



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS COGNITIVAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS COGNITIVAS

DESARROLLO DEL CEREBRO EN CONTEXTOS DE AISLAMIENTO SOCIAL

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA
EN CIENCIAS COGNITIVAS

P R E S E N T A:

Biol. Alicia Quevedo Maldonado

Director de tesis: Dr. Germán Octavio López Riquelme

Comité Revisor: - Dra. Verónica Narváez Padilla

- Dra. Marcela Osorio Beristain

- Dra. Elsay Arce Uribe

- Dr. José Manuel Castro García

Cuernavaca, Morelos

Junio, 2023



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



Cuernavaca, Mor., a 20 de mayo 2023

Lic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Investigación y Posgrado
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis “**Desarrollo del cerebro en contextos de aislamiento social**” que presenta la alumna:

Biol. Alicia Quevedo Maldonado

Para obtener el grado de Maestro/a en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Baso mi decisión en lo siguiente:

El trabajo que presenta la alumna es una revisión acerca de los efectos del aislamiento social en animales, incluyendo el humano, tanto en estados de desarrollo como efectos crónicos o de larga duración en adultos. Los objetivos se han alcanzado y el trabajo muestra una amplia revisión de resultados de diferentes investigaciones que se enfocan en la importancia del aislamiento social en humanos y en insectos sociales, los cuales se muestran como excelentes modelos para el estudio de dichos efectos debido a la facilidad de manipulación, experimentación y mantenimiento. La alumna ha tenido un gran desempeño durante sus estudios y en su trabajo en el laboratorio, por lo que se recomienda que pase a la siguiente etapa para la defensa de la tesis ante el comité de sinodales.

Sin más por el momento, quedo de usted.

Atentamente
(e.firma UAEM)

Dr. Germán Octavio López Riquelme



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

GERMAN OCTAVIO LOPEZ RIQUELME | Fecha:2023-05-25 22:42:27 | Firmante

nyFxSKCvsxO+4WstqqDqil6PBlgwyOOZkeyiYjUhwTFJ6n/Tn7Xe2Tzsbpm+C1dV3Gd8/HzGacBPEutC7SzYTmsWEogIA00ZGtK8hnoPlvU2KGFPRRxl+/QfjaPH6chdzd/T+HhYTNGORqMjBkHOzjnOVUesYZOk3/HZxn7c/YeQdihsK/xlxA6m+ht4rVP90QtiPdUMFR5AWbgjFDMJ4ob/8EflDm0qa7opY2YnxJkx4pZEVKtbIL1IZ3T0IDiov+2jatxOdY3NBKOxsKEZLf+wUO9VBCKbYf446OmFdoQgaAAL2yT5MCXcmssSOZdBXiJD/HV5zRYwVsgbMgCww==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[PNcHqYjsm](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/G4RTd4ZrXrttaRK2Tswl6wdvW2SsTkch>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



Centro de
Investigación en
Dinámica Celular

Cuernavaca, Morelos, 25 de mayo de 2023

Lic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Investigación y Posgrado
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis “**Desarrollo del cerebro en contextos de aislamiento social**” que presenta la alumna:

Biol. Alicia Quevedo Maldonado

Para obtener el grado de Maestro/a en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Bajo mi decisión en lo siguiente:

Considero que la tesis cumple con los requisitos para que se proceda a su defensa al haber realizado una suficiente revisión del tema, abordando los aspectos generales y particulares de forma clara y precisa.

Sin más por el momento, quedo de usted

A t e n t a m e n t e

Dra. Verónica Mercedes Narvárez Padilla



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

VERONICA MERCEDES NARVAEZ PADILLA | Fecha:2023-05-25 15:07:57 | Firmante

r5Kml4fS0w+hRNPfhjzaBU1CH0Vc7bUIF5iM1pWII9yws/KD7GywzqGU4zh3IXew53DnXRZNG+LwMB84a41w8rD13epSfpXVvwh3/vmFsBJo5dC7XvixDpaQqWODOnSLZZTFB
VGFInt8FCv0YALEddopqMEemJLOOXKq29+1bDm1zCDKL0AdKD7EUZPNQfjNsgYF7trcDIsMWfV9oQLJ+00QRurMI+ek51ANpIT22w80lqnQhceDznWhvyeEecAC1OBM6pX5
1C92XoRIS3F1aXNksinK8JhAtIJAccJotEmSlx81/e9/cSeQHYt2QxU7in6DjUYvElks0IFpkXeQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[YXRx5Om3r](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/eoupw5Na6uHEjEHf9uC5xQbld79XfZ84>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS



22 de mayo 2023.

Lic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Investigación y Posgrado
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis “Desarrollo del cerebro en contextos de aislamiento social” que presenta la alumna:

Biol. Alicia Quevedo Maldonado

Para obtener el grado de Maestra en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Bajo mi decisión en lo siguiente:

La tesis tiene un buen planteamiento teórico y también un buen desarrollo final. La alumna tuvo un buen desempeño durante todo el desarrollo de su trabajo, y finalmente ha tenido una buena apropiación de su proyecto.

Sin más por el momento, quedo de usted

A t e n t a m e n t e

(e.firma UAEM)

Dra. Ma. Marcela Osorio Beristain



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

MARIA MARCELA OSORIO BERISTAIN | Fecha:2023-05-24 14:30:18 | Firmante

1nGgVOhJpGWJyIsUgAf2+uwsMZHc+XhViWjPvQT+Zil0cD9xRMCfW/faEmQgSLWPPUrqVklprKvttQ/Db9ldGUfBxtm+LVzpC5GTBPFNJeDyUMojzhMT5gefIjNalpcP4FXgCMipxBOyeJFTDpO3tpsWPw2iy2dlZc6j4XyYeY8nFGE7wp7jtDa0hOTCFmufESkjdUiaGnY7ln/rl/s8YBUCC3uqhuq3qOpQsBsK+LQxbz6jMmrVGoKaJXn69Rv8HymMBCq0Gz7ih4CSDbSrEZLhXtj9lvIL2aQ1oqG2tPOsshRgd9JufRtu9RbH12Y57owM2ou3prfxD+BEUuKQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[MJjeazWi1](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/XRJwbOIM2yyfPCFsxr9t9yPwTTWONeCM>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS



CENTRO DE
INVESTIGACIONES
BIOLÓGICAS
UAEM

Laboratorio de Acuicultura e Hidrobiología

Cuernavaca, Mor., a 22 de mayo del 2023.

Lic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Investigación y Posgrado
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis “**Desarrollo del cerebro en contextos de aislamiento social**” que presenta la alumna:

Biol. Alicia Quevedo Maldonado

Para obtener el grado de Maestra en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Baso mi decisión en lo siguiente:

La tesis presentada es una buena revisión en mamíferos que contextualiza los mecanismos estructurales y funcionales del aislamiento social.

Sin más por el momento, quedo de usted

A t e n t a m e n t e

(e.firma UAEM)

Dra. Elisah Arce Uribe



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

ELSAH ARCE URIBE | Fecha:2023-06-09 17:37:36 | Firmante

DGgN0fTaA6Fm6aQO6a55FawTHnS1VJrL8CXVn0WiSDflnYZzZsTVIOKU1hPgF6IAMvFqc1knXJvKkZCp3WRfNecyJ8jekalaBkaNdVPMYBQ53OYjB60XyWXd5pFPbmTEjX5xM7AssjDyuYbTALKFQykwqmMgWOoCy2xAZTV2ROShA7QHOQRA3w4fwEXQplclITxuUV5grgf4tsBcNvkFisUhfYa6o53UXYk3fzG6h6Lx8e44E8G0jriNzP5UZHnpz8afsLsxJTGCFisccoH8imrk+lzRb+FdSPwvuLTVOm727HKyro12Jjy656A9lVJSTQHGcTmStxzKekIG554Q==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[uENKZfaUI](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/FX9r9bPYnOllmEjKojNWecCZSEirq4q5>



28 de mayo del 2023.

Lic. Uriel Mendoza Acosta
Jefe de Investigación y Posgrado
Centro de Investigación en Ciencias Cognitivas
Universidad Autónoma del Estado de Morelos
PRESENTE

Por medio de la presente le comunico que he leído la tesis “**Desarrollo del cerebro en contextos de aislamiento social**” que presenta la alumna: **Biol. Alicia Quevedo Maldonado** para obtener el grado de Maestro/a en Ciencias Cognitivas. Considero que dicha tesis está terminada por lo que doy mi **voto aprobatorio** para que se proceda a la defensa de la misma.

Baso mi decisión en lo siguiente:

La alumna realizó un buen planteamiento y desarrollo teórico de revisión del comportamiento social en condiciones de aislamiento en mamíferos, comparándolo con el modelo de estudio en hormigas en términos cognitivos y anatómicos.

Sin más por el momento, quedo de usted

Atentamente

(e.firma UAEM)

Dr. José Manuel Castro García



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

JOSE MANUEL CASTRO GARCIA | Fecha:2023-05-28 20:59:29 | Firmante

aKq6u7k541ddfst/gLZnmqFBc8DDtWxlnuWuJXtlbwbYKLH9AHqxCnTF35fXJ4Zw9GQdyTqkWqdcx9BvxqMlbbNgkbt6ngXefz1CfXFbrBxCk2+2Nf1kupWKRnXsbDpbb++C
BQCKRE4TbHRO4FmCukczggMr1Wl+lvCjTZvzMrdxejEP9QbNDkaagjQmkC+OEsCkhRnoDJ4/14q9OyVfNd7zlixBCaSodbHDgVaPIE5SMNuO81h1VXkPXLg/72NLPtW/LE
fC081xkKETu5AiK4DkSTey+OwIwQ6FVjNWaHsrLpWJRmIDXtaP2pr/3AKblYhnNPZO6g4HPNCY0AyytA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[Nsnp3aCZe](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/03pW4kC10rFg9QJNHFTluV3NVokXIOk8>



***Esta revisión fue realizada en el Laboratorio
de Socioneurobiología del Centro de
Investigación en Ciencias Cognitivas, UAEM.***

EXPRESIONES DE GRATITUD

Académicas.

A la *Dra. Marcela Osorio* y la *Dra. Verónica Narváez*, mi eterna gratitud por su tiempo, consejos, revisiones desde el inicio de mi trayectoria en este posgrado; y sobre todo, por su gran amabilidad, disposición y respeto. Trabajar con profesionales con tanto humanismo, siempre es muy grato. ¡Les deseo siempre éxito en sus proyectos académicos y personales!

Al *Dr. José Manuel Castro García*, por su incondicional apoyo en el ámbito académico y personal; por su tan amable disposición para la revisión de este trabajo final de tesis. ¡Gracias, amigo!

A la *Dra. Elisah Arce Uribe*, gracias por haber aceptado muy amablemente ser revisora de este trabajo final y por su calidez y amistad.

Al *Dr. Germán Octavio López Riquelme*, le agradezco infinitamente por haberme brindado la oportunidad de trabajar con él. Muchas gracias por su infinita paciencia, apoyo, comprensión y amistad. Me llevo gratos recuerdos del laboratorio pero sobre todo, me llevo crecimiento académico y personal. ¡Éxito siempre Doc..!

A *todo el personal del CINCCO*, tanto administrativos como académicos, que siempre fueron tan humanos con una servidora, apoyándome siempre en las medidas de sus posibilidades y haciendo de mi estadía en el posgrado una experiencia muy grata.

Gracias a la *Dra. Michelle Monterrosas*, directora de la Facultad de Ciencias Biológicas y a la *Mtra. Patricia Escobar Castañeda*, amiga y mentora de gran parte de mi vida; por las facilidades proporcionadas para llevar a cabo esta fase académica más. ¡Mis más sinceros parabienes siempre!

Amigos.

A todos mis compañeros del laboratorio de Socioneurobiología, por su amistad, compañerismo y su valiosa retroalimentación académica. Pero, muy especialmente a las ya casi, casi... *Dras. Karime e Yvette*, que siempre me apoyaron con revisiones entre pares, por sus consejos derivados de su experiencia y más que nada, por la bonita amistad que hemos creado a lo largo de este tiempo que me ha reforzado la cultura de apoyo entre mujeres. ¡Gracias mil a estas hermosas, profesionales, inteligentes y tan humanas mujeres!

A mis tesisistas: *José Pablo, Daniel, Irvin, María de Jesús, Alexa y Andrea*. Por un lado, por ser uno de los motores impulsores de tomar la decisión de crecer académicamente y poder ser una mejor guía para todos ellos. Por otro lado, por ser un apoyo emocional en momentos difíciles y por sus porras constantes. ¡Gracias muchachos!

A *Fernando, Liz y Halil*, por siempre estar dispuestos a apoyar. ¡Grandes amigos convertidos en familia!

Gracias infinitas a *Cecilia*, que me ha dado acompañamiento emocional. ¡Gracias Cecy, sin ti esta fase no hubiera sido posible!

DEDICATORIAS

Esta tesis va dedicada a mi *Angelita*, porque ella es el motor que impulsa mi vida entera. Hija, con este pequeño trabajo, quisiera dejarte ejemplo de que *“siempre y cuando tú quieras, puedes lograr lo que te propongas hacer; siempre debes de creer en ti misma y recuerda que siempre estaré orgullosa de la mujer en que te conviertas”* Te amo...

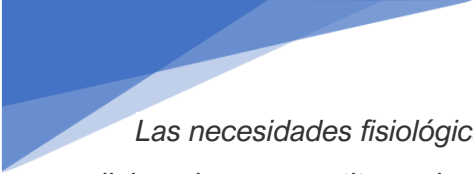
A *Iván Piña* mi esposo y padre de mi hija, compañero y amigo. Que siempre ha estado a mi lado; quien ha sido el primero en creer en mi (antes que yo misma); quien ha sido mi apoyo físico y emocional desde que lo conocí. Este trabajo es de los dos, ¡gracias amor, Dios te bendiga siempre!

A mis padres a quienes amo y admiro; y que siempre han creído en mí. ¡Doy gracias a Dios por tenerlos todavía a mi lado! ¡Dios los bendiga siempre!

A mis hermanos, por siempre estar... ¡Los amo infinitamente!

A mí misma, me abrazo y me aplaudo...

“Hay que aplaudirse a uno mismo, porque hay sacrificios que muchos no entienden”



Las necesidades fisiológicamente condicionadas no constituyen la única parte de la naturaleza humana que posee carácter ineludible. Hay otra parte que es igualmente compulsiva, una parte que no se halla arraigada en los procesos corporales, pero sí en la esencia misma de la vida humana, en su forma y en su práctica: la necesidad de relacionarse con el mundo exterior, la necesidad de evitar el aislamiento..

