cuando la puerta estaba abierta (lo que demostraba que el maestro claramente había *escogido* la chimenea por alguna razón), los infantes los imitaban y colocaban el perro a través de la chimenea.

468. Carpenter *et al.*, 1998; Meltzoff, 1995.

469. Chopra *et al.*, 2019; Dean *et al.*, 2012.

470. Mis fuentes bibliográficas favoritas sobre la idea de la cultura acumulativa se encuentran en Tennie *et al.*, 2009.

471. Henrich, 2004.

## Capítulo 20: El lenguaje en el cerebro

472. Afasia. Instituto Nacional de la Sordera y Otros Trastornos de la Comunicación (NIDCD, por sus siglas en inglés). 6 de marzo de 2017. Consultado el 5 de marzo de 2023 en <https://www.nidcd.nih.gov/health/aphasia>.

473. Si se desea leer un estudio sobre el área de Wernicke, véase DeWitt y Rauschecker, 2013.

474. Campbell *et al.*, 2008.

475. Chapey, 2008.

476. Emmorey, 2001; Hickok *et al.*, 1998; Marshall *et al.*, 2004.

477. DeWitt y Rauschecker, 2013; Geschwind, 1970.

478. Neville *et al.*, 1997.

479. Lenneberg, 1967, demostró que la capacidad para el lenguaje se encuentra radicalmente separada de otras capacidades cognitivas. Si se desea leer un estudio más reciente, véase Curtiss, 2013.

480. Smith y Tsimpli, 1995.

481. Herculano-Houzel, 2012; Herculano-Houzel, 2009, demuestran que el cerebro humano es en gran medida un cerebro primate de mayor tamaño. Semendeferi y Damasio, 2000, demuestran que la corteza prefrontal de los humanos no se encuentra agrandada de forma única en relación con otros primates (simplemente se agrandó de forma proporcional junto con el resto del cerebro).

Las pocas diferencias que se han encontrado en los cerebros humanos en relación con los otros cerebros primates son las siguientes. En primer lugar, los humanos poseen una proyección exclusiva desde la corteza motora hacia el área de la laringe que controla las cuerdas vocales. De modo que, sí, los seres humanos poseen un control único sobre la caja laríngea, lo que se encuentra claramente relacionado con el habla. Sin embargo, como vemos más adelante en el capítulo, esto no fue lo que desbloqueó el lenguaje, ya que existen numerosos lenguajes no vocales que son igual de sofisticados y que no utilizan nunca esa proyección (como el lenguaje de señas que utilizan las personas que nacen sordas). En segundo lugar, aunque no existan áreas de la neocorteza que sean exclusivamente humanas (todas las mismas áreas se encuentran en otros primates), sí existe evidencia de que el *espacio relativo* dedicado a las diferentes áreas de la corteza prefrontal podría ser diferente en los humanos (Teffer y Semendeferi, 2012). Y, en tercer lugar, las minicolumnas de la neocorteza de los humanos podrían tener un ancho mayor que las de los primates (Buxhoeveden y Casanova, 2002; Semendeferi *et al.*, 2011), aunque esto no demuestra que haya algo fundamentalmente diferente en el microcircuito neocortical humano en sí mismo. No obstante, si en algún momento se descubriera que el microcircuito neocortical de los humanos se encuentra, de hecho, conectado fundamentalmente de manera diferente (debería ser un cambio tan sutil para haber eludido nuestra detección hasta el momento), eso requeriría que repensemos toda esta historia evolutiva, ya que abriría la puerta a la posibilidad de que la neocorteza humana permite algo que es diferente en términos de «clase».

482. Aitken, 1981; Jürgens, 1988; Jürgens *et al.*, 1982.

483. Burling, 1993.

484. Imagen de Trepel *et al.*, 1996, utilizada con permiso.

485. Goodall, 1986.

486. Nótese que esto no significa que los estados emocionales en sí mismos surjan solo de la amígdala y el tallo cerebral; significa que las expresiones emocionales automáticas —la sonrisa, el ceño fruncido y el llanto— se encuentran programadas en estos circuitos. Aun así, las experiencias y estados emocionales en los seres humanos (y en otros mamíferos) son más complejos y probablemente involucren a la corteza.

