

# Convergencias evolutivas en el cerebro de los amniotas

Fernando García-Moreno, [fernando.garcia-moreno@achucarro.org](mailto:fernando.garcia-moreno@achucarro.org)

- Achucarro Basque Center for Neuroscience, Parque Científico de la Universidad del País Vasco, (UPV/EHU), 48940, Leioa, España.
- Fundación IKERBASQUE Foundation, María Díaz de Haro 3, 6º, 48013 Bilbao, España.
- Departamento de Neurociencia, Facultad de Medicina y Odontología (UPV/EHU), Barrio Sarriena s/n, 48940 Leioa, Bizkaia, España.

## La neocorteza y su singularidad

Durante gran parte de la historia de la neurociencia, el cerebro de los mamíferos se consideró un ejemplo de sofisticación evolutiva. Su capacidad para procesar información y regular comportamientos sociales, emocionales y cognitivos lo situó como referente dentro del árbol de los vertebrados. Se asumió que las funciones superiores del cerebro —como la memoria, el razonamiento o la planificación— habían alcanzado su máximo desarrollo en este grupo.

Este protagonismo se apoyaba en la presencia de una estructura muy particular: la neocorteza. Se trata de una capa de tejido nervioso que cubre gran parte de los hemisferios cerebrales en los mamíferos, organizada en seis capas celulares superpuestas. Desde sus primeras descripciones en el siglo XIX, los neuroanatomistas comprendieron que ninguna otra rama de los vertebrados poseía una estructura equivalente. La neocorteza se interpretó entonces como un rasgo distintivo y exclusivo de los mamíferos, responsable de sus capacidades intelectuales.

A partir de esta observación, se instaló la idea de que estructuras semejantes a la neocorteza eran imprescindibles para sostener comportamientos complejos. Si ninguna otra especie contaba con esta arquitectura, tampoco podrían exhibir conductas elaboradas ni capacidades cognitivas avanzadas (Jerison, 1973). Este razonamiento, derivado de una visión jerárquica y lineal de la evolución, relegó durante décadas el estudio de otros cerebros vertebrados.

Así, se estableció una relación casi exclusiva entre complejidad anatómica y capacidad intelectual, donde los mamíferos ocupaban la cúspide gracias a su neocorteza.

*Se instaló la idea de que estructuras semejantes a la neocorteza eran imprescindibles para sostener comportamientos complejos. Si ninguna otra especie contaba con esta arquitectura, tampoco podrían exhibir conductas elaboradas ni capacidades cognitivas avanzadas*

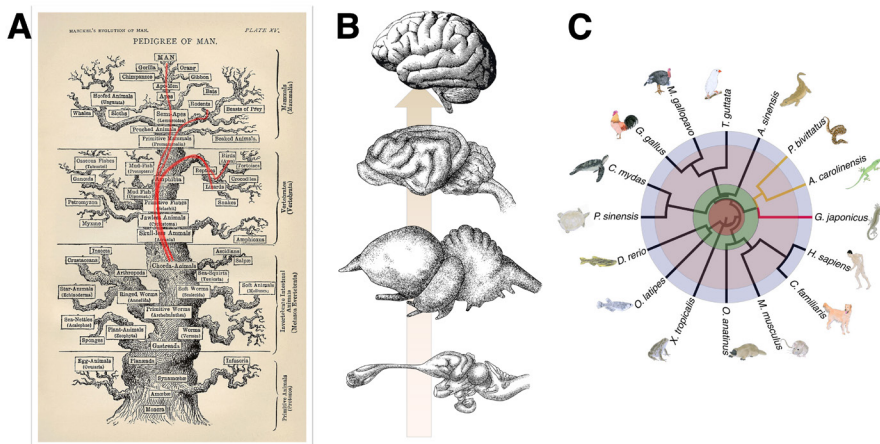
## Las ideas preconcebidas de la *Scala naturae*

Durante siglos, la historia natural estuvo marcada por una concepción jerárquica de la vida conocida como *Scala naturae*, una escala ascendente que culminaba en el ser humano (**Figura 1**). Esta idea, heredada de la filosofía clásica, encontró eco incluso en la biología moderna y en la forma de interpretar la evolución del cerebro.

A comienzos del siglo XX, muchos investigadores proyectaron esta visión jerárquica sobre la anatomía cerebral. Así nació la noción del “cerebro reptiliano”, según la cual los cerebros de los vertebrados evolucionaban mediante la adición progresiva de nuevas estructuras sobre un esquema primitivo. En ese modelo, las aves, al carecer de neocorteza, se asumía que poseían un palio (o *pallium*) reducido y funciones limitadas.

De acuerdo con esta idea, sus comportamientos debían ser sencillos: respuestas automáticas, escasa capacidad de aprendizaje o planificación. Durante décadas, las aves fueron relegadas en los estudios sobre inteligencia animal, consideradas poco más que autómatas instintivos.