"El miedo a la libertad" (1941),

Erich Fromm

Contenido

INTRODUCCIÓN.....	1
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.....	4
OBJETIVO DE LA INVESTIGACIÓN.....	4
Objetivos particulares.....	4
MARCO TEÓRICO	5
CAPÍTULO 1. Desarrollo del Sistema Nervioso y la socialidad.....	6
Todo el Sistema Nervioso procede el ectodermo.....	7
Mecanismos de la plasticidad del Sistema nervioso.....	10
Periodos sensibles y críticos.....	11
Plasticidad fenotípica del Sistema Nervioso.....	15
Cognición social: competencia social.....	15
Red Cerebral de Comportamiento Social.....	17
Aislamiento social.....	21
CAPÍTULO 2. AISLAMIENTO SOCIAL EN HUMANOS.....	24
Privación sensorial: Aislamiento social extremo.....	25
Confinamiento.....	28
Aislamiento Social percibido: soledad.....	32
CAPÍTULO 2. AISLAMIENTO SOCIAL EN LOS ANIMALES.....	40
Primates no humanos.....	42
Ratas y ratones.....	46
Mamíferos marinos.....	50
Otros animales.....	52
CAPÍTULO 3. AISLAMIENTO EN HORMIGAS.....	57
La hormiga en las Ciencias Cognitivas.....	58
Sistema Nervioso Central de una hormiga.....	59
Lóbulos antenales: Vía olfativa.....	60
Plasticidad fenotípica del LA se encuentra estereotipada.....	63
Efectos del aislamiento social.....	66

Reconocimiento del compañero: efectos en la memoria química.	67
Efectos metabólicos.	69
Áreas cerebrales relacionadas a la memoria y aprendizaje se ven afectadas..	71
DISCUSIÓN.....	73
Áreas y funciones cerebrales afectados por el aislamiento social.....	74
Aislamiento social extremo.	74
Aislamiento social percibido.	78
Mecanismos neuroquímicos y fisiológicos.	81
Sobre la competencia social.....	82
Contramedidas en el aislamiento social.	84
CONCLUSIONES	86
REFERENCIAS	90
Referencias de internet.	107

Índice de cuadros y figuras

	Pág.
Cuadro 1 Mecanismos de plasticidad en el Sistema Nervioso en Desarrollo	11
Cuadro 2 Signos y síntomas del aislamiento solitario en humanos.	31
Figura 1 Desarrollo temprano del cerebro de los vertebrados	8
Figura 2 Desarrollo temprano del cerebro de los invertebrados: insectos.	9
Figura 3 Cambios arquitectónicos durante el periodo de plasticidad sensible.	12
Figura 4 Cambios arquitectónicos de la corteza visual humana.	14
Figura 5 Red de modo predeterminado (DMN).	20
Figura 6 Factores ambientales estresantes en el espacio exterior.	26
Figura 7 Algunas áreas cerebrales afectadas por exposición a aislamiento prolongado.	27
Figura 8 Celda para prisioneros en aislamiento solitario	29
Figura 9 Principales áreas del cerebro asociadas al aislamiento social.	35
Figura 10 Efectos cerebrales del aislamiento social percibido.	36
Figura 11 Efectos en la salud de las adversidades sociales.	42
Figura 12 Mono Rhesus (<i>Macaca mulatta</i>).	43
Figura 13 DMN en macacos. Aumentos de materia gris dependientes del tamaño de grupo.	44
Figura 14 Arborización dendrítica en neuronas de Purkinje de ratas aisladas.	47
Figura 15 Densidad de espinas dendríticas en ratas aisladas en etapas tempranas de desarrollo.	49
Figura 16 Sección horizontal del cerebro del delfín nariz de botella	51
Figura 17 Perro en confinamiento solitario.	53
Figura 18 <i>Drosophila melanogaster</i>	55
Figura 19 Plasticidad fenotípica de <i>Schistocerca gregaria</i> por efecto del contexto social	56
Figura 20 Lóbulo antenal	61
Figura 21 Vía olfativa de una hormiga.	62
Figura 22 Plasticidad fenotípica morfológico-conductual.	65
Figura 23 Plasticidad Fenotípica del LA ligada al sexo.	66
Figura 24 Efectos del aislamiento sobre el reconocimiento de compañeros de nido	69
Figura 25 Efectos del aislamiento sobre el metabolismo energético.	70
Figura 26 Efectos del aislamiento sobre el volumen cerebral de las hormigas.	72

Abreviaturas

ACC	Corteza Cingular Anterior	ITG	Circunvolución Temporal Inferior
ADN	Ácido Desoxirribonucleico	IVG	Circunvolución Visual Inferior
APF	Área Prefrontal	LAs	Lóbulos Antenales
ARN	Ácido Ribonucleico	LCR	Líquido Cefalorraquídeo
ARNm	Ácido Ribonucleico mensajero	LTC	Corteza Temporal Lateral
ARNm	Ácido Ribonucleico mensajero	LTP	Potenciación a Largo Plazo
AS	Aislamiento Social	mAM	Amígdala medial
ASE	Aislamiento Social Extremo	MFC	Corteza Frontal Medial
ASP	Aislamiento Social Percibido	MG	Macroglomerulos
ASS	Aislamiento Social Solitario	microARN's	Micro Ácidos Ribonucleicos (pequeños fragmentos)
BDNF	Factor Neurotrófico Derivado del Cerebro	MLS	Manifiestamente poco sociables
BLA	Amígdala Basolateral	MPC	Corteza Posterior Medial
CC	Cuerpo Caloso	MPL	Lóbulo Prefrontal Medial
CFs	Cuerpos Fungiformes	MTC	Corteza temporal Medial
CM	Cerebro Medio	MTL	Lóbulo Temporal Medial
CO	Opérculo Central	NA	Núcleo Accumbens
COVID	Enfermedad por Coronavirus	NAcc	Núcleo Accumbens
CPF	Córtex Prefrontal	NE	Norepinefrina
CS	Competencia Social	NGF	Factor de Crecimiento Nervioso
DA	Dopamina	NLs	Interneuronas locales
dACC	Corteza Cingulada Anterior Dorsal	NMDA	N-metil-D-aspartato
dIPFC	Corteza Prefrontal Dorsolateral	NPs	Neuronas de proyección
dmFC	Corteza Frontal Dorsomedial	NRO	Neuronas Receptoras Olfativas
DMN	The default Mode Network (Red predeterminada)	OA	Octopamina
DTI	Diffusion Tensor Image	OFC	Córtex Orbito Frontal
E	Epinefrina	OT	Oxitocina
FG	Circunvolución Fusiforme	PCC	Corteza Cingulada Posterior
HA	Hipotálamo Anterior	PF	Plasticidad Fenotípica
HPA	Hipotálamo-Pituitario-Adrenocortical	PFC	Corteza Prefrontal
HPC	Hipocampo	pIPL	Lóbulo parietal inferior posterior
HS	Altamente sociables	POA	Área preóptica
HVL	Hipotálamo Vasolateral	PPC	Corteza Parietal Posteromedial
HVM	Hipotálamo Ventromedial	PS	Privación Sensorial
IL	Interleucina	pSTS	Surco Temporal Superior Posterior
IPL	Lóbulo Parietal Inferior	SARS-Cov2	Síndrome Respiratorio Agudo Severo-Coronavirus 2

SAM	Simpático Adrenal Medular
SL	Septum Lateral
SN	Sistema Nervioso
SNC	Sistema Nervioso Central
SNP	Sistema Nervioso Periférico
STS	Surco Temporal Superior
TLS	Verdaderamente poco sociables
TPJ	Unión Temporoparietal
TPO	Temporo-parieto-occipital
VC	Córtex Visual
VEGF	Factor de Crecimiento Vascular Endotelial
VS	Estriado Ventral
VSP	Vasopresina

Resumen

La interacción social es un poderoso modulador de procesos neuroquímicos y neurofisiológicos que inciden en el desarrollo cognitivo a través de modificaciones del árbol dendrítico y/o axonal del cerebro de los organismos. Estos procesos se llevan a cabo por periodos que pueden ser sensibles o críticos y como resultado de ellos, los organismos experimentan cambios físicos, funcionales y/o del comportamiento que les permite adaptarse a condiciones cambiantes de su entorno. Todas las especies, de alguna manera exhiben comportamientos sociales en diversos grados, algunos viven dentro de grupos sociales muy grandes, por lo que el individuo necesita poseer la habilidad de formar y mantener relaciones cercanas, así como poder evaluar a los demás para así generar comportamientos adecuados a las circunstancias, hecho que asegura su supervivencia y reproducción. El comportamiento social se encuentra regulado por The Default Mode Network (DMN) o red predeterminada, esta es una red de áreas que se superponen, al menos parcialmente, con las áreas activadas en la cognición social y ha sido encontrada en animales como los primates humanos y no humanos, roedores, gatos, orcas, delfines y se sugiere que también en perros. El Aislamiento social (AS), es un contexto social estresante, ya que destaca por la separación de un organismo de otros que le son significativos, de un grupo, de actividades o situaciones sociales y que posteriormente perjudican la competencia social del organismo. El AS posee cuatro atributos principales, el AS directo, la privación sensorial (PS), el confinamiento y el aislamiento social extremo (ASE), que es una combinación de todos los anteriores; y un atributo secundario que se puede expresar de cualquiera de los otros cuatro, el aislamiento percibido (ASP) o mejor conocido como soledad. En cualquiera de sus modalidades es sumamente perjudicial para el desarrollo cognitivo. En este sentido nos hemos planteado la siguiente pregunta ¿Es posible que el aislamiento social siga los mismos mecanismos funcionales de afectación en los cerebros de diferentes modelos animales?. Para contestar a la pregunta, nuestro objetivo fue analizar cómo se desarrolla el cerebro en condiciones de aislamiento social. Particularmente, analizar áreas del cerebro mayormente afectadas, así como el tipo de competencia social alterada en común. Pudimos corroborar que los cerebros de los modelos animales de mamíferos seleccionados para esta revisión, al parecer comparten mecanismos estructurales y funcionales en los procesos de cognición social en la DMN, la cual se altera de modos similares ante condiciones de AS. Algunas regiones cerebrales afectadas en común fueron las relacionadas a la cognición visuoespacial y a la memoria y aprendizaje, a consecuencia de bajos niveles del factor de crecimiento neurotrófico (BDNF). Estas alteraciones se observaron por igual tanto en ASE, como en ASP; la única diferencia es que en ASP se agregan algunas regiones relacionadas a la activación atencional y además se observan incrementos en el volumen de las áreas, contrariamente a ASE, posiblemente por un mecanismo adaptativo de autopreservación del cerebro social. El BDNF también fue modificado por la activación de los ejes hipotálamo-pituitario-adrenocortical (HPA) y simpático adrenal medular (SAM), provocando cambios conductuales y emocionales como la ansiedad y depresión, así como bajas inmunitarias severas. La competencia social más afectada fue la habilidad de reconexión social y que perduró por semanas o meses, dependiendo del tiempo de AS. En cuanto a la hormiga, se introdujo por su comportamiento eusocial y por su potencial como modelo para el estudio en las ciencias cognitivas. Se pudieron advertir algunos paralelismos con los otros modelos en las afectaciones funcionales y fisiológicas por AS como, alteraciones en el volumen de estructuras de procesamiento primario, lóbulos antenales (LAs) y procesamiento secundario, cuerpos fungiformes (CFs), que se inmiscuyen en la memoria y el aprendizaje; bajas metabólicas, mala absorción de nutrientes y conductas motoras hiperactivas, lo que las puede llevar a la muerte. También se vieron afectadas en su capacidad de reconexión social con sus compañeras de nido. Todo lo anterior nos lleva a pensar, que es posible que los aparatos cognitivos compartan mecanismos paralelos en cuanto a su función y fisiología; y estructuras análogas para el caso de las hormigas; lo que los lleva a ser exitosos como especie y como grupo social.

INTRODUCCIÓN.

Las interacciones sociales juegan un papel trascendente en el óptimo desarrollo de los animales sociales, y lo son aún más en especies con redes sociales complejas (Cacioppo et al., 2004; Seid y Junge, 2016).

A través del reconocimiento e interacción con el contexto social se modulan trayectorias del desarrollo, procesos neuroquímicos y neurofisiológicos en importantes centros de procesamiento en el cerebro de organismos sociales para que estos organismos se adapten a las condiciones cambiantes de su entorno (Boulay y Lenoir, 2001; Kelber et al., 2010; Seid y Junge, 2016; Niven, 2018; Schultner y Pulliainen, 2020). Estos procesos moduladores pueden observarse como: el desarrollo de nuevas sinapsis; el cambio de la función y forma de las ya existentes, como arborizaciones dendríticas y neurogénesis; también, mediante la variación de las proyecciones axonales mediante alteraciones en procesos bioquímicos y moleculares específicos, que pueden incluir desde reformas neuroquímicas hasta cambios en la expresión de RNAm (Pascual-Castroviejo, 1996). A esta adaptación estructural y funcional del Sistema Nervioso Central (SNC) habitualmente se le conoce como como plasticidad cerebral, sin embargo, este proceso a su vez modifica fenotípicamente (dependiendo del entorno) las estructuras cerebrales. Por lo que en esta revisión, la plasticidad cerebral se maneja como *Plasticidad Fenotípica* (PF) (Pascual-Castroviejo, 1996; Aguilar, 2003; Gulyaeva, 2022).

Un aspecto importante en el proceso de desarrollo del SNC es el hecho de que se lleva a cabo por ciclos o periodos, es decir, que existes etapas en las cuales los procesos de desarrollo se aceleran. Estos acelerones pueden presentarse en etapas embriológicas, como adultas (obviamente en diversos grados) (Ortiz, 2009; Toth, 2019).

Como resultado de la plasticidad fenotípica del cerebro, los organismos sociales pueden experimentar cambios morfológicos, funcionales y/o del comportamiento (Aguilar, 2003; Grosso, 2018) y esta flexibilidad comportamental y su consecuente adaptación al entorno, es esencial para su sobrevivencia dentro de un grupo (Orpinas, 2010; Taborsky y Oliveira, 2012).

Para que un animal humano o no humano pueda vivir y convivir con su grupo, debe llevarse bien con los demás y exhibir habilidades sociales como formar y mantener relaciones cercanas, así como adaptarse conductualmente a los cambios en su entorno social, es decir, debe optimizar su comportamiento en función a la información social disponible, lo cual se conoce como: *competencia social* (CS) (Orpinas, 2010; Taborsky y Oliveira, 2012; Miklósi y Topál, 2013). Aunque la CS ha sido abordada principalmente por las ciencias sociales de una forma antropocentrista, existen indicios de que la cognición social se encuentra ampliamente distribuida en animales de todo el árbol filogenético (Escuarcia et al., 2020); por ejemplo, en ratas Noruegas se ha demostrado que estas optimizan su comportamiento en función de la información social obtenida de peleas anteriores con otros individuos de su colonia y que aumentan su aptitud al actuar de acuerdo con esta información obtenida (Taborsky y Oliveira, 2012); o insectos eusociales como las abejas y hormigas que cuando experimentalmente son cambiadas de contexto social hay cambios en áreas cerebrales sensoriales y de procesamiento secundarios, y como consecuencia exhiben cambios de comportamiento optimizados al nuevo contexto (Greenberg et al., 2012; Glastad et al., 2020).

Entonces, las interacciones sociales son fundamentales para el correcto desarrollo físico y cognitivo de un organismo al interior de un grupo social (Burrows, et al, 2011; Niven, 2018); por lo que, el aislamiento social tiene efectos negativos en varios aspectos del fenotipo de un animal como alteraciones en su interacción social, que por lo regular van acompañadas de una

disminución del volumen cerebral (Pascual, 2001; Burrows, 2020). Como consecuencia, se pueden observar otras repercusiones como, retraso en su crecimiento y aprendizaje, una vida útil más corta, así como, una reducción de su sistema inmune (Tibbetts et.al., 2019; Stahn y Kühn, 2021; Tomova et al., 2021; Glastad et al., 2020), pudiendo llegar incluso a la muerte del organismo (Gliotti, 2020). Estos efectos no son uniformes en el cerebro o entre las especies. Por ejemplo, Cacioppo et al., (2014) menciona que, los efectos pueden ser más evidentes en las regiones del cerebro que reflejan demandas funcionales de la vida solitaria versus social para una especie en particular.

La revisión actual pretende marcar la trascendencia de integrar la investigación en humanos y animales sociales para trazar los mecanismos paralelos a través de los cuales el aislamiento impacta en el desarrollo, salud y bienestar cognitivo del cerebro, así como subrayar la introducción y trascendencia de la hormiga como un excelente modelo para la investigación en el ámbito de las ciencias cognitivas.