487. Hammerschmidt y Fischer, 2013.

488. Graham *et al.*, 2018.

489. El grado en el que las expresiones y los estados emocionales correspondientes son universales en lugar de culturalmente aprendidos es controversial. Los intentos de definir categorías emocionales explícitas mediante expresiones faciales han sido cuestionados de forma reciente, ya que gran parte de lo que las personas definen como una categoría en una cultura no siempre se traduce igual en otra. No es mi intención sugerir que emociones como el *enfado* y la *felicidad* son universales, pero incluso si se aprendieran muchos aspectos de las categorías emocionales, no significa que no haya una plantilla inicial con expresiones

emocionales predefinidas con la que nacemos los seres humanos. De hecho, no conozco investigación alguna que demuestre que un niño lllore y grite como respuesta a estímulos felices y que sonría y ría como respuesta a estímulos dolorosos. Los bebés que nacen sordos y ciegos aun así sonríen, ríen, se enfadan y lloran con normalidad (Eibl-Eibesfeldt, 1973). A medida que los mamíferos se desarrollan, la neocorteza aprende y puede modular y modificar sistemas genéticamente precodificados en el mesencéfalo y el rombencéfalo y, por lo tanto, modificar, expandir y aumentar la complejidad de la plantilla de expresión emocional con la que nacemos. Esta es una manera general con la que se desarrollan los cerebros mamíferos. Por ejemplo, el mesencéfalo y el rombencéfalo de un bebé cuentan con una conexión predefinida para el desarrollo de comportamientos motores básicos (como asir objetos). Y, a medida que la neocorteza aprende, comienza a modular y a tomar el control de estos microcircuitos del mesencéfalo y el rombencéfalo para sobrescribirlos y controlar las manos. Sin embargo, esto no significa que no hubiera ya un circuito preestablecido para asir objetos.

Para conocer más pruebas de la universalidad de las expresiones emocionales en seres humanos a través de culturas, véase Ekman, 1992; Ekman *et al.*, 1969; Ekman y Friesen, 1971; Scherer, 1985. Para más pruebas de que las categorías emocionales no son tan universales como se creía, véase el maravilloso libro de Lisa Feldman Barrett, *How Emotions are Made* y Barrett *et al.*, 2019. La teoría de Barrett sobre la emoción construida, según la cual la neocorteza construye categorías emocionales, es coherente con la idea presentada en este libro, que indica que la CPFa y la CPFg construyen un modelo generativo del «yo» y luego elaboran explicaciones sobre los comportamientos y estados mentales propios de un animal. Una propiedad que surge de esto podría ser la construcción de la noción de un estado emocional; utilizar la noción del enfado para explicar el repertorio conductual del animal (esto es similar, o quizás igual, a la explicación que hemos dado de cómo la CPFa construye la intención).

490. Andrei, 2021.

491. Lenneberg, 1967.

492. Presentó la simple red neuronal recurrente, también llamada «la red de Elman» (Elman, 1990).

493. Para leer un debate bien escrito acerca del plan de estudios, véase Christian, 2020.

494. Beebe *et al.*, 1988, 2016.

495. Tomasello, 1995.

496. Carpenter y Call, 2013.

497. Liszkowski *et al.*, 2004.

498. Warneken *et al.*, 2006.

499. Morales *et al.*, 2000; Mundy *et al.*, 2007.

500. Hauser *et al.*, 2002.

501. Algunos afirman que algunos simios no humanos realizaron algún tipo de preguntas en estos estudios. Esto aún es controversial.