Sin embargo, estas interpretaciones se basaban en supuestos no verificados. El de-



**Figura 1 – Cambios en la visión de la evolución biológica y del cerebro.** **A.** Clásico árbol filogenético de la *scala naturae* mostrando las especies animales a distintos niveles de sofisticación, con el ser humano por encima de todos ellos. Dibujo original de Haeckel, 1868. Las líneas rojas indican las ramas de humanos, roedores, aves y lagartos. **B.** Visión jerárquica clásica de la evolución cerebral, en la que un ascenso en complejidad condujo la evolución hacia el cerebro humano, pasando por estadios evolutivos previos más simples (de abajo hacia arriba, cerebro de lagarto, gallina, gato y humano). **C.** Esquema filogenético actual de los vertebrados, radial, que muestra como todas las especies animales han tenido el mismo tiempo biológico evolutivo, sin jerarquización. Imagen bajo licencia de Creative Commons.

sarrollo de nuevas técnicas de neuroanatomía, histología y análisis conductual permitió reevaluar estas afirmaciones. Lo que se descubrió contradijo frontalmente la lógica de la *Scala naturae*: las aves habían desarrollado estructuras cerebrales altamente especializadas para resolver funciones complejas, pese a no poseer neocorteza.

Este cambio de perspectiva abrió la puerta a comparar rigurosamente los cerebros de aves y mamíferos, no desde una escala jerárquica, sino desde su arquitectura, funcionalidad y origen evolutivo.

*Lo que se descubrió contradijo frontalmente la lógica de la Scala naturae: las aves habían desarrollado estructuras cerebrales altamente especializadas para resolver funciones complejas, pese a no poseer neocorteza*

## El extraño cerebro de las aves

Si durante mucho tiempo se consideró que la neocorteza era indispensable para las capacidades cognitivas complejas, el caso de las aves se presentaba como una excepción difícil de encajar en esa idea. A diferencia de los mamíferos, las aves carecen por completo de neocorteza. Su cerebro está organizado de forma distinta, sin las seis capas superpuestas que caracterizan a la corteza mamífera (Reiner et al., 2004). Esta diferencia anatómica llevó durante décadas a suponer que el cerebro de las aves era más simple y, por tanto, limitado en sus funciones.

Sin embargo, una mirada más detenida revela que el cerebro de las aves posee una serie de especializaciones notables. Por ejemplo, sus neuronas suelen ser de menor tamaño en comparación con las de los mamíferos. Esta característica, lejos de ser un signo de simplicidad, permite que se concentren en mayor número en un espacio cerebral reducido. De hecho, algunas aves muestran una densidad neuronal en el cerebro que supera ampliamente la de muchos mamíferos, incluido el ser humano, en determinadas regiones. Esta altísima densidad permite una conectividad eficiente y una rápida transmisión de información, compensando sobradamente la ausencia de neocorteza.

Otra particularidad del cerebro de las aves es la pérdida de ciertas estructuras secundarias que sí se conservan en otros vertebrados. A lo largo de su evolución, las aves han simplificado algunas regiones cerebrales, probablemente como consecuencia de la presión evolutiva por aligerar peso corporal, indispensable para el vuelo. Esta simplificación anatómica no implicó una merma en sus capacidades, sino una reorganización funcional que, en muchos casos, ha resultado ser extremadamente eficiente.

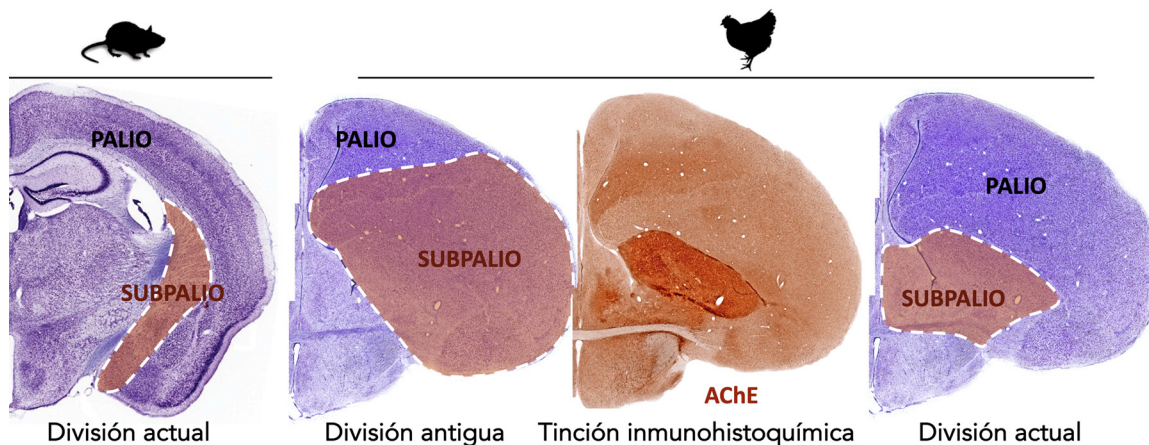
Estas adaptaciones, unidas a comportamientos sorprendentemente complejos observados en especies como cuervos, loros o palomas, empezaron a cuestionar la vieja idea de que un cerebro sin neocorteza debía ser necesariamente inferior. ¿Cómo era posible que sin esa estructura considerada esencial, las aves resolvieran problemas, fabricaran herramientas o mostraran conductas sociales elaboradas? Este enigma llevó a los investigadores a reconsiderar no solo las capacidades de las aves, sino también los prejuicios con los que durante décadas se había estudiado la evolución del cerebro.