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN.

¿El aislamiento social afecta de igual manera el cerebro de los diferentes animales sociales?

OBJETIVO DE LA INVESTIGACIÓN.

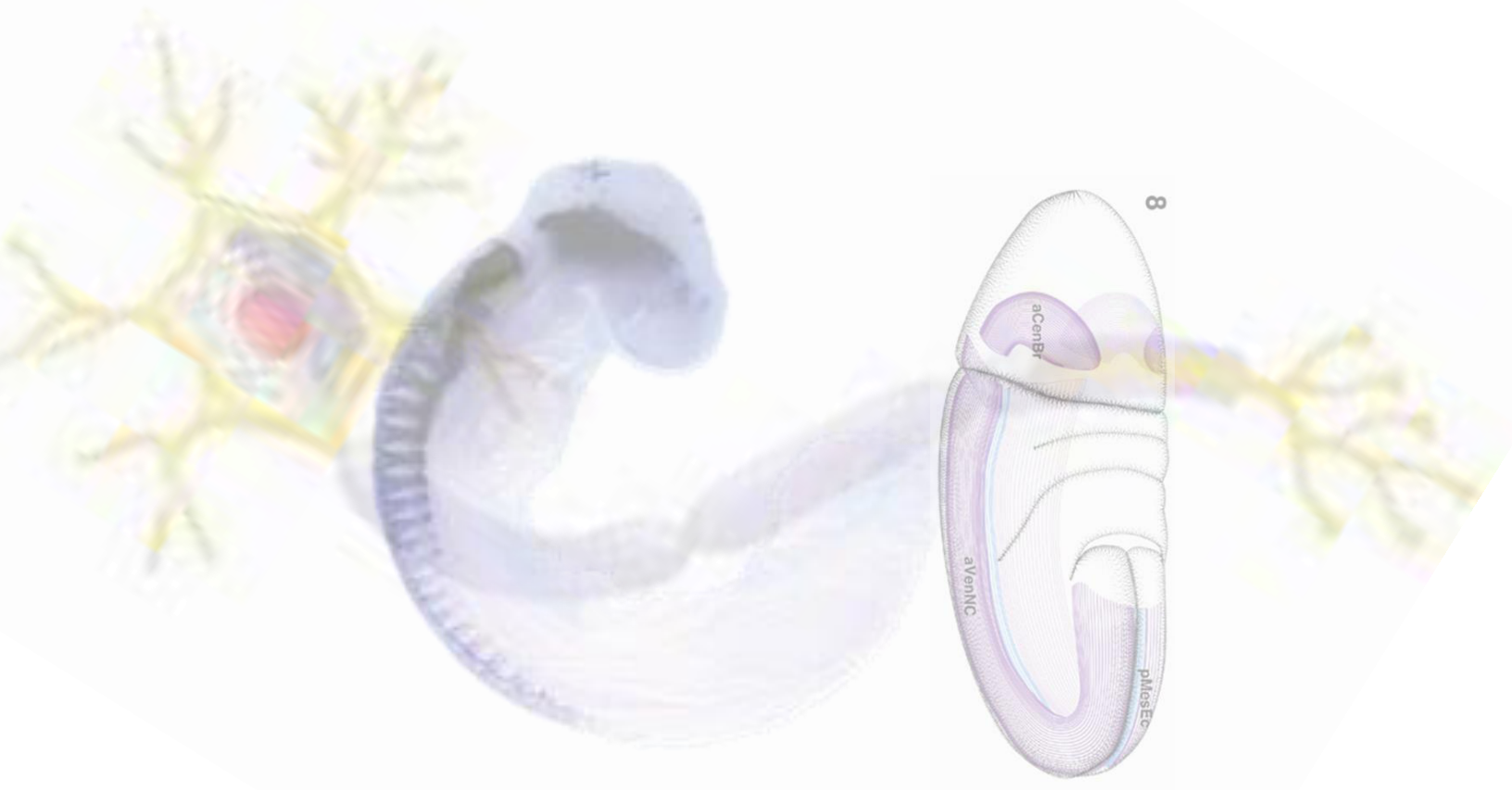
Analizar el efecto del aislamiento sobre el desarrollo del cerebro de organismos sociales.

Objetivos particulares.

1. Analizar qué áreas del cerebro se ven mayormente afectadas, en un contexto de aislamiento social.
2. Analizar si existe alguna relación entre la afectación de una competencia social específica y el desarrollo de un área cerebral particular.

MARCO TEÓRICO

CAPÍTULO 1. Desarrollo del Sistema Nervioso y la socialidad.



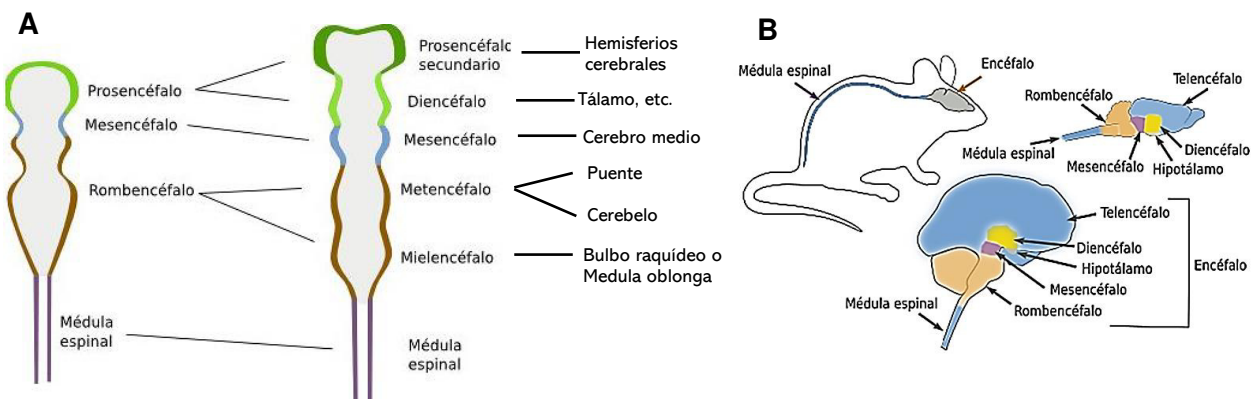
Muchos mecanismos genéticos y fisiológicos que dirigen el desarrollo neural se han conservado durante la evolución de diversos organismos, lo que refleja un empleo económico de la información genética (Redolar, 2013). Las bases moleculares de dicho desarrollo, procede del estudio de seis modelos experimentales: invertebrados como la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) y los gusanos nemátodos (*Caenorhabditis elegans*); de modelos vertebrados como el pollo doméstico (*Gallus gallus*), el pez cebra (*Brachydanio rerio*), el ratón (*Mus musculus*), la rana (*Xenopus laevis*); y por supuesto, el humano en sus etapas tempranas de desarrollo embrionario (Kandel et al., 2001). En todos ellos, el desarrollo el SN depende de la expresión de genes particulares en lugares y momentos también particulares durante el desarrollo, cabe mencionar, que el desarrollo como proceso sigue efectuándose aún durante la etapa adulta de un organismo, ya que una variedad de tejidos, incluido el Sistema Nervioso (SN), siguen proliferando y/o diferenciándose a través del tiempo y que los programas moleculares responsables de éste progreso están mediados por procesos epigenéticos dependientes de factores celulares del mismo embrión o del medio (Gilbert, 2003; Redolar, 2013).

Todo el Sistema Nervioso procede el ectodermo.

El SN comienza a desarrollarse durante la gastrulación (Kandel et al., 2001). Los movimientos celulares durante esta etapa embrionario resultan en la aparición de tres capas especializadas denominadas capas germinales (ectodermo, mesodermo y endodermo) de las cuales se diferencian todos los tejidos; aunque los procesos morfogénéticos de tejidos y órganos individuales pueden variar en algunos organismos, generalmente son muy similares (Gilbert, 2003; Slack, 2006). El ectodermo es la capa germinal más externa y origina los principales tejidos del SNC y Sistema Nervioso Periférico (SNP), así como epitelios de

revestimiento (Gilbert, 2003). Mensajeros químicos secretados por el mesodermo sobre una porción del ectodermo, inhiben el programa molecular para formar piel, promoviendo la formación de tejido neural (Redolar, 2013). Conforme va adquiriendo sus propiedades neurales la capa ectodérmica forma a la placa neural, posteriormente ésta se pliega y forma al tubo neural mediante un proceso denominado neurulación. En vertebrados el extremo caudal del tubo neural se convierte en la medula espinal, mientras que la parte anterior en el encéfalo (Kandel et al., 2001). El tubo neural se encuentra compuesto por un neuroepitelio germinal (neuroblastos), es decir, células madre neuronales que se dividen rápidamente para después migrar y diferenciarse en células neuronales y gliales (Gilbert, 2003). La proliferación celular a través del tubo neural no es uniforme y como resultado se induce la formación primitiva del encéfalo mediante vesículas cerebrales primarias en vertebrados (prosencefalo, el metencefalo y rombencéfalo) (Fig. 1) (Kandel et al., 2001; Gilbert, 2003).

Figura 1.
Desarrollo temprano del cerebro de los vertebrados

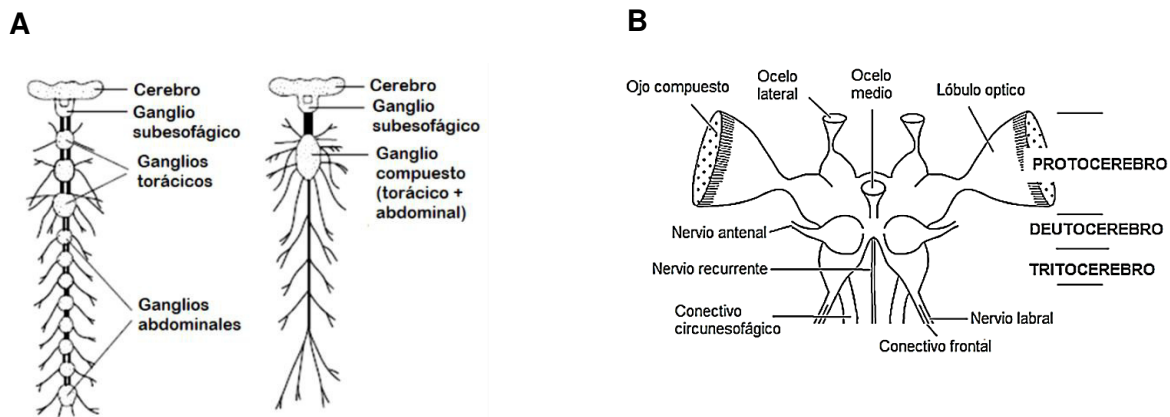


Nota. La imagen muestra. **A.** División del tubo neural, mostrando tres vesículas primarias (izquierda), así como las 5 vesículas secundarias y sus derivados (derecha); **B.** Organización del sistema nervioso central del ratón. Adaptado de: *Sistema nervioso central*, por Megías, M., Molist, P., y Pombal, MA. *Atlas de histología vegetal y animal*. <http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>. Consultado: (05 de marzo del 2023).

Para el caso de los animales invertebrados como los insectos, una región del blastodermo (blástula) se engrosa para formar más células cilíndricas que comprenden lo que se denomina primordio germinal, que más tarde se convierte en la banda germinal, dando como resultado el plan corporal completo (cabeza, segmentos torácicos y abdominales). En dípteros e himenópteros el primordio ocupa la parte ventral y lateral del huevo, mientras que la superficie dorsal comprende el ectodermo embrionario. La forma del primordio es variada, aunque en la mayoría de los insectos la región anterior se expande lateralmente con un par de lóbulos de la cabeza (protocéfalo) (Gillot, 2005). Durante la de gastrulación existe un proceso de proliferación celular a través de la línea media, sin embargo al igual que en vertebrados, existe una falta de uniformidad proliferativa que desarrolla un sistema de segmentación ganglionar en donde tres

Figura 2.

Desarrollo temprano del cerebro de los invertebrados: insectos.



Nota. La imagen muestra. **A.** Sistema nervioso ganglionar: ganglios torácicos de coleópteros que por lo general permanecen separados (izquierda) y ganglio torácico compuesto de un díptero (derecha); **B.** Sistema nervioso central de un insecto. Adaptado de: *Nervous system*, (p. 644, 649), por Rogers, S., 2013. En: Chapman, R. F. *The insects. Structure and Function*. Cambridge University.

grupos de neuroblastos localizados en la parte anterior diferenciarán al cerebro en tres partes, protocerebro, deutocerebro y tritocerebro (Fig. 2) (Strand, 2013). Las características

particulares de cada uno de estos grandes ganglios cefálicos así como su función, se describe con más detalle en el Capítulo 3.

Mecanismos de la plasticidad del Sistema nervioso.

Los mecanismos por los cuales este proceso de plasticidad se lleva a cabo son histológicos, bioquímicos y fisiológicos (Cuadro 1) (Aguilar, 2003). Dentro de los cambios histológicos las células nerviosas cambian sus propiedades (Grosso, 2018), la plasticidad de las neuronas del SNC es un fenómeno común en las sinapsis en las que tanto las condiciones fisiológicas como las condiciones del entorno pueden dar origen a cambios numéricos o morfológicos (Pascual-Castroviejo, 1996; Aguilar, 2003; Redolar, 2013) por ejemplo, desarrollando nuevas sinapsis, alterando la forma o la función de las existentes, o desarrollando nuevos procesos que pueden incluir la generación de neuronas de *novο* (neurogénesis), tras todas estas variaciones los organismos experimentan cambios funcionales (Aguilar, 2003; Grosso, 2018). La plasticidad de los axones es diferente a las sinapsis porque incluye procesos bioquímicos y moleculares más específicos (Pascual-Castroviejo, 1996).

Los cambios bioquímicos pueden incluir reformas neuroquímicas como variaciones en factores de crecimiento neuronal, de botón terminal, de receptores o de estructuras (Aguilar, 2003) y cambios en la expresión de macromoléculas como el ARN mensajero (ARNm) o proteínas que se involucran en el aprendizaje y la memoria (Redolar, 2013; Niven, 2019). Entre los mecanismos de reorganización funcional más importantes (Cuadro 1) están el retoño sináptico, la arborización dendrítica, la inhibición, facilitación y modificación de

neurotransmisores, entre otros (Aguilar, 2003).

Cuadro 1.

Mecanismos de plasticidad en el Sistema Nervioso en Desarrollo

Periodo	Mecanismo
Desarrollo temprano (relativamente sujeto a un programa genético)	Desarrollo exuberante de axones Retoños dendríticos exuberantes Sobreproducción de sinapsis
Desarrollo tardío (modificable por el ambiente)	Muerte neuronal programada Interrupción axonal Proliferación de dendritas Eliminación de sinapsis
Factores que modifican el desarrollo tardío	Cambios en el tamaño del objetivo Actividad neuronal Factores de desarrollo neuronal Cambios endocrinos Cambios metabólicos

Nota. En el cuadro se muestran los mecanismos de reorganización funcional del Sistema Nervioso más importantes. Tomado de: *Plasticidad Cerebral* (p. 59). Por, Aguilar, R.F.,2003. *Rev Med IMSS*.