502. D. L. Everett, 2005; Jordania, 2006.

503. MacNeilage, 1998; Vanechoutte, 2014.

## Capítulo 21: La tormenta perfecta

504. DeSilva *et al.*, 2021.
505. D. Everett, 2017, p.128.
506. Davies *et al.*, 2020.
507. Coppens, 1994. Aunque es un hecho indiscutido que el clima en África cambió hace alrededor de diez millones de años, la magnitud de ese cambio y cuánta importancia tuvo en la adopción del bipedismo por parte de nuestros ancestros aún no resulta clara.
508. Conjunto de volúmenes craneales de diferentes fósiles: Du *et al.*, 2018.
509. El bipedismo también emergió con anterioridad a la utilización de herramientas (véase Niemitz, 2010).
510. Bickerton y Szathmáry, 2011. Antes de hace dos millones de años, las marcas de corte se encontraban sobre las de mordidas, lo que indica que los homínidos accedieron a esos huesos solo después de que otros animales lo hubieran hecho. Después de hace dos millones de años, las marcas de mordidas se presentan con mayor frecuencia por encima de las marcas de corte, lo que indica que los homínidos accedieron a los huesos en primer lugar (Blumenschine, 1987; Blumenschine *et al.*, 1994; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2005; Monahan, 1996).
511. Ben-Dor *et al.*, 2021.
512. *Ibid.*
513. *Ibid.*
514. Entre 1.8 a 1.5 millones de años atrás se produjo la extinción masiva más alta de carnívoros per cápita (Bobe *et al.*, 2007; M. E. Lewis y Werdelin, 2007; Ruddiman, 2008).
515. Perkins, 2013.
516. Wrangham, 2017.
517. Carmody y Wrangham, 2009.
518. Koebeck *et al.*, 1999.
519. Para saber más sobre indicios de la utilización del fuego entre 1.5 a 2 millones de años atrás, véase Gowlett y Wrangham, 2013; Hlubik *et al.*, 2017; James *et al.*, 1989.
520. Garwicz *et al.*, 2009.
521. Esto se infiere a partir del cambio en el *Homo erectus* hacia un menor dimorfismo sexual (diferencia en el tamaño corporal entre hombres y mujeres); véase Plavcan, 2012.
522. La teoría original del abuelazgo fue propuesta por Hawkes *et al.*, 1998. Para conocer otro estudio más detallado acerca de las sociedades cazadoras-recolectoras, véase Hawkes *et al.*, 2018.
523. Malkova *et al.*, 2006.
524. Christiansen y Kirby, 2010.
525. Historia de Terrace, 2019.
526. Christiansen y Kirby, 2010.

527. D'Anastasio *et al.*, 2013.

528. D. S. Wilson y Wilson, 2007, proporcionan una interpretación moderna sobre la selección de grupo. La idea principal es que la evolución opera bajo una selección *multinivel*, de modo que los efectos grupales y los efectos individuales siempre se encuentran interactuando. En otras palabras, la simple supervivencia de una especie (efecto solo grupal) no explica cómo funciona la evolución. Las características que perjudican a la aptitud de un individuo pero que benefician al grupo en general no son necesariamente seleccionadas. Solo se seleccionan en las circunstancias adecuadas, donde el coste individual se ve superado por el beneficio grupal y la competencia con otros grupos.

Nótese que incluso esta interpretación de selección multinivel reconoce, aun así, que los desertores y tramposos eran un problema que la evolución tendría que haber tenido en cuenta. Por lo tanto, estas interpretaciones de selección multinivel siguen siendo compatibles con las interpretaciones evolutivas en las que la detección y el castigo de los infractores habrían sido esenciales para estabilizar el altruismo y la cooperación.

Una vez que los grupos humanos estuvieron dotados de lenguaje e implementaron el altruismo y el castigo de infractores, el equilibrio habría cambiado hacia efectos fuertes de selección de grupo, ya que el altruismo mitiga las diferencias de aptitud individual *dentro de un grupo* (ya que los miembros se apoyan y ayudan entre sí) y, por lo tanto, se fortalece el efecto de competencia *entre grupos*.