A medida que se acumulaban estas evidencias, resultaba inevitable reflexionar sobre la verdadera estructura, función y evolución del pallium de las aves. Así, se abrió una nueva etapa en la neurociencia comparada.

## El pallium de aves y mamíferos, más parecidos de lo esperado

La idea de un cerebro aviar simple comenzó a desmoronarse en la década de 1960, cuando estudios histológicos detallados revelaron una organización más compleja de lo que se pensaba. Investigadores como Harvey Karten y Onur Güntürkün observaron que las aves poseían extensas áreas paliales, comparables en tamaño y complejidad a las de los mamíferos.

Uno de los avances cruciales en esos años fue el uso de técnicas histoquímicas, como la tinción para acetilcolinesterasa (AChE), que permitió delimitar con precisión la extensión del *subpallium* (una región cerebral limítrofe con el pallium) y, en consecuencia, estimar correctamente el volumen del pallium aviar. Para sorpresa de muchos, resultó ser al menos tan grande, proporcionalmente, como el de los mamíferos, desmontando así la idea de un pallium residual en las aves (**Figura 2**). Si el tamaño del pallium es importante



**Figura 2 – Modelos de subdivisión del telencéfalo.** A la izquierda se muestra una tinción Nissl de un corte coronal del telencéfalo de ratón. El pallio -en las partes superior, derecha e inferior derecha de la sección- es mucho mayor que el subpallio, delimitado y coloreado en marrón. A la derecha, tres secciones comparables del cerebro de gallina. La primera muestra el modelo anterior a la década de los 60, con un enorme subpallio y un disminuido pallio. En el centro, una tinción histológica clásica que muestra la verdadera extensión del subpallio. A la derecha, la visión actual en la que el pallio de aves es mucho mayor que el subpallio, en una proporción relativa similar a la de los mamíferos.

para el desarrollo de funciones complejas, las aves poseen un cerebro muy preparado para ellas.

En los años noventa y dos mil, el desarrollo de la genoarquitectura (el estudio de la organización cerebral a partir de patrones de expresión génica durante el desarrollo embrionario) confirmó y amplió esas conclusiones. Autores como Luis Puelles y Loretta Medina demostraron que aves y mamíferos comparten subdivisiones paliales homologas, reconocibles por la expresión de genes conservados como *Emx1*, *Tbr1* o *Er81*. Estas subdivisiones, lejos de ser invenciones exclusivas de los mamíferos, formaban parte del plan cerebral ancestral de los amniotas.

A la vez, los estudios de comportamiento derribaban viejos prejuicios. Se descubrió que especies como cuervos, loros o cacatúas exhiben capacidades cognitivas extraordinarias: uso de herramientas, reconocimiento individual, planificación, aprendizaje social y resolución de problemas complejos, a la altura de muchos primates.

Sin embargo, quedaba una cuestión esencial por resolver. Aunque las aves poseen áreas cerebrales equivalentes y capacidades cognitivas similares, no tienen una neocorteza laminada como los mamíferos. Entonces, ¿cómo se conectan sus

neuronas para generar comportamientos tan elaborados? ¿Siguen ambos grupos vertebrados un mismo plan de conectividad, disfrazado bajo arquitecturas distintas, o han resuelto el desafío de otra manera? La conectividad oculta podría guardar la clave de similitudes insospechadas o divergencias profundas.

### **¿Un circuito neuronal común y conservado?**

La constatación de que aves y mamíferos compartían subdivisiones paliales y capacidades cognitivas comparables abrió una nueva cuestión: ¿cómo se organizan y procesan internamente estas funciones en cerebros con arquitecturas tan distintas? En mamíferos, desde principios del siglo XX se había descrito con precisión la conectividad interna de la corteza cerebral. Gracias a los trabajos de Lorente de Nó y sus discípulos, se sabía que la corteza operaba a través de un circuito canónico, compuesto por seis capas corticales que procesaban de forma ordenada la información sensorial que llegaba desde el tálamo, os núcleos talámicos, para así responder informando de nuevo al tálamo o a estructuras subcorticales.

El circuito cortical básico es el denominado canónico, o trisináptico. Comienza



con la llegada de axones desde el tálamo a las neuronas de la capa 4 (primera sinapsis). Desde ahí la señal asciende a las capas 2/3 (segunda sinapsis) y luego desciende a las capas profundas 5 y 6 (tercera sinapsis). Estas neuronas profundas proyectan hacia otras áreas corticales, núcleos subcorticales o de vuelta al tálamo. Esta organización sostiene un procesamiento jerárquico y paralelo de la información, y es la base de la percepción y la acción.