Periodos sensibles y críticos

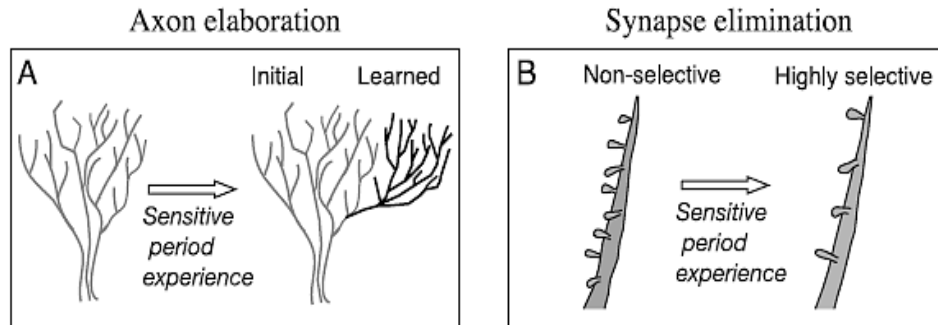
Un aspecto importante en el proceso de desarrollo del SNC es que no se lleva a cabo de uniformemente, sino que se lleva a cabo por ciclos o periodos que pueden ser sensibles o críticos a las presiones del entorno (Ortiz, 2009).

El término *periodo sensible* es un concepto extenso y se refiere a cualquier momento en el cual los efectos de los estímulos sobre el cerebro son inusualmente fuertes durante un periodo limitado del desarrollo (Knudsen, 2004); los periodos sensibles a menudo son el resultado de la experiencia o de una combinación de edad y experiencia, pero rara vez solo de la edad (Panchanathan y Frankenhuis, 2016). Los mecanismos como la elaboración axonal, así como la formación y eliminación sináptica modifican la estructura de los circuitos neuronales en este periodo sensible (Fig. 3), de tal manera que durante el desarrollo de un circuito, los axones

y dendritas crecen y se interconectan entre muchas neuronas pre y postsinápticas (Knudsen, 2004).

Figura 3.

Cambios arquitectónicos durante el periodo de plasticidad sensible.



Nota. La imagen representa: **A.** Elaboración de un nuevo campo de proyección axonal, estableciendo conexiones novedosas inducidas por la experiencia. **B.** Pérdida de espinas dendríticas, sugiriendo la eliminación selectiva de entradas sinápticas no utilizadas. Adaptado de: *Sensitive Periods in the Development of the Brain and Behavior* (p. 1415), por Knudsen, E. I., 2004. *Journal of Cognitive Neuroscience*.

Los *periodos críticos* pertenecen a una clase especial de periodos sensibles que resultan en cambios irreversibles de la función cerebral (Knudsen, 2004); en este periodo se da un desarrollo masivo de conexiones neuronales que coincidirán con el tiempo de desarrollo neuroanatómico en el que se puede conseguir un mejor resultado en la estimulación: más orientado a procesos sensoriales, simples, primitivos; se dan en mayor medida en los primeras etapas de la vida de un organismo y tienen la finalidad de conseguir un cableado neuronal estable que favorece los procesos básicos de adaptación al medio ambiente y genera los mecanismos necesarios para procesos cognitivos más complejos que se llevarán a cabo posteriormente (Ortiz, 2009). Ruiz (2014), menciona que las variaciones en la intensidad de la luz provocan cambios en la constitución sináptica del sistema visual de la larva de *Drosophila melanogaster*; durante el desarrollo de su sistema nervioso la experiencia visual modifica el árbol dendrítico de neuronas fotorreceptoras primarias de la larva, un aumento de estimulación

lumínica en etapas crítica del desarrollo, induce el aumento en la estructura, complejidad y tamaño del árbol dendrítico de estas neuronas, mientras que la reducción del estímulo produce un efecto contrario.

En este sentido, por encima de estas modificaciones microestructurales se encuentran procesos como el aprendizaje, que también está sujeto a periodos críticos del desarrollo (Knudsen, 2004); un ejemplo clásico es el del canto de los pájaros, ellos aprenden la variedad de sus cantos durante el primer año de vida, que es un periodo crítico. Si se separa a un macho joven de otros machos adultos durante esta etapa, no aprenderán el canto apropiado; este ejemplo es similar en los humanos con respecto al aprendizaje del lenguaje y el habla, en momentos críticos de su desarrollo (Gazzaniga, 1985).

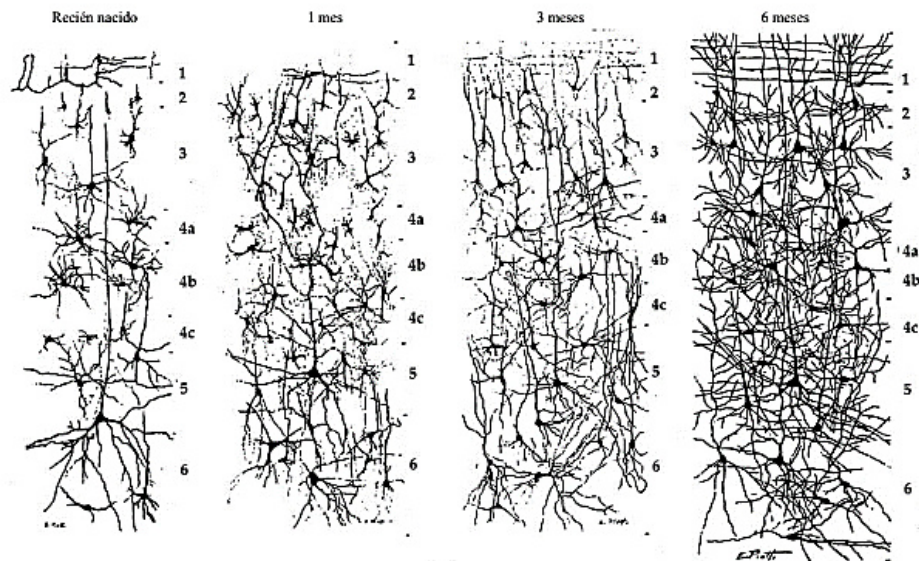
La caracterización de estos periodos críticos es de particular importancia para la investigación dado que los efectos adversos provocados por experiencias atípicas durante un periodo determinado no pueden ser remediados por experiencias típicas más tarde en la vida (Knudsen, 2004).

Cuando termina esta etapa puede suceder una inactivación de los mecanismos de plasticidad dependiente del desarrollo, que podrían simplemente involucrar una inactivación de la expresión de los genes que codifican unos pocos componentes esenciales de la maquinaria de plasticidad (Morales, et. al. 2003; Niven, 2019). Como ya hemos visto, las pautas de desarrollo cerebral-cognitivo son paralelas; en humanos y primates la manifestación más evidente de este desarrollo se observa durante la vida postnatal, en este momento el cerebro del recién nacido experimenta un crecimiento en tamaño y en complejidad de la estructura del

árbol dendrítico de áreas sensoriales como las visuales (Fig. 4); los mayores acelerones de desarrollo en los humanos se observan en dos periodos: 5-7 y 9-11 años (Corral et al., 2012).

Figura 4.

Cambios arquitectónicos de la corteza visual humana.



Nota. La imagen representa el desarrollo de la densidad sináptica durante la vida neonatal del ser humano hasta los 6 meses, durante este proceso algunos grupos neuronales mueren y otros se robustecen. Tomado de: *Psicología evolutiva 1. Vol. 1 Introducción al desarrollo* (p. 224), por Corral et al., 2012. Universidad Nacional de Educación a Distancia. Madrid, España.

Epigenética.

Epigenética significa por encima de la genética y fue originalmente concebido por Waddington para describir la existencia de mecanismos de herencia además de (o más allá de) la genética estándar (Noble, 2015). En la actualidad, el término epigenética puede entenderse como la regulación génica mediada por modificaciones de la estructura de la cromatina (material genético empaquetado alrededor de proteínas) (Delgado-Coello, 2011) o como aquellos cambios heredables en la expresión genética (Mager y Bartolomei, 2005), causados por modificaciones químicas del ADN, que no alteran la secuencia del ADN pero sí alteran la probabilidad de transcripción genética (Peaston y Whitelaw, 2006).

Estas modificaciones contribuyen a la variación individual en la biología normal y en los estados patológicos; algo importante al respecto es que, a mayor tamaño del genoma, mayor complejidad tendrá la regulación epigenética (Mager y Bartolomei, 2005).

Plasticidad fenotípica del Sistema Nervioso.

El fenotipo está determinado inicialmente por el genotipo. Algunos fenotipos están determinados por múltiples genes y además influenciados por factores del medio ambiente (Zerón, 2010; Lima et al., 2017). Aunque la relación entre genotipo y fenotipo es unidireccional, el ambiente genético (del desarrollo) y el ambiente externo (ecológico-epigenética), afectan de manera importante la expresión del genotipo en un fenotipo que llevará por lo tanto, parte del efecto de los genes y parte el efecto del ambiente (Núñez-Farfán et al., 2003).

A toda la variación fenotípica inducida por el ambiente se le asigna el término *Plasticidad fenotípica* (PF) (Núñez-Farfán et al., 2003; Burrows et al., 2011; Greenberg et al., 2012). Gracias a este proceso, los organismos tienen diferentes formas de adaptarse a las condiciones ambientales en las que viven, incluidas alteraciones en el comportamiento y/o fisiología y/o morfología, por lo cual, un solo genotipo produce fenotipos distintos en ambientes distintos (Beldade et al., 2011; Glastad et al., 2020). Estas modificaciones al fenotipo pueden variar en magnitud y en patrón (hacia donde se modifica el carácter) en respuesta a distintos ambientes o a la variación en ciertos factores del ambiente (Núñez-Farfán et al., 2003; Beldade et al., 2011; Panchanathan y Frankenhuis, 2016).

Cognición social: competencia social.

El dominio de la cognición social es, por supuesto, bastante amplio y comprende procesos neurobiológicos, psicológicos y sociales tales como, obtener, recuperar y procesar

información sobre la vida, las relaciones y los estados mentales de uno mismo y de los demás (Miklósi et al., 2004; Mars et al., 2012), por medio de las cuales se perciben, establecen y evalúan los eventos sociales para generar posteriormente un comportamiento como la respuesta más adecuada según las circunstancias (Jakovcevic et al., 2011). También se puede entender como las habilidades cognitivas distintivas entre cada especie, entre las que se incluyen: el aprendizaje social, la cultura, la cooperación y prosocialidad, la comunicación, las estrategias sociales, los conocimientos y creencias; y aquellos conceptos relacionados con la teoría de la mente como, la empatía cognitiva y la comprensión de los estados mentales de otros individuos (percepción, intención y atención, creencias, deseos o el engaño, entre otras) (Tomasello, 2010; Jakovcevic et al., 2011; Ubeda, 2019).

La Competencia Social (CS) se ha abordado de forma antropocentrista, Blanco, et al., (2017) menciona que la cognición o competencia social no se da biológicamente ni deriva de datos biológicos, sino que existe solamente como un producto de la actividad humana. Sin embargo, desde los microorganismos hasta los primates se han observado diversos grados de habilidades sociales porque interactúan con individuos de su mismo grupo u otros grupos, lo que nos indica que no somos la única especie del reino animal que exhibe características especializadas de cognición social (López-Riquelme et al., 2022). Naranjo (2006), menciona que los primates son animales inteligentes, que al cambiar la situación social dentro del grupo cambian sus respuestas de manera bastante flexible; y que en este sentido, las complejas demandas de la vida social han contribuido al crecimiento del tamaño de su cerebro y este crecimiento ha ofrecido mayor flexibilidad y complejidad en las relaciones entre ellos.

La CS, es un concepto central de la cognición social comparada y se ha conceptualizado como una construcción del desarrollo, se utiliza para referirse a las habilidades que son

esenciales para un funcionamiento socialmente competente (Miklósi y Topál, 2013). Tiene que ver con llevarse bien con los demás, tener la habilidad de formar y mantener relaciones cercanas y responder de manera adaptativa a los entornos sociales (Orpinas, 2009). Permite a los animales navegar eficientemente las complejidades de su entorno social para sobrevivir, reproducirse y criar a su descendencia y, por lo tanto, debe verse como un determinante clave de su aptitud. En humanos (Taborsky y Oliveira, 2012), hay quienes la abordan como: “Relaciones afectivas entre pares y sus interacciones sociales; que implican una gama de cambios cognitivos sociales que se reflejan en la toma de perspectiva, concepciones de amistad, estrategias interpersonales, resolución de problemas, juicio moral y habilidades de comunicación” (Eisenberg y Harris, 1984, p. 267).

Desde un enfoque evolutivo, los organismos desarrollan habilidades sociales que les permiten controlar sus recursos (por ejemplo, comida, pareja, información) dentro de la estructura social del grupo (Stump et al., 2009). Esto sugiere que el concepto de competencia social debe reformularse para incluir una amplia gama de conductas tanto prosociales como dominantes, que aumentan la aptitud de un organismo dentro de su grupo social (Miklósi y Topál, 2013).

Red Cerebral de Comportamiento Social.

La red cerebral de comportamiento social también es conocida como *The default Mode Network* (DMN) o *red predeterminada*, se define como un conjunto de regiones del cerebro que están más activas cuando el cerebro está en reposo que durante una tarea, esta es una red de áreas que se superponen al menos parcialmente con las áreas activadas en la cognición social y

además, se ha sugerido que se relaciona en atribuir estados mentales a otros (Mars et al., 2012; Meyer, 2019).

Esta red se activa cuando el organismo se encuentra en reposo y sin tareas (Raichle y Snyder, 2007), en humanos se relaciona a estados de introspección o de pensamiento (Mars et al., 2012; Krendl y Betzel, 2022). Su activación se realiza en distintas secuencias o formas que permiten comportamientos sociales muy distintos como respuesta a estímulos externos cambiantes (Escuarcia et al., 2020).

Además de los humanos esta red aparece en primates no humanos, aunque algunas diferencias con el DMN humano fueron evidentes, la evidencia proporciona un indicio de que los monos tienen un DMN similar al del cerebro humano (Kojima et al., 2009); igualmente se ha observado en gatos y roedores (Raichle, 2015), aunque Fernández (2020) sugiere que también se encuentra en mamíferos marinos como las Orcas y los delfines nariz de botella.

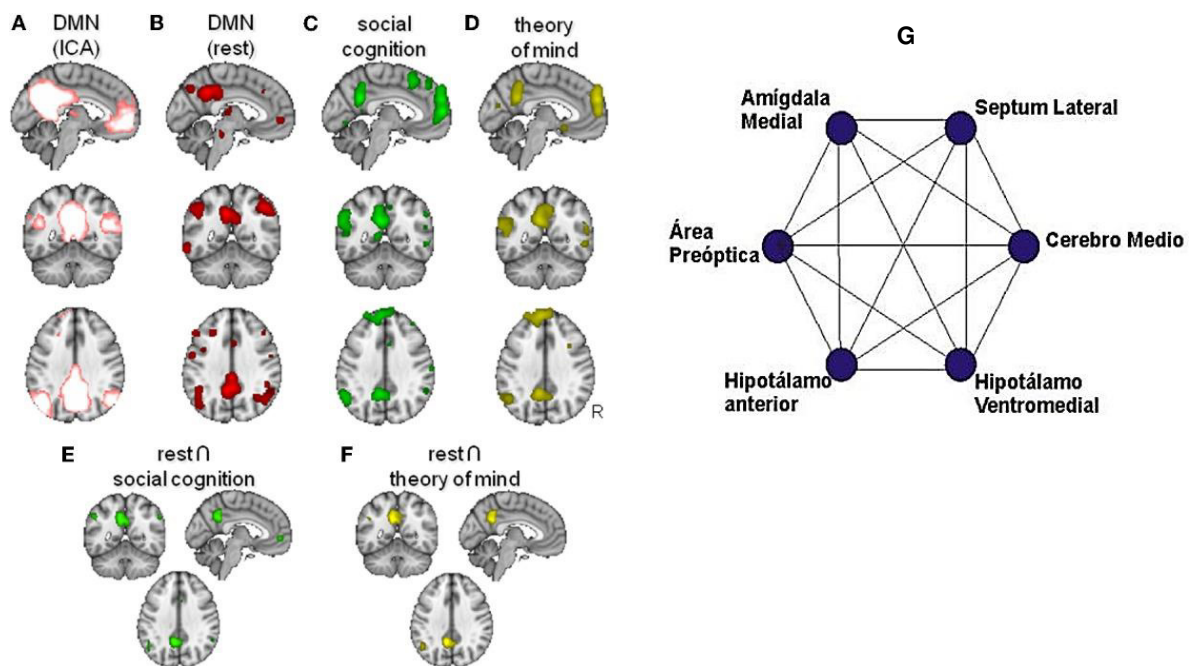
Las áreas identificadas (Fig. 5 A-F) consistentemente son la corteza posterior medial (MPC), específicamente la corteza cingulada posterior (PCC) y, a menudo, el precúneo, la corteza frontal medial (MFC) y parietal inferior y posterior bilaterales; áreas temporales alrededor del área de Unión Temporoparietal (TPJ); también, a menudo participan en la DMN son la formación del hipocampo y el Lóbulo Temporal Medio (MTL) y áreas a lo largo de la corteza temporal lateral que se extienden hacia el polo temporal; corteza frontal dorsomedial (dmFC). Otro centro de actividad superpuesta a la cognición social son la corteza del MTL, formación del hipocampo, lóbulo parietal inferior posterior (IPL) y MFC ventral (Andrews-Hanna et al 2010; Mars et al., 2012).