529. W. D. Hamilton, 1971.

530. R. Seyfarth y Cheney, 1990; Sherman, 1977, 1985.

531. Trivers, 1971.

532. Mitani, 2006; Mitani y Watts, 1999, 2001; Povinelli y Povinelli, 2001.

533. Olendorf *et al.*, 2004.

534. Mesoudi y Whiten, 2008.

535. Esta historia y secuencia descritas aquí están mayormente propuestas por Flitch, 2010.

536. Para conocer más argumentos de que la mentira, los desertores y los engaños eran obstáculos importantes que superar en la evolución del lenguaje, véase Dunbar, 2004; Fitch, 2010; Knight, 2008; Tomasello, 2016. Dor, 2017, provee un enfoque más matizado, que sugiere que el desafío del engaño (es decir, de la mentira) que emergió con el lenguaje podría haber impulsado más de una clase de bucle de retroalimentación, no solo para el castigo de los infractores una vez descubiertos, sino también para la capacidad de detectar cuándo alguien está mintiendo. Cuando un individuo mejora su habilidad para mentir, en lugar de volver al lenguaje inestable (selección de habilidades del lenguaje deficientes), podría haber impulsado la selección de una mejor teoría de la mente para identificar con mayor precisión cuándo las personas mienten o actúan con malas intenciones. A su vez, esto generó más presión y logró que los mentirosos escondieran sus intenciones mediante una mejor regulación emocional, lo que a su vez generó más presión para una mejor teoría de la mente en pos de descubrir esas estrategias y, así, se terminó creando un bucle de retroalimentación.

537. Dunbar *et al.*, 1997.

538. Dunbar, 1998; Dunbar, 2004.

539. Para obtener más bibliografía acerca de la importancia del castigo para respaldar el altruismo y su importancia en la evolución de los seres humanos, véase Boyd *et al.*, 2003.

540. Bickerton y Szathmáry, 2011.
541. Tomasello, 2016, 2018; resumido en Dor, 2017.
542. Berwick y Chomsky, 2017.
543. Morwood *et al.*, 1999.
544. Falk *et al.*, 2007.
545. Sutikna *et al.*, 2016.

## Capítulo 22: ChatGPT y una ventana a la mente

546. N. Tiku, 2022.
547. GPT-3, 2020. Nótese que los autores también editaron el artículo.
548. K. Lacker, (2020). «Giving GPT-3 a Turing Test». Blog de Kevin Lacker. <https://lacker.io/ai/2020/07/06/giving-gpt-3-a-turing-test.html>.
549. Esto se encontraba en el entorno de las pruebas de GPT-3, en el modelo text-davinci-002, prueba realizada el martes 28 de junio de 2022.
550. Kahneman, 2013.
551. Sobre la TPJ en la teoría de la mente, véase Samson *et al.*, 2004; Gallagher *et al.*, 2000.
552. Cutting y Dunn, 1999; Hughes y Dunn, 1997; Jenkins y Astington, 1996. Nótese que la relación de causalidad entre la mentalización y el lenguaje es controversial y aún no se encuentra esclarecida. Astington y Jenkins, 1999, llevaron a cabo un estudio longitudinal que indicó que las habilidades lingüísticas predecían el rendimiento posterior en las tareas de mentalización, pero no al revés. Sin embargo, incluso aunque el lenguaje mejore drásticamente las habilidades de mentalización, la capacidad básica para comprender que las demás personas tienen voluntad y pensamiento parece ser un componente necesario de la atención conjunta para que se inicie el proceso de nombrar objetos en primer lugar (esto se encuentra desarrollado en Villiers, 2007).
553. Baron-Cohen, 1995.
554. Publicado en LinkedIn por Yann LeCun en enero de 2023.