Sin embargo, en aves, cuya organización palial carece de esta disposición laminar evidente, se desconocía si existía algún equivalente funcional o anatómico. El desarrollo de métodos para trazar conectividad neuronal a mediados de los años 60 (como los trazadores anterógrados y retrógrados basados en aminoácidos marcados radiactivamente o las técnicas de degeneración axonal) permitió por primera vez cartografiar con detalle las conexiones cerebrales aviares. Fue en este contexto cuando Harvey Karten propuso su influyente hipótesis.

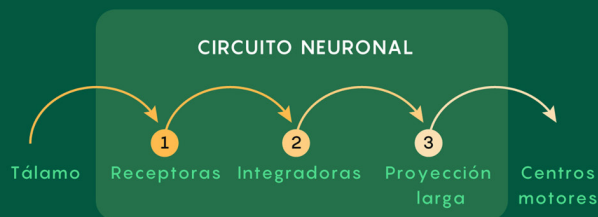
La *hipótesis de Karten* (Karten et al., 1969; revisitada en Butler et al., 2011) sugería que, aunque las neuronas paliales aviares se agrupan en núcleos en lugar de disponerse en capas, las relaciones funcionales y de conectividad entre esos núcleos replican las del circuito cortical mamífero. Según Karten, núcleos específicos del *dorsal ventricular ridge* (DVR) aviar recibirían conectividad talámica de manera análoga a las neuronas de la capa 4 de la neocorteza, transmitirían la información a otros núcleos que harían las veces de neuronas de las capas 2/3, y de ahí a núcleos profundos equivalentes a las neuronas de las capas 5/6, cerrando el circuito hacia núcleos talámicos o motores (**Figura 3**).

Durante décadas, esta idea fue ampliamente aceptada. Muchos neurocientíficos consideraron que los amniotas compartían un circuito esencial y altamente conservado, y que la evolución no había modificado sustancialmente los componentes neuronales ni su conectividad básica. Las

*Muchos neurocientíficos consideraron que los amniotas compartían un circuito esencial y altamente conservado [...] Las mismas neuronas conectadas de la misma manera, habiéndose conservado todo ello por más de 300 millones de años, compartiendo multitud de características*

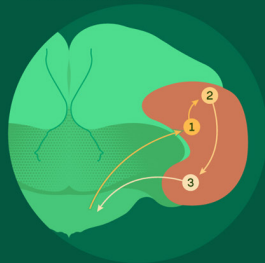
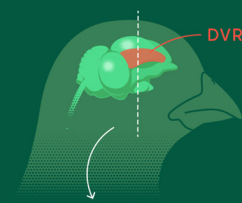
## La evolución de la inteligencia

En aves y mamíferos, los circuitos que subyacen a la cognición son equivalentes. En ambos casos procesan información sensorial, y proyectan sus decisiones a centros motores para dirigir el comportamiento.

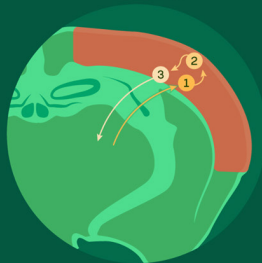
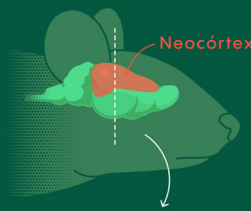


Sin embargo, en cada clase, esos circuitos aparecen en regiones diferentes del cerebro –la cresta ventricular dorsal (DVR) en aves y la neocórtex en mamíferos– y están compuestos por distintos tipos celulares. Esto sugiere que la inteligencia neural evolucionó independientemente en cada linaje.

### CEREBRO AVIAR



### CEREBRO MAMÍFERO

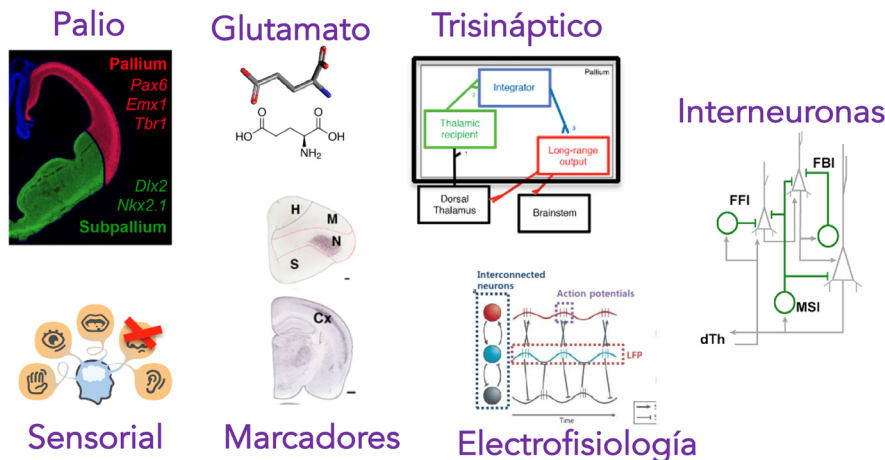


**Figura 3 – Circuitos trisinápticos en el palio de aves y mamíferos.** Imagen basada en Rueda-Alaña et al., 2025 y realizada por Mark Belan/Quanta Magazine.

mismas neuronas conectadas de la misma manera, habiéndose conservado todo ello por más de 300 millones de años, compartiendo multitud de características (**Figura 4**). Lo único que habría cambiado sería la disposición espacial de estas neuronas: organizadas en seis capas en mamíferos, en tres capas en reptiles, o en agrupaciones nucleares en aves.