Conjuntamente, la DMN integra circuitos neuronales de otras áreas, si bien, intervienen en la socialidad también se enfocan a otras funciones; por ejemplo, el Hipotálamo anterior (HA) e Hipotálamo Ventromedial (HVM) y Ventrolateral (HVL), que al mismo tiempo de sus funciones sociales, se involucra en procesos fisiológicos para la homeostasis del organismo, o zonas como el Septum lateral (SL), que además de intervenir en respuestas cardiorrespiratorias y nociceptivas también interviene en funciones como la micción y la termorregulación y el sistema de recompensa mesolímbico (Kandel et al., 2001; Redolar, 2013; Escuarcia et al., 2020). Además de otras áreas límbicas del encéfalo como: Amígdala medial (mAM); Área preóptica (POA); Cerebro medio (CM) (sustancia gris periacueductal y áreas tegmentales); Núcleo Accumbens (NAcc), que se involucra en la integración entre la motivación y la acción motora; (Fig. 5) (Martínez, 2009, Redolar, 2013; Escuarcia et al., 2020). “Esto quiere decir que las distintas formas de comportamiento del individuo poseen la misma base neuronal de partida, pero cada tipo de comportamiento tiene sus propias características de activación “(Escuarcia et al., 2020, p. 8).

De aquí, es que los procesos de plasticidad neuronal propiciados por los factores internos o medioambientales repercuten finalmente en cambios conductuales de cada individuo (Raichle y Snyder, 2007; Gulyaeva, 2022). Además, la interacción social también se encuentra regulada por sistemas de neuropéptidos, que dependiendo del lugar en donde son expresados pueden actuar como neurotransmisores u hormonas. La desconexión social puede alterar la

regulación de estos neuroquímicos (Sun et al., 2014). Neuropéptidos como la Vasopresina (VSP) y la Oxitocina (OT) se han asociado a conductas de apego social. Pueden actuar a nivel subcortical como neurotransmisores, pero como hormonas a nivel periférico; los receptores de la OT son expresados de forma transitoria en el Caudado-Putamen, Corteza Cingulada, Núcleo Anterior Talámico y Área Tegmental Ventral, que son áreas pertenecientes a la DMN (Fig. 5); y

Figura 5.
Red de modo predeterminado (DMN).



Nota. A. Superposición entre la red de modo predeterminado (DMN) y las áreas activadas por paradigmas de cognición social; B DMN en estado de reposo; B y C. Mapa de activación durante condiciones pasivas de "descanso"; C. Cognición social; D. Teoría de la mente (atribuciones a otros); E y F. Mapas de conjunción de reposo y cognición social; F. Reposo y teoría de la mente; G. Áreas límbicas pertenecientes a la DMN. Adaptado de: On the relationship between the "default mode network" and the "social brain" (p.2), por Mars et al., 2012, *Frontiers in human neuroscience*; y por, *Aislamiento social y su efecto sobre neuropéptidos hipotalámicos*, (p.7), por Escuarca et al., 2020. [Monografía de pregrado]. Universidad de la República. Uruguay.

de forma abundante en los bulbos olfatorios (Escuarca et al., 2020). La biosíntesis alterada de neuroesteroides como por ejemplo, el Cortisol, la OT y la VSP se ha asociado con numerosas

disfunciones conductuales, que van desde conductas ansiosas y depresivas hasta conductas agresivas y cambios en las respuestas al condicionamiento del miedo contextual en modelos de disfunción emocional en roedores, primates no humanos y humanos (Pinna et al., 2008; Nin et al., 2011; Capitanio et al., 2014; Cacioppo et al., 2015; Quevedo, 2018).

Aislamiento social.

El aislamiento social (AS) destaca por la separación de un organismo de otros que son significativos, de un grupo, de actividades o situaciones sociales, que posteriormente perjudican las habilidades sociales del organismo y este puede ser voluntario o involuntario (Gilmartin et al., 2013). Es un factor crucial en procesos plásticos del sistema nervioso, los animales sociales como las ratas, primates, insectos e incluso los humanos, cuando están socialmente aislados durante su desarrollo exhiben comportamientos anormales y discapacidades sociales que van acompañadas de una disminución del volumen cerebral (Pascual, 2001; Burrows et al., 2011).

Sin estímulos el SNC da respuestas sin sentido y comienzan crisis de angustia, pánico, estrés y depresión, como ha sucedido en ratones aislados en su etapa adolescente, que han exhibido comportamientos de ansiedad, depresión e interacción social deteriorada, debidos a un desarrollo alterado y un deterioro de la corteza prefrontal, además de espinas dendríticas que parecen ser más pequeñas y delgadas (Medendorp et al., 2018).

El AS posee tres atributos principales (Gilmartin et al., 2013; Arruebarrena y Sánchez, 2020):

- a) *Aislamiento social*. El AS (propriadamente dicho o directo) implica la separación de un individuo de otros que le son significativos, de un grupo, actividades o situaciones sociales que perjudican los procesos sociales de una persona.

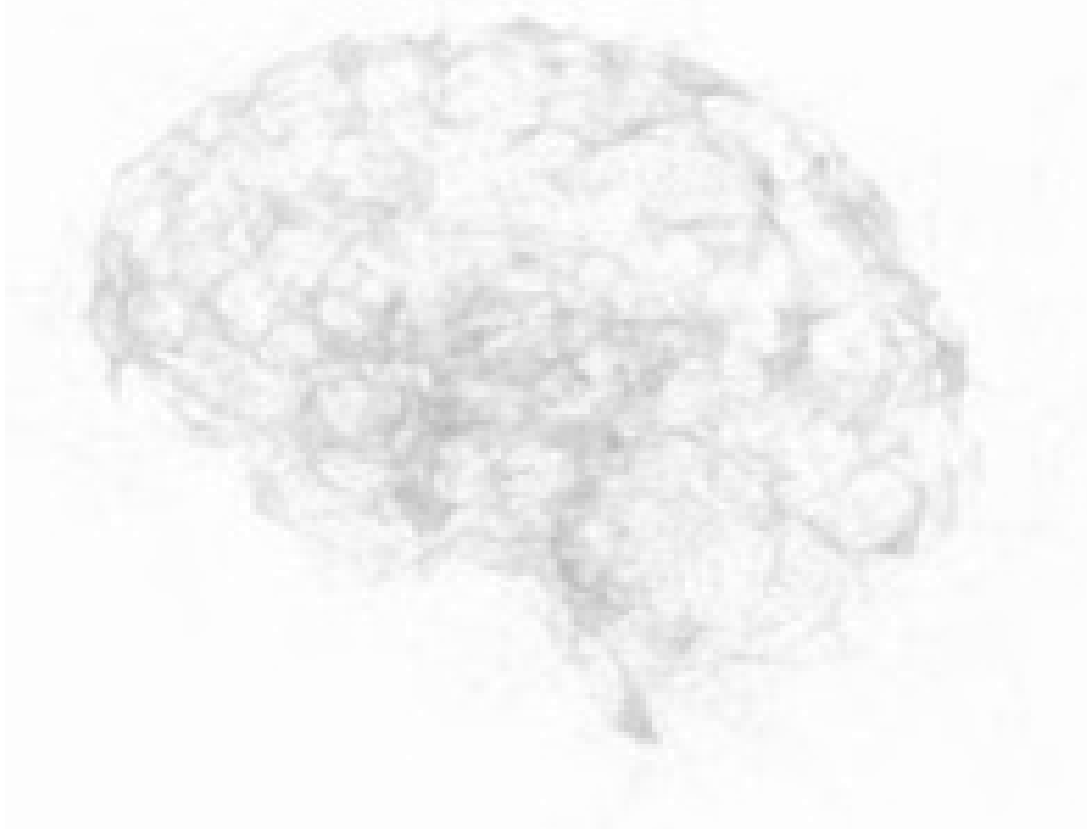
- b) *Privación sensorial (PS)*. Referente a estímulos físicos y sociales extrínsecos, en donde el sujeto se siente en peligro porque pierde noción de su realidad externa (orientación).
- c) *Confinamiento*. Limitación forzada o involuntaria a un espacio físico y/o restricción en el movimiento físico real de una persona.

Todos ellos pueden ser igualmente estresantes y pueden provocar graves daños en la adaptación social y rendimiento cognitivo; el estudio de estos atributos ha sido un desafío al quererlo abordar de manera individual, debido a que, durante el AS se han referido experiencias superpuestas de PS y confinamiento ya sea por parte de los sujetos de experimentación directa o en consultas de experiencias reales (Cacioppo y Hawkey, 2009; Cacioppo y Cacioppo, 2018; Zajner et al., 2021). En cualquiera de sus formas, el AS es un factor estresante que desencadena señales de alarma internas que con el tiempo produce alteraciones morfológicas y físicas, tanto en el cerebro como en la apariencia en general del individuo aislado, pudiendo llegar a la muerte (Gigliotti, 2020). Las posibles alteraciones observadas dependerán del tiempo y condiciones del aislamiento social al que los organismos, en este caso los humanos, sean sometidos (Shalev, 2008).

Dentro el AS existe una variante denominada como *aislamiento social percibido (ASP)* (Cacioppo y Hawkey 2009; Cacioppo et al., 2014) o mejor conocido como *Soledad* (Zajner et al., 2021). Lo más interesante de esto es que se ha reportado que los efectos de la soledad pueden ser equiparables a los presentados por personas en experimentos de aislamiento directo (aislamiento social físico) como son control cognitivo reducido, respuesta inmune reducida, trastornos psiquiátricos, mayor susceptibilidad al estrés, enfermedades

cardiovasculares, abuso de sustancias ilícitas y suicidio entre otros (Cacioppo et al., 2014; Cacioppo y Cacioppo, 2018; Stahn y Kühn, 2021; Tomova et al., 2021).

CAPÍTULO 2. AISLAMIENTO SOCIAL EN HUMANOS.



Privación sensorial: Aislamiento social extremo.

Como ser social el ser humano está acostumbrado a recibir información sensorial continuamente, visual y auditiva sobre todo; un cerebro sin estímulos da respuestas sin sentido y comienzan cambios conductuales como crisis de angustia, pánico, estrés y depresión (Gigliotti, 2020).

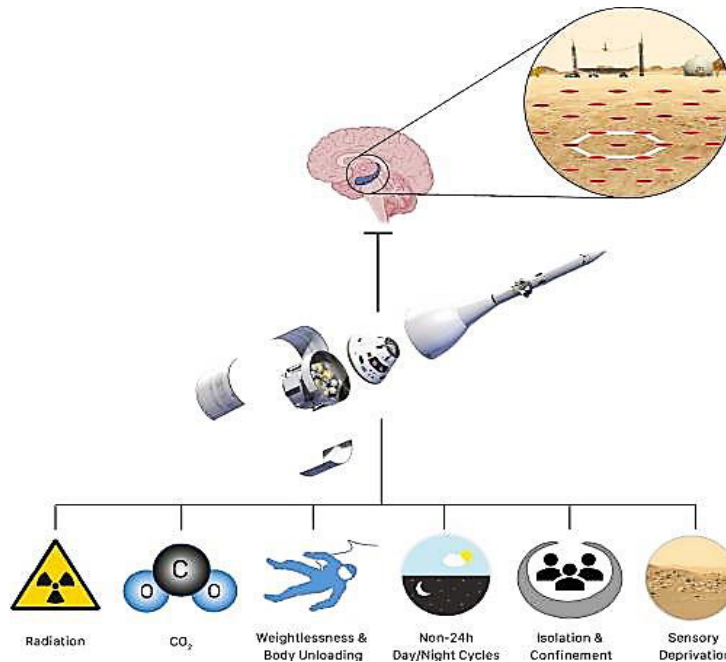
Condiciones de *aislamiento social extremo* (ASE) pueden provocar efectos adversos en el cerebro así como cambios cognitivos y trastornos resultantes dependen de la duración de este, un ejemplo de ello son las misiones espaciales (Strangman et al., 2014).

El espacio exterior es un ambiente hostil en donde el ser humano experimenta PS auditivas, olfativas y propioceptivas como la reducción de la gravedad; estresantes fisiológicos como la radiación, hipercapnia (exceso de CO₂), así como confinamiento y falta de comunicación (Fig.6) (Stahn y Kühn, 2021).

Brem et al., (2019) evaluaron los efectos a largo plazo del confinamiento (520 días) sobre la cito-arquitectura cerebral de voluntarios que simularon una misión espacial completa. Mediante el método *Diffusion Tensor Image (DTI)*, el cual difunde moléculas de agua a todo lo largo del margen de las fibras y axones con el fin de modelar su estructura, se reportaron efectos considerables sobre la zona Temporo-parieto-occipital (TPO) del hemisferio derecho (Fig. 7A), la cual, conecta importantes áreas de integración multisensorial, especialmente visuoespacial, además de una reducción sobre la parte anterior del Cuerpo Caloso (CC)

Figura 6.

Factores ambientales estresantes en el espacio exterior.



Nota. La imagen muestra la radiación ionizante, hipercapnia (aumento de CO₂ niveles), la estimulación vestibular alterada y la actividad física reducida en respuesta a la ingravidez, las interrupciones circadianas y la falta de sueño debido a los ciclos alterados del día y la noche, el aislamiento y el confinamiento, y la privación sensorial que pueden tener efectos adversos en la plasticidad del hipocampo, ya que este es fundamental para la formación de la memoria declarativa, el procesamiento de emociones y la cognición espacial. Tomado de: *Brains in space: the importance of understanding the impact of long-duration spaceflight on spatial cognition and its neural circuitry* (p. 13), por Stahn, A. C., y Kühn, S. 2021. *Cognitive processing*.