# Bibliografía

*Para ahorrar papel, la bibliografía completa se encuentra en [briefhistoryofintelligence.com](http://briefhistoryofintelligence.com).*

Durante el curso de mis años de investigación para este libro, leí cientos de libros, investigaciones y boletines, la mayoría de los cuales cité en la sección de notas en la página 447. Los siguiente títulos (citados en orden alfabético) me resultaron particularmente importantes para formular el marco teórico de este libro:

*The Alignment Problem: Machine Learning and Human Values*, de Brian Christian

*Behave: The Biology of Humans at Our Best and Worst*, de Robert Sapolsky

*Brain Structure and Its Origins: In Development and in Evolution of Behavior and the Mind*, de Gerald E. Schneider

*Brains Through Time: A Natural History of Vertebrates*, de Georg F. Striedter y R. Glenn Northcutt

*Cerebral Cortex*, de Edmund Rolls

*The Deep History of Ourselves: The Four-Billion-Year Story of How We Got Conscious Brains*, de Joseph LeDoux

*Deep Learning*, de Ian Goodfellow, Yoshua Bengio y Aaron Courville

*Evolution of Behavioural Control from Chordates to Primates*, de Paul Cisek

*The Evolution of Language*, de W. Tecumseh Fitch

*The Evolution of Memory Systems*, de Elisabeth A. Murray, Steven P. Wise y Kim S. Graham

*The Evolution of the Sensitive Soul: Learning and the Origins of Consciousness*, de Simona Ginsburg y Eva Jablonka

*Evolutionary Neuroscience*, de Jon H. Kaas

*Fish Cognition and Behavior*, de Culum Brown, Kevin Laland y Jens Krause

*From Neuron to Cognition via Computation Neuroscience*, editado por Michael A. Arbib y James J. Bonaiuto

*The Gap: The Science of What Separates Us from Other Animals*, de Thomas Suddendorf

*How Emotions Are Made: The Secret Life of the Brain*, de Lisa Feldman Barrett

*How Monkeys See the World: Inside the Mind of Another Species*, de Dorothy L. Cheney y Robert M. Seyfarth

*How the Brain Might Work: A Hierarchical and Temporal Model for Learning and Recognition*, de Dileep George

*The Invention of Tomorrow: A Natural History of Forethought*, de Thomas Suddendorf

*Language Evolution*, editado por Morten H. Christiansen y Simon Kirby

*The Mind Within the Brain: How We Make Decisions and How Those Decisions Go Wrong*, de A. David Redish

*The Neurobiology of the Prefrontal Cortex: Anatomy, Evolution, and the Origin of Insight*, de Richard E. Passingham y Steven P. Wise

*Neuroeconomics: Decision Making and the Brain*, de Paul Glimcher y Ernst Fehr

*The New Executive Brain: Frontal Lobes in a Complex World*, de Elkhonon Goldberg

*On Intelligence*, de Jeff Hawkins

*Reinforcement Learning: An Introduction*, de Richard S. Sutton y Andrew G. Barto

*Resynthesizing Behavior Through Phylogenetic Refinement*, de Paul Cisek

*Superintelligence: Paths, Dangers, Strategies*, de Nick Bostrom

*A Thousand Brains: A New Theory of Intelligence*, de Jeff Hawkins

*Why Chimpanzees Can't Learn Language and Only Humans Can*, de  
Herbert S. Terrace

*Why Only Us: Language and Evolution*, de Robert C. Berwick y Noam  
Chomsky



# Créditos de las ilustraciones, fotografías y figuras

Anatomía básica del cerebro humano: ilustración original de Mesa Schumacher

Nuestro linaje evolutivo: ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1: Figura de Max Bennett (inspirada por figuras similares del trabajo de MacLean)

Figura 2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.1: Fotografía de Willem van Aken del 18 de marzo de 1993.

Figura recuperada de [www.scienceimage.csiro.au/image/4203](http://www.scienceimage.csiro.au/image/4203) con licencia de CC BY 3.0.

Figura 1.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.4: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.5: Figura de Reichert, 1990. Utilizada con permiso.

Figura 1.6: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.7: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.8: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.9: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.10: Figura creada de B. MacEvoy, 2015. Utilizada con permiso (correspondencia personal).

Figura 1.11: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.12: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 1.13: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Avance #1 Imagen de cubierta de la sección: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.4: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.5: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.6: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.7: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.8: Fotografía de Larry D. Moore en 2006. Imagen publicada en Wikipedia en

<https://en.wikipedia.org/wiki/Roomba>.