Sin embargo, a pesar de su atractivo, esta hipótesis descansaba en gran parte en estudios de conectividad en cerebros adultos y en inferencias anatómicas. No se había demostrado que las neuronas que ocupaban posiciones funcionalmente equivalentes en mamíferos y aves fueran del mismo tipo celular, ni que compartieran una historia embriológica común. Para resolver esta incógnita era necesario investigar cómo se originan estas neuronas durante el desarrollo, qué progenitores las generan y qué programas moleculares definen sus identidades y conexiones. Solo así podría determinarse si el circuito era efectivamente conservado o si, por el contrario, había emergido por vías evolutivas distintas para alcanzar soluciones funcionales semejantes.





**Figura 4 – Similitudes de los circuitos paliales en amniotas.** Todos estos circuitos comparten multitud de similitudes biológicas. Sus neuronas son paliales, se generan en el palio durante el desarrollo, la región del cerebro que expresa genes como *Pax6*, *Emx1* o *Tbr1*. Debido a ello, su neurotransmisor de comunicación es el glutamato. Se organizan en circuitos trisinápticos, por lo que tres neuronas en el palio deciden la respuesta al estímulo, que es principalmente sensorial (excepto del sistema olfativo). Sus neuronas expresan marcadores genéticos comunes, como *RorB* o *Ctip2*, y muestran propiedades electrofisiológicas similares. Por último, estos circuitos paliales están modulados por las mismas interneuronas GABAérgicas, profundamente conservadas entre todas las especies.

### Caracteres homólogos conservados se desarrollan de modo conservado

La biología evolutiva del desarrollo ha establecido con total claridad un principio fundamental: todo carácter biológico se forma siguiendo un programa de desarrollo específico. Este programa determina dónde y cuándo nacen sus células, qué migraciones realizan, a qué señales ambientales responden y en qué tipos celulares se diferencian. No es una serie de eventos aleatorios, sino una secuencia or-

denada e interdependiente, donde cada paso condiciona y permite el siguiente.

Este carácter secuencial implica que modificaciones en cualquier punto intermedio del proceso suelen alterar el producto final. Es una consecuencia lógica: si al seguir un itinerario se toma un desvío erróneo en un cruce determinado, el destino alcanzado será forzosamente distinto. De este modo, para que un carácter presente en dos especies pueda considerarse homólogo y conservado (no solo morfo-

lógica o funcionalmente, sino en sentido evolutivo riguroso) debe desarrollarse a través de un programa equivalente en ambas especies. Si el programa diverge, aunque el resultado aparente sea similar, estaremos ante una convergencia, no una auténtica conservación.

Esta lógica se aplica de forma idéntica a los circuitos cerebrales (García-Moreno y Molnár, 2020). No basta con demostrar que dos regiones encefálicas se conectan de forma parecida en distintas especies. Para considerarlos circuitos conservados, su proceso de formación debe respetar los mismos pasos ontogenéticos: deben generarse en las mismas localizaciones embrionarias, en los mismos periodos del desarrollo, a partir de los mismos progenitores, bajo los mismos controles genéticos y estableciendo conexiones a través de los mismos mecanismos.

Un ejemplo paradigmático es el cerebelo de los vertebrados. Gracias a estudios de conectividad, sabemos desde hace décadas que sus circuitos son equivalentes en peces, reptiles, aves y mamíferos. Pero la verdadera prueba llegó cuando se analizó su desarrollo mediante técnicas de datado neuronal -una técnica que muestra cuando en desarrollo es generada cada población de células-, demostrándose que las neuronas cerebelosas se generan siguiendo los mismos programas onto-

genéticos en reptiles, aves y mamíferos (Rueda-Alaña y García-Moreno, 2022). Más aún, análisis transcriptómicos recientes han corroborado que las neuronas resultantes son extremadamente similares a nivel molecular, reflejo de un programa de formación que se ha mantenido inalterado durante más de 320 millones de años.

Con este principio firmemente establecido, surgió la cuestión inevitable: ¿ocurre lo mismo en los circuitos del pallium, responsables de las funciones cognitivas más elevadas de los amniotas? Hasta ahora se había supuesto su conservación funcional y anatómica, pero faltaba demostrar si sus programas de desarrollo y formación eran equivalentes, o si la evolución había seguido rutas distintas para construir soluciones funcionalmente parecidas. La respuesta a esta incógnita, esencial para comprender la evolución de la inteligencia en vertebrados, ha sido el foco de atención de nuestros trabajos en los últimos años.