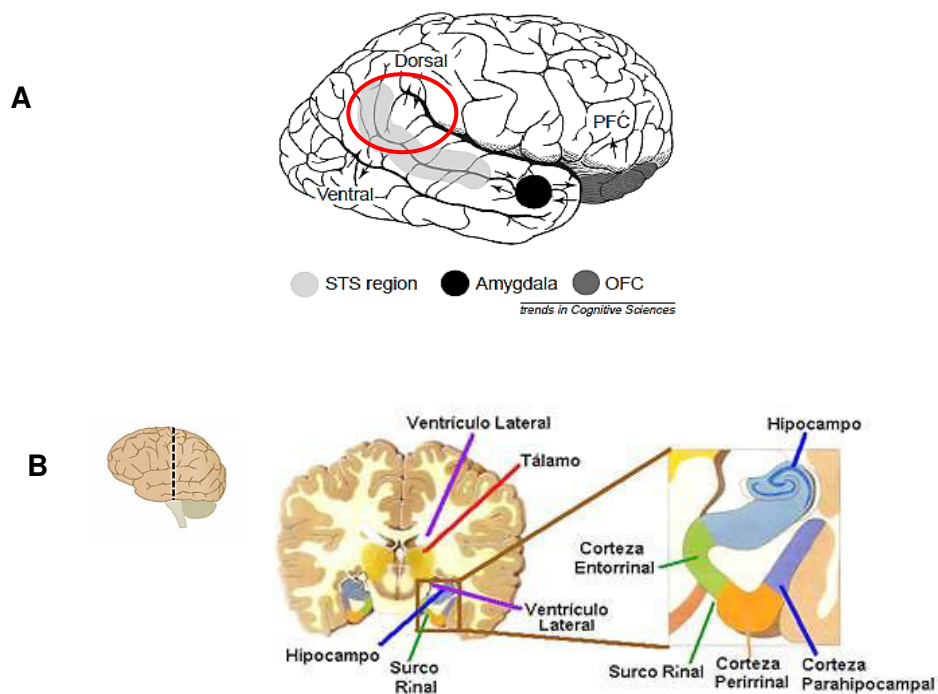
asociado con la inteligencia y la función motora; en este experimento se observó pérdida de mielina axonal de la zona TPO y CC asociándola al entorno monótono del confinamiento, es decir, a la privación sensorial experimentada por los cosmonautas, así como al estrés crónico del entorno. Otros efectos descritos fueron síntomas de depresión e insomnio, así como alteraciones fisiológicas como un elevado nivel de cortisol y alteraciones cardiovasculares.

Otros reportes a cerca de la exposición a entornos aislados, confinados y extremos como el espacio exterior por más de 1 año, mencionan un impacto sobre la redistribución de líquido

cefalorraquídeo (LCR), disminución de volumen ventricular así como en la materia gris; también se han reportado reducción en el volumen de: Hipocampo (HPC), área pre-hipocampal, estriado, pre-cuneus, complejo retroesplenial y área occipital, que son áreas asociadas a la información visuoespacial; al parecer estas áreas cerebrales son bastante susceptibles a factores estresantes como el confinamiento y la privación sensorial (Stahn y Kühn, 2021). Sobre todo el HPC, que junto a la corteza entorrinal apoya a la codificación, consolidación y recuperación de la información espacial para que el individuo se ubique en su entorno (Hartley

Figura 7.

Algunas áreas cerebrales afectadas por exposición a aislamiento prolongado.



Nota. La imagen muestra. **A.** Áreas cerebrales importantes en la percepción y cognición social: Surco Temporal Superior (STS) en gris claro, Córtex Orbito Frontal (OFC) en gris oscuro y Amígdala en negro. También se marca la Unión Temporo-Parieto-Occipital (TPO) en rojo. **B.** Corte sagital que muestra el área para-hipocampal y corteza entorrinal, áreas asociadas a la localización espacial. Adaptado de: *Social perception from visual cues: role of the STS region* (p. 275), por Allison et al., 2000. Elsevier Science Ltd; y tomado de: *[Fotografía Hipocampo]*, 2019. <http://neurocirugiacontemporanea.com/doku.php?id=hipocampo>

et al., 2014) (Fig. 6 y 7), además los efectos pueden permanecer hasta seis meses después del confinamiento (Stahn y Kühn, 2021). Otros reportes sugieren que las consecuencias sobre la cognición espacial y la memoria pueden persistir incluso por más de 7 meses después de un aislamiento extremo por un año o más (Ombergen et al., 2018).

Confinamiento.

Los expedicionarios han sufrido trastornos psicosociales y psiquiátricos, como depresión, ansiedad, distorsiones perceptivas, alucinaciones (Mcphee y Charles, 2009); también, se ha observado una interrupción en la neurogénesis del HPC mediante una reducción del BDNF (Factor Neurotrófico Derivado del Cerebro) perjudicando la potenciación a largo plazo en esta área cerebral (Kamal et al., 2014). Análisis de resonancia magnética recopilados 1.5 meses antes y después de una expedición polar de 14 meses de duración han arrojado que el volumen del HPC y de la circunvolución dentada disminuyeron significativamente $32 \pm 13 \text{ mm}^3$ equivalentes al 7.2% en comparación con el grupo control; también hubo reducciones en otras áreas del hipocampo y zonas del Área Prefrontal (APF). Además, en muestras de sangre a los expedicionarios, antes, durante y después de la expedición, la concentración sérica del BDNF se redujo $11 \pm 1.5 \text{ ng/ml}$, $45 \pm 4.9\%$ en comparación a los valores de referencia y no se recuperó hasta 1.5 meses después (Stahn et al., 2019; Stahn y Kühn, 2021).

Aislamiento social solitario.

El encierro o confinamiento involuntario se lleva a cabo por el sector penitenciario a través de la práctica de *aislamiento social solitario* (ASS) esta es una de las prácticas penitenciarias más antiguas y duraderas; fuera de la pena de muerte, el ASS es la sanción o castigo más extremo que puede imponerse legalmente a las personas privadas de libertad, su

característica esencial es el encierro permanente e las personas, sin contacto humano (Shalev, 2008; Alonso et al., 2022).

En este tipo de confinamiento el recluso se encuentra físicamente segregado del resto de la población penitenciaria, así como de las actividades sociales colectivas (Gilmartin et al., 2013). Se coloca al prisionero totalmente solo (Fig. 8C) o con otra persona en una celda por casi 24 horas con muy poca estimulación sensorial o mental (Fig. 8) (Shalev, 2008; Agarwal et al., 2019), este procedimiento se lleva a cabo para el mantenimiento y/o restablecimiento de un orden carcelario (García, 2022) por ser considerados como una amenaza o un peligro para los demás (Coria, 2022).

Figura 8.

Celda para prisioneros en aislamiento solitario.



Nota. La imagen muestra. **A.** Vista interior del confinamiento solitario (izquierda); **B.** Vista aérea de la celda conocida como "La Caja", la celda es de 2x3 metros que se emplea para confinamiento solitario en las prisiones estadounidenses (derecha) y **C.** Reclusa en aislamiento solitario. Tomado de: *Mi asfixiante experiencia en una celda de confinamiento solitario a través de la realidad virtual*, por Guerrero, N. 2016, 20 de junio. *BBC News Mundo*. <https://www.bbc.com/mundo/noticias-internacional-36570692>; y de: *La vida en soledad. Aislamiento es tortura*, por Sin autor, 2016, junio. *Todo por hacer*. <https://www.todoporhacer.org/la-vida-soledad-aislamiento-tortura/>

Pueden estar completamente aislados hasta un lapso máximo de 15 días según los Convenios de Ginebra y el Protocolo I Adicional a los Convenios de Ginebra de 1949, los cuales prohíben toda forma de maltrato y establecen normas detalladas sobre las condiciones de detención, que van desde normas sobre los lugares adecuados de encierro hasta la provisión de alimentos adecuados y acceso al aire libre (Shalev, 2008; Coria, 2022; Naciones Unidas-©

ACNUDH 1996-2023). Actualmente este tipo de aislamiento solitario se efectúa en cárceles de máxima seguridad o “supermax” (Shalev, 2008). Aunque organizaciones como Amnistía Internacional o la Organización de Naciones luchan por abolir esta práctica, existen prisioneros que se han mantenido en ASS por meses e incluso décadas en celdas de 2x3 m (Fig. 8) (Guerrero, 2016, 20 de junio); Robert King, estuvo preso en confinamiento solitario por 29 años casi 23 horas al día, en la Penitenciaría Estatal de Luisiana, USA y afirma que “Casi todas las personas están gravemente afectadas y no tienen deseos de vivir” (Franks, 2012, 5 de abril)

El aislamiento sensorial absoluto unido al aislamiento total puede destruir la personalidad y constituye una forma de trato inhumano (Shalev, 2008; Rivas, 2017; Agarwal et al., 2019; Brem et al., 2019). Según Shalev (2008), no hay estudios longitudinales sobre los efectos del ASS a largo plazo (Cuadro 2), sin embargo, afirma que de los pocos que existen muestran que los presos sometidos a confinamiento absoluto por meses siguen experimentando síntomas como trastornos del sueño, pesadillas, depresión, ansiedad, fobias, dependencia emocional, confusión, y deterioro de la memoria y de la capacidad de concentración mucho tiempo después de haber sido sacados de los ámbitos de aislamiento y para algunos pueden implicar un grado de irreversibilidad; pero, que los efectos duraderos del aislamiento solitario son quizás más evidentes en el contexto social y en las relaciones interpersonales. “Este daño se manifiesta con mayor frecuencia en la continuada intolerancia a la interacción social, una discapacidad que muchas veces le impide al interno reajustarse exitosamente a la población general de la prisión, y con frecuencia afecta su capacidad de reintegrarse al contexto más amplio de la sociedad luego de su puesta en libertad” (Grassian, 2006; p. 332). En este sentido, el ASS trabaja en contra uno de los principales propósitos de la privación de libertad, que es la rehabilitación de

las personas que han sido condenadas penalmente y el facilitar su reintegración social (Shalev, 2008).

Dentro del correlato cerebral, la evidencia encontrada mediante técnicas de neuroimagen a individuos aislados en estados violentos y/o agresivos, sugiere la existencia de un vínculo estrecho entre el córtex prefrontal (CPF) (Fig. 7A) y el control emocional y de los impulsos y la regulación del comportamiento; por otro lado, tras la privación sensorial (vista, oído, tacto) las regiones límbicas desencadenan reacciones agresivas y es allí en donde la corteza orbital frontal (OFC) (Fig. 7A) y corteza cingular anterior (ACC) juegan un papel crucial en el control mediante un mecanismo mejor conocido como top-down (arriba-abajo), en el cual, la información sensorial recibida se analiza y procesa primero en el cerebro (arriba), y posteriormente la respuesta se transmite al resto del cuerpo (abajo)(Quintero, 2014).

Cuadro 2.

Signos y síntomas del aislamiento solitario en humanos.

Tipo de efecto	Signos	Síntomas
Fisiológicos	Cardiovasculares	Palpitaciones cardíacas (conciencia de ritmo cardíaco rápido y/o fuerte); diaforesis (sudoración excesiva y repentina) sensación de frío.
	Gastrointestinales	Poco apetito; pérdida de peso y en algunas ocasiones diarrea.
	Genitourinarios Migrañas y profundas fatigas.	Agravamiento de problemas médicos preexistentes Deterioro de la vista; letargo, debilidad; temblores.
	Ansiedad	Persistentes niveles de estrés de baja intensidad; irritabilidad y ansiedad; miedo o sensación de una muerte inminente; ataques de pánico.
	Depresión	Monotonía emocional/embotamiento – pérdida de la capacidad de tener cualquier “sentimiento”; inestabilidad emocional (cambio constante de estados de ánimo); desesperanza; retraimiento social; pérdida de interés en realizar actividades o tener ideas; apatía; letargo; depresión mayor.

	Ira	Irritabilidad y hostilidad; poco control de los impulsos; arranques de violencia física y verbal contra otras personas u objetos, o del propio individuo hacia sí mismo; ira no provocada, algunas veces manifestaciones de rabia.
Psicológicos	Trastornos cognitivos	Corta capacidad de atención; poca concentración; poca memoria; confusión en el proceso de pensar, desorientación.
	Distorsiones de la percepción.	Hipersensibilidad a los olores y a los ruidos; distorsiones de la percepción o de la sensación (p.ej. que las paredes se acercan); desorientación de tiempo y espacio; despersonalización/irrealidad del mundo exterior; alucinaciones que afectan los cinco sentidos, la vista, la audición, el tacto, el olfato y el gusto (p. ej. alucinaciones de objetos o personas que aparecen en la celda, o el escuchar voces cuando en realidad nadie está hablando).
	Paranoia y Psicosis	Pensamientos recurrentes y persistentes (cavilaciones) muchas veces de carácter violento y vengativo; ideas paranoicas – muchas veces de persecución; episodios o estados de psicosis: depresión psicótica, esquizofrenia.
	Autolesiones y suicidio	Cabezazos contra las paredes de la celda, automutilación, y suicidio.

Nota. Adaptado de: *Efectos negativos en la salud del aislamiento solitario: síntomas identificados.* (p. 25-28). En: Libro de referencia sobre aislamiento solitario, por Shalev, S. 2008. *Centre for Criminology.*

Aislamiento Social percibido: soledad.

Los seres humanos como únicos es nuestra complejidad social (Zajner et al., 2021), por tal motivo se nos considera una especie *ultra-social* (Tomasello, 2014; Blanco et al., 2017).

Dentro de esta complejidad, muy a menudo el ser humano intercambia el concepto de aislamiento social por *soledad* (Gilmartin et al., 2013). Sota et al., (2021) diferenciaron entre soledad de tipo emocional y soledad de tipo social. La soledad emocional aparece en ausencia de apego emocional y ocurre como resultado de la pérdida de intimidad con personas cercanas como padres, pareja o hijos; y por el contrario, la soledad social aparece en ausencia de una red social de apoyo, por ejemplo, como consecuencia de la pérdida de amigos, vecinos y colegas;

aunque, la soledad de tipo social puede propiciar la aparición de soledad emocional, retroalimentando el proceso.

Un individuo puede sentirse solo, ya sea que esté sin compañía o dentro de una multitud (Capitanio et al., 2014). El concepto de la soledad tiene dos vertientes en su significado que dependen mucho de la “percepción” cada individuo. Por un lado, puede entenderse como el estado de estar objetivamente solo (sin compañía) y no sentirse solo, que de hecho, puede ser una forma de abstracción saludable también conocida como introversión (Marano, 2003, 13 de diciembre). Y por otro lado, está el sentirse solo aun estando acompañado; aunque esto último más bien se refiere a la percepción de una persona de que las interacciones sociales experimentadas en ese momento son inadecuadas o no son de su preferencia (Capitanio et al., 2014). Así que, el hecho de que la soledad sea benéfica o perjudicial depende de muchos factores biológicos, fisiológicos, psicosociales del individuo (Cacioppo et al., 2006; Cacioppo y Cacioppo, 2018).

Como se ha visto hasta ahora, el aislamiento social en todos sus atributos, incluyendo el ASP o soledad, producen cambios significativos en las estructuras y procesos cerebrales en animales sociales adultos, en este caso el ser humano (Cacioppo y Hawkey, 2009; Cacioppo et al., 2014; Cacioppo y Cacioppo, 2018; Zajner et al., 2021), afectando la salud física y mental, el rendimiento cognitivo, la esperanza de vida general, incluso, aumenta la vulnerabilidad a las demencias relacionadas con la enfermedad de Alzheimer (Spreng et al., 2020).

Aislamiento social percibido en adultos mayores.