Figura 2.9: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 2.10: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 3.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 3.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 3.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 3.4: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 3.5: Imágenes de Kent Berridge (correspondencia personal). Utilizadas con permiso.

Figura 3.6: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 3.7: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 4.1: Figura diseñada de Max Bennett (con algunos íconos de Rebecca Gelernter)

Figura 4.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 4.3: Figura de Max Bennett

Avance #2 Imagen de cubierta de la sección: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 5.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 5.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 5.3: Ilustración original de Mesa Schumacher

Figura 5.4: Ilustración original de Mesa Schumacher

Figura 5.5: Imagen de Thorndike, 1898

Figura 5.6: Imágenes de Thorndike, 1898

Figura 6.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 6.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 6.3: Figura de Max Bennett

Figura 6.4: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 7.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 7.2: Figura de Max Bennett

Figura 7.3: Figura de Max Bennett

Figura 7.4: Figura de Max Bennett

Figura 7.5: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 7.6: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 7.7: Objetos 3D gratis recuperados de SketchFab.com

Figura 7.8: Objetos 3D gratis recuperados de SketchFab.com

Figura 7.9: Figura de Manassi *et al.*, 2013. Utilizada con permiso.

Figura 7.10: Figura diseñada por Max Bennett. La fotografía del perro es de Oscar Sutton (comprada en Unsplash).

Figura 9.1: Imagen de Carlyn Iverson / Science Source. Utilizada con permiso.

Figura 9.2: Ilustración original de Mesa Schumacher

Figura 9.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Avance #3 Imagen de cubierta de la sección: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 10.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 10.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 10.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 11.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 11.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 11.3: Ilustración original de Mesa Schumacher

Figura 11.4: «Editor», de Jastrow, 1899. Las demás son de Lehar, 2003.

Figura 11.5: Escalera de Schroeder, 1858. «Cubo de Necker», de Necker, 1832. Pato o conejo, de Jastrow, 1899.

Figura 11.6: Imagen de Fahle *et al.*, 2002. Utilizada con el permiso de The MIT Press.

Figura 11.7: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 11.8: Imagen de Hinton *et al.*, 1995. Utilizada con permiso.

Figura 11.9: Imágenes de [thispersondoesnotexist.com](http://thispersondoesnotexist.com)

Figura 11.10: Figura de He *et al.*, 2019. Utilizada con permiso.

Figura 12.1: Figura original de Max Bennett, con supervisión y permiso de David Redish

Figura 13.1: Imagen recuperada de [https://en.wikipedia.org/wiki/Go\\_\(game\)#/media/File:FloorGoban.JPG](https://en.wikipedia.org/wiki/Go_(game)#/media/File:FloorGoban.JPG)

Figura 13.2: Ilustración original de Mesa Schumacher

Figura 13.3: Ilustración original de Mesa Schumacher

Figura 13.4: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 14.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 14.2: Ilustración original de Mesa Schumacher

Figura 14.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 14.4: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Avance #4 Imagen de cubierta de la sección: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 15.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 15.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 16.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 16.2: Ilustración original de Mesa Schumacher

Figura 16.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 16.4: Imágenes de Brunet *et al.*, 2000; Völlm *et al.*, 2006; y correspondencia personal con el Dr. Eric Brunet-Gouet. Utilizada con el permiso del Dr. Brunet-Gouet (correspondencia personal).

Figura 16.5: Fotografía de Frith, 2003. Reutilizada con permiso.

Figura 18.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 18.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Avance #5 Imagen de cubierta de la sección: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 19.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 19.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 19.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 20.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 20.2: Imágenes de Trepel *et al.*, 1996. Utilizada con permiso.

Figura 20.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 21.1: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 21.2: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 21.3: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 21.4: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 21.5: Ilustración original de Rebecca Gelernter

Figura 21.6: Ilustración original de Rebecca Gelernter