### **El desarrollo de los circuitos neuronales ha seguido caminos evolutivos independientes**

En un estudio reciente (Rueda-Alaña *et al.*, 2025), nuestro grupo pudo abordar esta cuestión desde una perspectiva más

completa, considerando no solo la conectividad madura, sino todo el programa de desarrollo implicado en la formación de estos circuitos: desde su organización anatómica inicial hasta los programas moleculares y la secuencia temporal de neurogénesis que los originan. Este enfoque integral, aplicado de forma comparativa en embriones de mamíferos, aves y reptiles, permitió resolver una de las preguntas abiertas más persistentes en la neurobiología evolutiva de los amniotas.

Uno de los primeros hallazgos clave fue que las regiones donde se generan los circuitos sensoriales y asociativos del pallium difieren de forma sistemática entre taxones. En mamíferos, la neocorteza se desarrolla a partir de la región *dorsal* del pallium, caracterizada por la expresión de genes como *Emx1*, *Pax6* o *Tbr1*. Sin embargo, en saurópsidos (aves y reptiles), muchos de los circuitos equivalentes surgen en zonas *ventrales* del pallium, molecularmente distintas, delimitadas por la expresión de genes como *Etv1*, *Dach2* o *Nr2f2*. Estas regiones, además de estar anatómicamente separadas, muestran perfiles de identidad regional divergentes desde estadios muy tempranos del desarrollo.

La diferencia no radica solo en su lugar espacial en el pallium. En el desarrollo del cerebro, el tiempo de generación de cada

neurona dicta qué tipo de neurona va a ser: donde se ubicará, con qué neuronas se comunicará, qué genes expresará, que morfología dispondrá. Así, otro dato revelador fue que la secuencia temporal de generación de las neuronas también es distinta en cada linaje. En mamíferos, las primeras neuronas que se generan en la neocorteza son las de proyección extrapalial de capas profundas (principalmente las de las capa 5 y 6), responsables de enviar información hacia núcleos subcorticales y estructuras motoras. Por el contrario, en aves, los primeros grupos neuronales que se originan en el circuito son aquellos que reciben aferencias sensoriales del tálamo, estableciendo una secuencia inversa a la observada en mamíferos.

De hecho, pudimos demostrar que estas neuronas seguían una secuencia de generación diferente dirigida por células madre neurales (las células progenitoras que generan mediante división celular a todas las neuronas del cerebro) diferentes. Existen varios tipos de células madre neurales, y algunos son singulares y únicos en cada linaje de amniotas.

Como consecuencia, los programas espacio-temporales de formación de estos circuitos son profundamente divergentes. A diferencia de lo que ocurre en el cerebelo (donde las zonas de neurogénesis, los tipos celulares, su secuencia de

*Como consecuencia, los programas espacio-temporales de formación de estos circuitos son profundamente divergentes. A diferencia de lo que ocurre en el cerebelo [...] en el pallium de aves y mamíferos estos programas han seguido rutas distintas*

nacimiento y sus destinos sinápticos han permanecido inalterados durante más de 300 millones de años), en el pallium de aves y mamíferos estos programas han seguido rutas distintas. Esto invalida la posibilidad de que los circuitos paliales sean homólogos en sentido estricto, ya que la homología requiere la conservación no solo estructural o funcional, sino también de los mecanismos de formación.

Sin embargo, a pesar de estas profundas diferencias ontogenéticas, todos los estudios funcionales previos coincidían en señalar circuitos con características sorprendentemente similares en cuanto a su organización funcional y dinámica. Esto planteaba una pregunta fascinante: ¿era posible que programas del desarrollo tan divergentes hubieran dado lugar a las mismas neuronas y a circuitos funcional-

mente equivalentes mediante una canalización evolutiva? La clave de esta paradoja residía en la naturaleza misma de las neuronas que integran esos circuitos.

### **Circuitos equivalentes, neuronas diferentes**

En los últimos años, el desarrollo de tecnologías ómicas de altísima resolución ha transformado por completo nuestra capacidad para estudiar el cerebro. Técnicas como el *single-cell RNA sequencing* permiten identificar qué cientos de genes están activos en cada célula individualizada y, gracias a su escalabilidad, realizar este análisis en decenas de miles de neuronas de forma simultánea. Esto ha hecho posible no solo clasificar células por su morfología o conectividad, sino establecer tipologías moleculares basadas en la expresión combinada de genes maestros y programas de redes génicas asociadas, que definen de manera precisa las propiedades funcionales y potenciales de cada neurona.