El mejor ejemplo de los efectos del aislamiento social percibido es el reciente confinamiento masivo debido a la contingencia sanitaria por el virus SARS-Cov2 (Síndrome

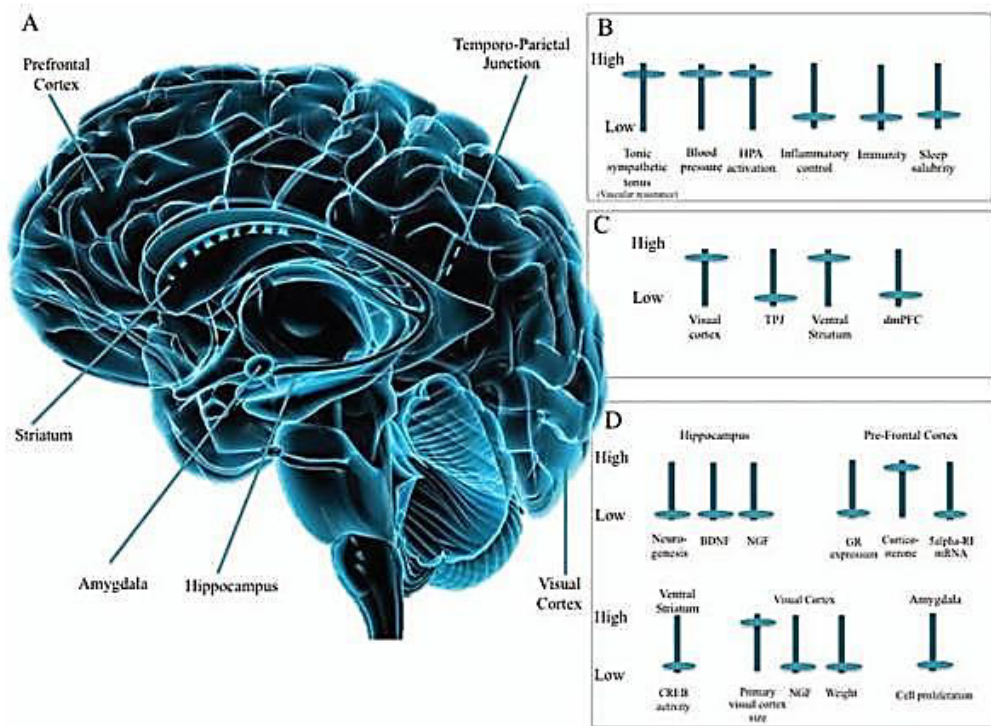
Respiratorio Agudo Severo-Coronavirus 2) en el 2020 (Rodríguez-Quiroga et al., 2020), en donde se pudo observar durante la cuarentena un efecto negativo de factores cognitivos con dificultad en el dominio ejecutivo como la memoria y la atención, el pensamiento reflexivo y el autocontrol, además de la longevidad (Bzdok y Dunbar, 2022; Labos et al., 2021).

Para adultos mayores y personas con algunas patologías neuropsicológicas, la soledad (sentirse solo) ha sido entendida como una condición subjetiva, una experiencia desagradable a nivel intrínseco, que aparece cuando la persona percibe que no tiene a nadie con quien comunicarse para compartir necesidades y preocupaciones de carácter social y emocional, aún a pesar de tener un grupo social al cual pertenecen; tal percepción dependería de factores contextuales y de personalidad (Arruebarrena y Sánchez, 2020).

En un estudio sobre la neurología de la soledad en adultos mayores realizado por Cacioppo et al., (2014) se identificaron como principales áreas del cerebro humano asociadas con el aislamiento social percibido a la PFC, TPJ, VC (Córtex Visual), HPC, Amígdala y al Estriado (Fig. 9A); ellos mencionan que la soledad en humanos se asocia con una mayor resistencia vascular tónica (tensión del músculo liso durante la contracción), presión arterial y activación del eje Hipotálamo-Pituitario-Adrenocortical (HPA), menor control inflamatorio, inmunidad y salubridad del sueño (hábitos saludables para dormir) (Fig. 9B). También, se han podido advertir activaciones cerebrales de acuerdo con la percepción de la soledad (Fig. 9C) cuando se sienten solos, en comparación con los que no lo están, los individuos suelen ver más imágenes desagradables de personas que de objetos, muestran una mayor activación de la corteza visual y una menor activación de la TPJ; por otro lado, muestran una mayor activación del Estriado Ventral (VS) con objetos agradables que con personas agradables, mientras que, los individuos que no están solos muestran el patrón inverso. Algo interesante es que también

reportan un bajo nivel sérico del BDNF y del NGF (Factor de Crecimiento Nervioso) y consecuentemente una disminución en la neurogénesis del HPC y la Amígdala (Fig. 9D).

Figura 9.
Principales áreas del cerebro asociadas al aislamiento social.



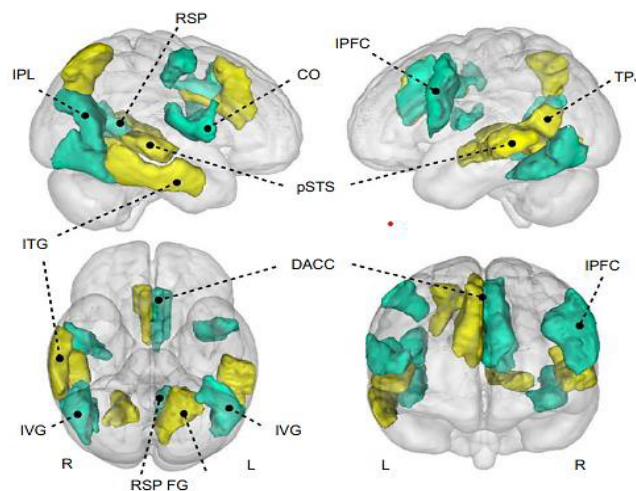
Nota. La imagen muestra. **A.** Anatomía del cerebro humano aislado; **B.** Efectos del aislamiento social percibido en la biología; **C.** Efectos del aislamiento social percibido en la activación del cerebro humano y **D.** Efectos del aislamiento social en las estructuras y mecanismos cerebrales. Tomado de: *Toward a Neurology of Loneliness* (p. 38), por Cacioppo et al., 2014. *Psychol Bull.*

Otras investigaciones han reportado aumentos de volumen en partes de la corteza de asociación superior conocidas como *The default Mode Network (DMN)* o *red predeterminada* en individuos que experimentan aislamiento percibido (Mars et al., 2012). La DMN ha sido relacionada con habilidades sociales complejas y que se cree forman un núcleo del *cerebro social* humano (Spreng et al., 2020; Bzdok y Dunbar, 2022): Lóbulo Prefrontal Medial (MPL) y Lóbulo Temporal Medial (MTL), la Unión Temporo-Parietal (TPJ) y la Corteza Parietal

Posteromedial (PPC); entre algunas otras que podemos apreciar en la Figura 10, en donde podemos observar relaciones de mayor volumen cerebral (en amarillo) cuando una persona se siente sola y disminución del volumen (en verde) cuando se siente acompañada. Según Spreng et al (2020) esto posiblemente se deba a que el cerebro de la persona que se percibe sola “buscó” desesperadamente la manera en encontrar conexión social con ya sea con mascotas, personajes inanimados o conexiones con otras personas por vía virtual. Zajner y colaboradores (2021) mencionan al Fornix como otra región de materia blanca que se activa en la soledad, al igual que el NAcc.

Figura 10.

Efectos cerebrales del aislamiento social percibido.



Nota. El aislamiento social percibido deja efectos cerebrales que implican especialmente a circuitos de asociación de orden superior como el DMN (Red predeterminada, por sus siglas en inglés). Opérculo central (CO), circunvolución temporal inferior (ITG), surco temporal superior posterior (pSTS), unión temporoparietal (TPJ), lóbulo parietal inferior (IPL), corteza cingulada anterior dorsal (dACC), corteza prefrontal dorsolateral (dlPFC), corteza retrosplenial (RSP), circunvolución fusiforme (FG), circunvolución visual inferior (IVG), L/ R denota hemisferio izquierdo/derecho. El color amarillo muestra asociaciones de volumen positivas y el verde negativas; se observan efectos de volumen más grandes en zonas cerebrales de los participantes solitarios. Tomado de: *Social isolation and the brain in the pandemic era* (p. 1336), por, Bzdok, D y Dunbar, R.I.M. 2022. *Nature human behaviour*.

Aislamiento social percibido en adultos jóvenes y niños.

La mayoría de los estudios sobre el ASP se ha realizado en adultos mayores de 60 años (Cacioppo y Hawkey, 2009; Mars et al., 2012; Cacioppo et al., 2014a; Cacioppo y Cacioppo, 2018; Arruebarrena y Sánchez, 2020; Spreng et al., 2020; Labos et al., 2021; Zajner et al., 2021; Bzdok y Dunbar, 2022). Sin embargo, es un hecho de que la disminución de las redes sociales de adultos jóvenes (21-30 años) favorece la percepción de soledad con todas las repercusiones que conlleva (Child y Lawton, 2017). Así lo indica un estudio en Inglaterra entre 2 mil 256 personas de todas las edades que mostró que 60% de los entrevistados de entre 18 y 34 años dijo sentirse solos a menudo u ocasiones a comparación del 35% de los encuestados de 55 años (Corzo-Salazar, 2019).

Otra muestra de 1.310 personas de la población general española encontró que el 37.3% de los jóvenes, el 18.5% de las personas de mediana edad, y el 23.5% de las personas mayores, informaron de elevada percepción de soledad, también se observó comorbilidad ansioso-depresiva en todos los grupos de edad, siendo mayor en el grupo de jóvenes. Algo resaltar es que el porcentaje de la percepción de soledad comenzó a disminuir hasta después de dos meses del desconfinamiento (Ausín et al., 2021). El sentimiento de soledad es variable con la edad, existe un estudio sobre el seguimiento por 3 años de la heredabilidad de la soledad (proporción de variación fenotípica de un rasgo conductual) en niños gemelos de 7 a 12 años, los resultados arrojaron que el porcentaje de heredabilidad disminuye a partir de 12 años, justo cuando los adolescentes experimentan cambios hormonales que hacen que la estructura de sus conexiones sociales se amplie y sus conductas solitarias disminuyan, pero este porcentaje de heredabilidad aumenta con la edad y llega a su pico más alto en la adultez; aunque siguen

existiendo una serie de variables, socioeconómicas, psicológicas, intrafamiliares, etc. (Cacioppo et al., 2014b).

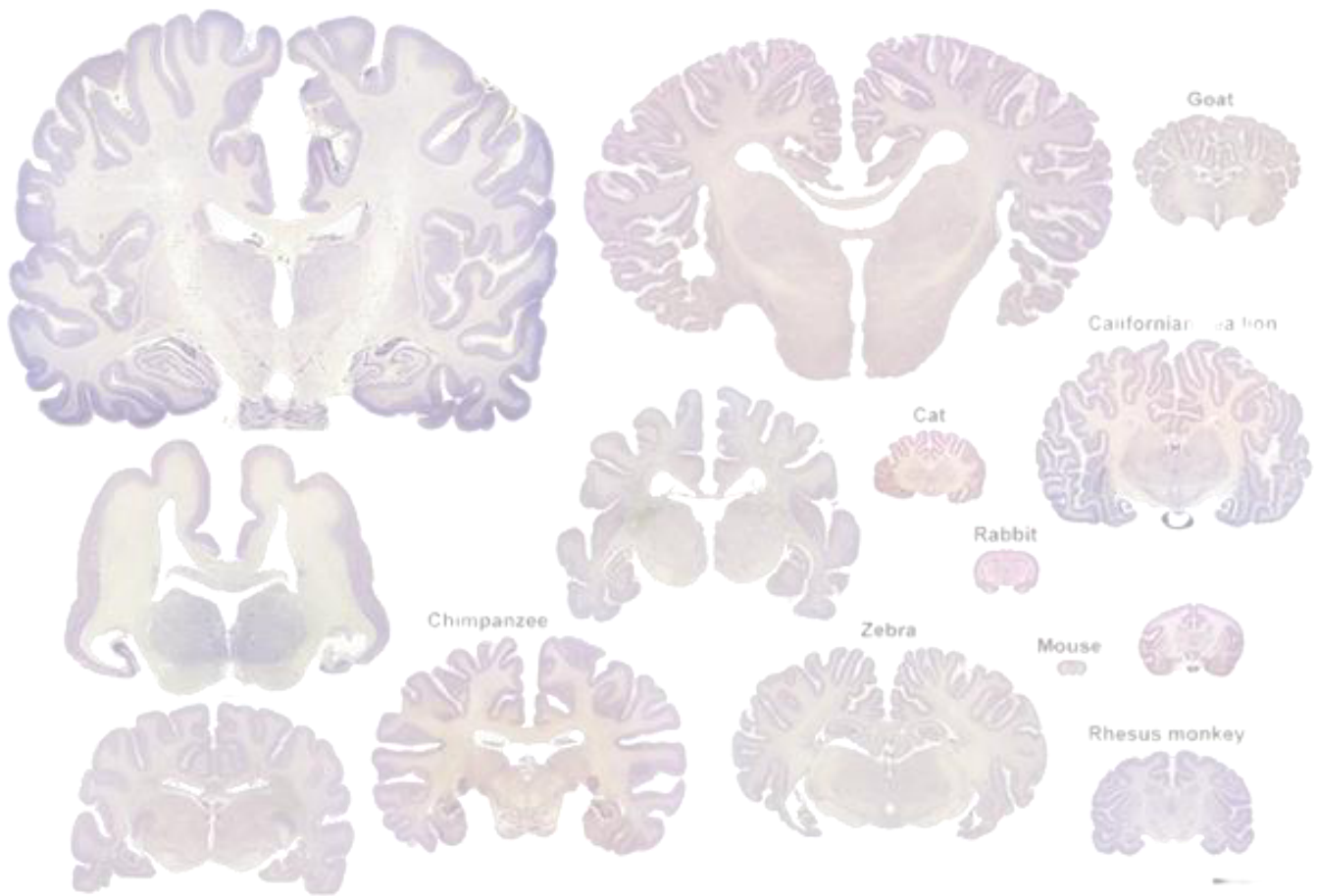
Durante la reciente contingencia sanitaria por COVID (Enfermedad por Coronavirus) tanto adultos jóvenes, como adolescentes y niños, experimentaron una diversidad de signos y síntomas debido su confinamiento; los cambios en las rutinas, el estrés y el sueño pueden tener consecuencias directas en la regulación de las emociones y en el desempeño de las actividades diarias (Vaucheret et al., 2022). También se observaron trastornos hormonales en mujeres como, alteraciones del ciclo menstrual ocasionadas por las emociones y el estrés derivados del distanciamiento social (Vázquez et al., 20210).

En el caso de los infantes, la evidencia sugiere que cuando los niños no van a la escuela, no interactúan con amigos o tienen actividades al aire libre, son físicamente menos activos, están más tiempo frente a la pantalla, tienen una alimentación menos favorable y patrones de sueño irregulares (Padevilla, 2022; Rosero y Ortega, 2022). Todo lo anterior condujo a retrasos en el desarrollo de su cognición, lenguaje, motricidad y habilidades socioemocionales durante la primera infancia (Lerma et al., 2022; Tamayo y Chiran, 2022). Un estudio realizado a niños de 4 años confinados durante la pandemia menciona que las mayores alteraciones se encuentran en aspectos cognitivos como la atención y la memoria, resaltando los efectos sobre la cognición social, es decir, la dificultad de establecer conexiones sociales con otros niños después del confinamiento (Sanchez-Reyes, 2020).

Lo anteriormente mencionado sugiere que detrás de estas alteraciones cognitivas pueden existir cambios en la morfología cortical que corresponden a dominios sociales y somatosensoriales (Robinson, 2020; Bzdok y Dunbar, 2022). Gan et al., (2014) mencionan que

las áreas cerebrales afectadas por aislamiento social en adolescentes pueden incluir la baja densidad de receptores NMDA (N-metil-D-aspartato) de las espinas dendríticas de la Amígdala Basolateral (BLA), donde la plasticidad de las sinapsis glutamatérgicas en las neuronas principales desempeña un papel en las respuestas emocionales condicionadas, así como déficits persistentes en la activación sensoriomotora.