Gracias a esta metodología, en la última década se han generado atlas transcriptómicos de tipos neuronales en múltiples especies: desde humanos y otros primates hasta roedores, lagartos, anfibios y tortugas. Sin embargo, existía un vacío

llamativo en la literatura: no se había caracterizado el atlas de tipos neuronales del pallium de las aves. Esta ausencia no era accidental. Como ya se ha señalado, el pallium aviar posee características anatómicas únicas: neuronas extremadamente pequeñas, empaquetadas en un tejido denso, sin capas ni marcadores histológicos secundarios claros, lo que había dificultado durante décadas cualquier aproximación sistemática.

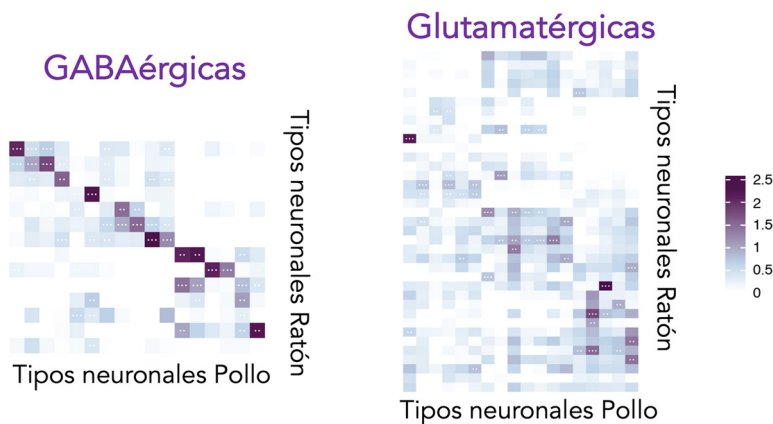
En colaboración con el grupo de Henrik Kaessmann (Universidad de Heidelberg), pudimos por primera vez descifrar los códigos transcriptómicos de los tipos neuronales del pallium de aves, tanto en el cerebro embrionario como en el adulto de pollo (Zaremba *et al.*, 2025). Los resultados fueron reveladores. Identificamos una pequeña fracción de neuronas conservadas con otros amniotas, incluyendo las interneuronas y poblaciones equivalentes a las neuronas del hipocampo, de áreas olfativas y de una región conocida en mamíferos como claustró. Curiosamente, estas son precisamente las áreas que los neuroanatomistas clásicos, sin técnicas moleculares, ya habían definido como *archicortex* y *paleocortex*, intuyendo correctamente que se trataba de territorios ancestrales compartidos.

Sin embargo, lo verdaderamente relevante fue que la gran mayoría de neuronas

del pallium aviar resultaron ser únicas, sin correspondencia alguna con tipos neuronales conocidos en mamíferos o reptiles (**Figura 5**). Este hallazgo no solo refutaba definitivamente la antigua idea del “cerebro reptiliano”, sino que revelaba un grado de innovación neuronal en aves comparable al que se había documentado en linajes de mamíferos, incluidos los primates. Este amplio y diverso catálogo de neuronas en el pallium de aves, sumado a los ingentes números de neuronas que posee son sin duda el sustrato biológico de la alta capacidad cognitiva de las aves. Y es reseñable que, por tanto, la inteligencia de aves ha surgido y evolucionado de modo independiente y separado al caso de los mamíferos.

Volviendo a los tipos de neuronas del pallium de aves, las neuronas responsables de las funciones sensoriales y de los circuitos estudiados por Rueda-Alaña *et al.* (2025) resultaron ser molecularmente distintas en cada especie analizada. Es decir, aunque los circuitos funcionales parecían operar de manera equivalente (recibiendo información talámica, procesándola localmente y enviando proyecciones hacia núcleos motores o asociativos), las neuronas que componían esos circuitos pertenecían a tipos celulares distintos, con orígenes ontogenéticos, marcadores génicos y secuencias de neurogénesis independientes en cada taxón.





**Figura 5 – Diferencias transcriptómicas entre neuronas paliales.** Los gráficos muestran los coeficientes de similitud de 0 a 3 (máximo encontrado 2.5) en la comparativa de las neuronas de pollo y ratón, mostrando como las semejanzas son mucho mayores para las interneuronas GABAérgicas (izquierda) que para las neuronas paliales de proyección, glutamatérgicas (derecha). Gráficos originales de la investigación publicada en Zaremba et al., 2025. Las interneuronas son un tipo de neurona muy conservado en vertebrados, mientras que las neuronas glutamatérgicas han diversificado mucho más su transcriptoma y programa del desarrollo, generando variedades únicas de cada taxon.

El panorama que se dibujaba era claro: el circuito se forma siguiendo instrucciones del desarrollo divergentes en cada grupo de amniotas, a partir de poblaciones neuronales distintas y en regiones cerebrales separadas anatómica y molecularmente. Y sin embargo, el circuito funciona de forma funcionalmente análoga, procesando la información sensorial a través de rutas organizadas según principios dinámicos similares.

¿Cómo es posible conciliar estas dos visiones, en apariencia contradictorias? ¿Cómo pueden circuitos ensamblados con neuronas diferentes, en posiciones distintas y bajo programas ontogenéticos divergentes, cumplir las mismas funciones? La respuesta, como en otras áreas de la biología, estaba en las constricciones funcionales impuestas por el propio sistema nervioso y el mundo físico que ha de interpretar, y en la capacidad de la evolución para generar soluciones convergentes.

## Convergencia neuronal en el pallium de las aves

La biología evolutiva está repleta de ejemplos donde estructuras anatómicas distintas, originadas en tejidos y linajes embrionarios independientes, terminan cumpliendo funciones equivalentes. Las alas de aves y murciélagos, por ejemplo, representan dos soluciones aerodinámicas semejantes a un mismo desafío: el vuelo. Sin embargo, mientras las de las aves derivan de modificaciones en las plumas y los huesos del miembro anterior, las de los murciélagos lo hacen a partir de una expansión de la membrana interdigital. En ambos casos, las estructuras acaban siendo muy parecidas ya que están limitadas por las mismas características físicas a las que han de dar una respuesta: la densidad del aire, el peso del animal, la superficie de planeo, etc. Diferentes materiales, mismo resultado funcional. Este fenómeno, conocido como convergencia evolutiva, es una de las constantes de la historia natural.

Nuestros trabajos han revelado que este mismo principio opera también en la organización de los cerebros de los amniotas. Aves y mamíferos, pese a sus trayectorias evolutivas independientes, han desarrollado circuitos neuronales funcionalmente análogos en sus *pallia*. La diferencia, como ha demostrado la investigación reciente, radica en el material con el

que se han construido esos circuitos: las neuronas que los constituyen son diferentes en cada grupo, generadas en lugares distintos del cerebro embrionario y bajo programas de desarrollo divergentes. Y, sin embargo, la lógica funcional que gobierna estos circuitos es asombrosamente similar, ya que como en el caso de las alas, la funcionalidad de los circuitos y su eficiencia dicta los límites y las características óptimas del circuito. La optimización del procesamiento sensorial ha esculpido estos circuitos de modo independiente en cada linaje, alcanzando un óptimo equivalente en cada caso.

Esta evidencia resuelve por fin una dicotomía que había dividido a la neurobiología evolutiva durante décadas. Por un lado, los estudios de conectividad defendían la existencia de circuitos paliales conservados, basados en las similitudes funcionales observadas en aves y mamíferos. Por otro, los estudios de desarrollo embrionario y neurogénesis indicaban que los programas que originaban estas neuronas eran incompatibles con una homología estricta. Hoy sabemos que ambas visiones eran parcialmente correctas. Lo que se ha conservado no son las neuronas ni su organización primaria, sino la necesidad funcional de resolver ciertas tareas (procesar información sensorial, integrarla y generar una respuesta motora) a través de arquitecturas cerebrales eficientes.

La evolución, como tantas veces, ha sido pragmática. Allí donde los linajes divergieron en su morfología y genética, convergieron en sus soluciones funcionales. Aves y mamíferos han diseñado cerebros diferentes para responder a los mismos desafíos cognitivos. Una demostración más de que, en biología, distintas rutas pueden conducir a destinos equivalentes, y de que las limitaciones funcionales del sistema nervioso guían la evolución hacia soluciones recurrentes, aunque partan de materiales distintos. El pallium de las aves es, así, un ejemplo vivo de cómo la convergencia neuronal no solo es posible, sino que ha sido determinante en la historia evolutiva de los vertebrados.

Comprender la evolución del cerebro requiere mirar más allá del humano y sus parientes cercanos. Las aves, con cerebros estructuralmente distintos, pero funcionalmente equivalentes, demuestran el valor de estudiar una amplia diversidad de especies. Sólo a través de una investigación interdisciplinar, que combine anatomía, genética, desarrollo y fisiología comparada, podremos descifrar qué aspectos de nuestros circuitos son compartidos, cuáles emergieron por convergencia y cuáles constituyen auténticas singularidades humanas. La neurobiología evolutiva necesita todos los cerebros posibles para entender el nuestro.

## Referencias

- Butler, A.B., Reiner, A., y Karten, H.J. 2011. Evolution of the amniote pallium and the origins of mammalian neocortex. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1225: 14–27.
- García-Moreno, F. y Molnár, Z. 2020. Variations of telencephalic development that paved the way for neocortical evolution. *Progress in Neurobiology*, 194: 101865.
- Jerison, H.J. 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York.
- Karten, H.J. 1969. The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 167: 164e179.
- Reiner, A. et al. 2004. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of Comparative Neurology*, 473: 377–414.
- Rueda-Alaña, E. y García-Moreno, F. 2022. Time in neurogenesis: conservation of the developmental formation of the cerebellar circuitry. *Brain Behavior and Evolution*, 97: 33–47.
- Rueda-Alaña, E. et al. 2025. Evolutionary convergence of sensory circuits in the pallium of amniotes. *Science*, 387(6735): eadp3411.
- Zaremba, B. et al. 2025. Developmental origins and evolution of pallial cell types and structures in birds. *Science*, 387(6735): eadp5182.