CAPÍTULO 2. AISLAMIENTO SOCIAL EN LOS ANIMALES.



En este apartado se abordará la evidencia de los efectos del aislamiento social en otros modelos animales, que al igual que el ser humano son considerados como altamente sociales. Así mismo otros modelos como el perro, que aunque no se considera que tengan una socialidad compleja, han comenzado a ser abordados en la investigación de aspectos de la teoría de la mente como la empatía por su cercanía con el humano (Koscinczuk, 2017; Becerra, 2022).

La mayoría de las investigaciones son basadas en modelos animales; y aunque, desde el punto de vista genético, biológico, conductual y social se considere que los primates no humanos son los más cercanos al humano, se debe resaltar que los efectos del aislamiento social a nivel neurobiológico repercuten en todo el árbol filogenético haciendo posible que el estudio del aislamiento social ocurra desde invertebrados hasta vertebrados (Escuarcia et al., 2020).

Los experimentos sobre AS en modelos animales se han realizado en muchas modalidades, desde la separación de la madre a una edad temprana (Shapiro e Insel, 1990; Ríos, 2012); separación de la camada o de un compañero específico (preferido) (Brani, 2009); sobre los genes que se expresan (Seid y Junge, 2016); la neuroquímica que subyace a los mecanismos y procesos involucrados (Mignini et al., 2003). En los modelos animales, los paradigmas ocurren de una manera más controlada y estandarizada, por periodos mucho más largos, con tomas de muestras neuroanatómicas y análisis histoquímicos, que a diferencia del modelo humano son difíciles de realizar (Cacioppo et al., 2014).

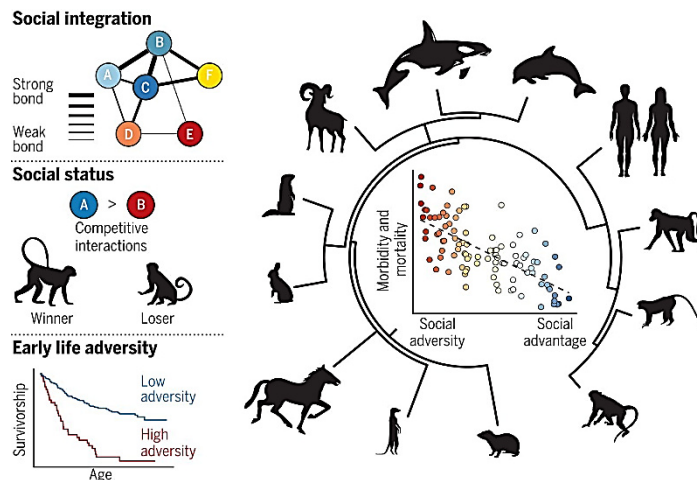
Primates no humanos.

De todos los modelos animales sin duda los primates no humanos son los más cercanos filogenéticamente al ser humano y han sido de especial interés para disciplinas como la neurofisiología, la biología, la genética y el comportamiento, por lo que los estudios realizados en ellos han sido muy relevantes (Muñoz-Delgado et al., 2009).

Los chimpancés son una de las especies, entre los primates no humanos, que tienen una compleja estructura social (Cacioppo et al., 2014; Llorente et al., 2015). Las adversidades sociales (Fig. 11), como el estatus y la integración social dentro del grupo o el confinamiento físico durante el desarrollo temprano de los primates no humanos, pueden predecir la integridad física, fisiológica y psicosocial de los organismos (Snyder-Mackler et al., 2020), como por

Figura 11.

Efectos en la salud de las adversidades sociales.



Nota. Determinantes sociales de la salud y mortalidad en animales sociales, incluidos los primates humanos y no humanos. Tomado de: *Rehabilitation and socialization of chimpanzees (Pan troglodytes) used for entertainment and as pets: An 8-year study at Fundación Mona*, por Llorente et al., 2015. *International Journal of Primatology*.

ejemplo, automutilación de extremidades, hiper acicalamiento y estereotipias (movimientos en círculos, sacudidas, balanceos, etc.) (Villar et al., 2010).

Se ha documentado incluso la posibilidad de que chimpancés con historias previas de aislamiento y maltrato desarrollen trastornos psicopatológicos homólogos a los de los seres humanos, fundamentalmente trastorno por estrés postraumático, depresión mayor y dificultades de reintegración a la vida en grupo (Llorente et al., 2015) e incluso la posible experimentación de aislamiento percibido, similar a los humanos (Cacioppo et al., 2015).

Figura 12.

Mono Rhesus (Macaca mulatta)



Nota. Imagen que representa a un mono adulto aislado de su grupo. Tomado de: [Fotografía Rhesus macaque (Macaca mulatta), adulto, sentado en rama, cautivo, Alemania], por Juergen y Sohns, 2019, 20 de julio. <https://www.alamy.es/rhesus-macaque-macaca-mulatta-adulto-sentado-en-rama-cautivo-alemania-image353446837.html>

Capitanio y colaboradores en el 2014, efectuaron un estudio con machos adultos de mono Rhesus (*Macaca mulatta*) (Fig. 12) sobre posible taxonomía conductual entre primates no humanos y humanos sobre el aislamiento percibido o soledad. Por parte de los humanos, encontraron que aquellos que tenían menos conexiones sociales y/o que estaban insatisfechos con ellas reportaban mayores sentimientos de soledad, lo que indica que la *elección social o preferencia* tiene que ver mucho con el ASP. En monos Rhesus sucede algo similar, ya que entre más alta sea la jerarquía del macho adulto mayor

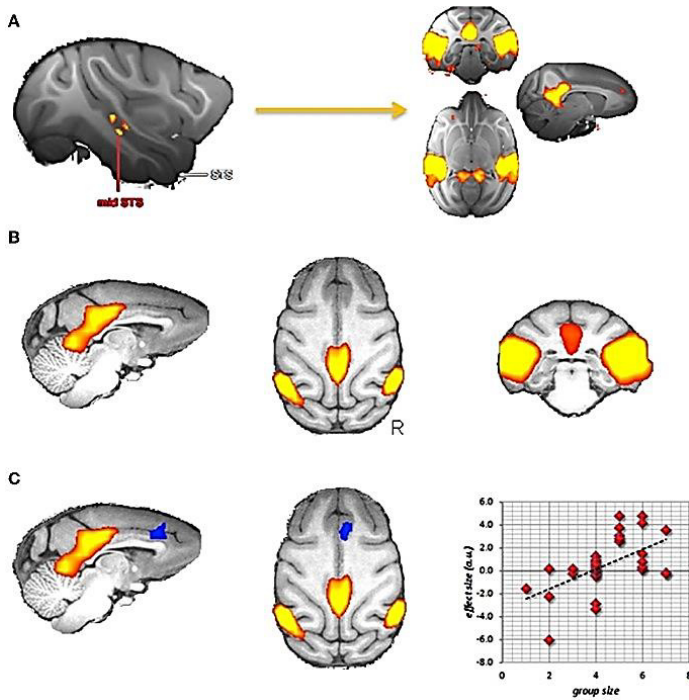
cantidad de conexiones o interacciones sociales obtiene; además de la existencia de interacciones por compatibilidad de personalidad, sexo y edad (preferencia); entonces, en base a estas observaciones se realizaron exámenes conductuales y evaluaciones de la personalidad debidamente validadas identificando tres grupos: machos altamente sociables (HS) (alto interés

social/jerarquías altas), machos manifiestamente poco sociables (MLS) (bajo interés social/jerarquías altas o medias) y verdaderamente poco sociables (TLS) (bajo interés social/jerarquías bajas). Se consideró al grupo MLS como el modelo de soledad debido a que, a pesar de pertenecer a una jerarquía alta, y por lo tanto, con la posibilidad de tener mayor interacción social, estos “*elegían o preferían*” no interactuar con su grupo y/o demostraban una “*intención*” de interacción, pero no la concretaban, además de exhibir conductas violentas.

Por otro lado, un estudio de imagen realizado por Sallet et al., (2011) reportó que las conexiones sociales entre los monos macacos son cruciales y que la complejidad de estas repercute en el volumen cerebral. Mediante la toma de imágenes neurológicas de 23 monos macacos que habían estado viviendo en grupos sociales de diferentes tamaños reveló que al vivir en grupos más grandes se provocan aumentos en la materia gris en el surco temporal

Figura 13.

DMN en macacos. Aumentos de materia gris dependientes del tamaño de grupo.



Nota. A. Áreas en el macaco que muestran conectividad funcional en estado de reposo con una región en el surco temporal superior medio que, a su vez, mostró aumentos en la densidad de materia gris en individuos que viven en grupos sociales más grandes. **B** Componente independiente del grupo que captura la red en modo predeterminado. **C.** Resultados de regresión dual que muestran una región de la corteza frontal medial (en azul) que se recluta cada vez más en la DMN (en rojo) cuando los animales viven en grupos más grandes. Tomado de: On the relationship between the "default mode network" and the "social brain" (p.4), por Mars et al., 2012, *Frontiers in human neuroscience*.

superior medio y la corteza prefrontal rostral y un mayor acoplamiento de la actividad en la corteza frontal y temporal (Fig. 13).

El aislamiento social objetivo y percibido tienen bases fisiológicas y citoestructurales en el sustrato neuronal que se activan ante la pérdida de lazos sociales como son la pérdida de pareja o un compañero/amigo (elección social), la separación del grupo (aislamiento) (Cacioppo et al., 2014 y 2015). Ante un escenario de estrés, como la pérdida de conexiones sociales se alteran sistemas de neuropéptidos que regulan dichos comportamientos relacionados con los vínculos, provocando en los animales comportamientos similares a la ansiedad y la depresión, trastornos de estrés postraumático, violencia, etc., (Pinna et al., 2008; Sun et al., 2014).

Lo anterior se ha evidenciado en revisiones bibliográficas sobre el apego social, una de ellas realizado por Quevedo (2016) acerca del papel del sistema opioide endógeno involucrado en las cuatro características conductuales de apego, entre ellas la separación y/o aislamiento social. El autor menciona que de acuerdo con los estudios reportados sobre la genotipificación de genes involucrados en la expresión de receptores de neuropéptidos como la OT y la VSP con monos Rhesus en confinamiento, se ha podido conocer que existe una variación fenotípica de la expresión de estos receptores sobre áreas cerebrales límbicas (giro cingulado, estriado, tálamo medio dorsal, núcleo accumbens, hipotálamo y amígdala) asociadas al comportamiento social; existen monos que en un ambiente social normal, por naturaleza expresan baja densidad de estos receptores relacionadas a conductas solitarias; esta misma variación fenotípica se observa en monos jóvenes alejados de sus madres por más de 4 semanas, en situaciones de confinamiento (físico) o relegados socialmente por su grupo.

Neuroquímicos esteroideos como la progesterona y sus metabolitos derivados (alopregnanolona), son capaces de incidir en la producción del factor neurotrófico derivado del cerebro (BDNF); la variación en los niveles de neurotrofinas como el BDNF son directamente proporcionales a los niveles de moléculas neuroendócrinas como la alopregnanolona ante respuestas de estrés como el AS, desencadenando la aparición de comportamientos emocionales disfuncionales (depresión, ansiedad y el estrés postraumático) caracterizados por una mayor reactividad del eje Hipotalámico-Pituitario- Adrenocortical (HPA) en animales sociales, a saber, como los roedores, primates no humanos y humanos e incluso cetáceos como el delfín nariz e botella (Nin et al., 2011; Mignini et al., 2003; Escuarcia et al., 2020) .

Ratas y ratones.

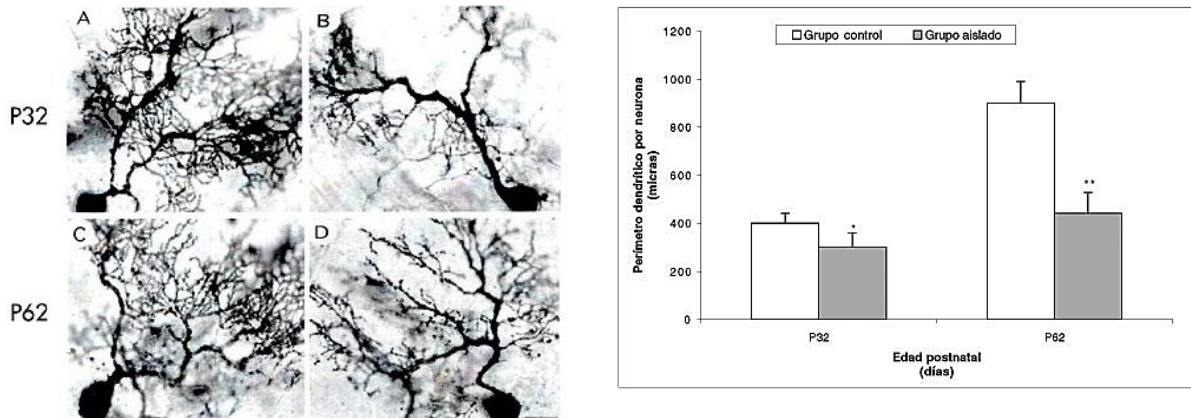
Las ratas *wistar* y ratones *mus musculus*, han sido uno de los modelos por excelencia para entender los mecanismos de afecciones de índole fisiológico, neurológico, neuropsicológico y neuropsiquiátricos que en seres humanos son muy difíciles de realizar (Alonso, 1995; Pascual, 2001; Zimmerberg et al., 2005; Zavala-Tecuapetla y López-Meraz, 2011; Kamal, 2014; Montero-Herrera, 2018), gracias a estos modelos animales tenemos información privilegiada en sobre los efectos de factores estresantes sobre el desarrollo neural como el AS, PS y confinamiento, porque se pueden inducir condiciones ambientales adversas y evaluar sus consecuencias conductuales y neuronales (Pascual, 2001; Kamal, 2014).

Entre los factores epigenéticos que dan forma al cerebro y al comportamiento durante la vida posnatal temprana, las experiencias sociales tienen un gran impacto, para todos los organismos sociales, incluidos los roedores, las primeras experiencias sociales son cruciales; así, ratones criados en un nido comunal muestran cambios relevantes en la función y el

comportamiento del cerebro, incluidos altos niveles de BDNF y competencias sociales adultas elaboradas, en comparación con ratones separados de su madre y aislados en contenedores individuales (Brani, 2009). El aislamiento social objetivo y percibido, han sido unos de los máximos inductores de estrés en los experimentos con ratas (Alonso, 1995; Kamal, 2014), sobre todo en etapas postnatales, que por ser periodos críticos de desarrollo cerebral (Aguilar, 2003) pueden contribuir al desarrollo de diversos trastornos neuropsiquiátricos en individuos genéticamente vulnerables (Kamal, 2014). Así lo demostró un estudio neuroanatómico sobre los efectos del AS sobre el desarrollo del cerebelo de 103 ratas *wistar*, a las cuales se les confinó por 32 y 62 días en cajas de 10x10x10, impidiéndoles todo tipo de interacción social, *versus* grupos de 4 ratas por caja de dimensiones normales; los resultados histoquímicos arrojaron una reducción del 26% de la arborización dendrítica de las células de Purkinje de ratas aisladas a

Figura 14.

Arborización dendrítica en neuronas de Purkinje de ratas aisladas.



Nota. Células de Purkinje de las ratas sometidas a deprivación social mostraron un menor desarrollo dendrítico en relación con los animales control. Las ratas fueron aisladas a los 18 días de edad. **Izquierda.** A. Grupo control de 32 días de vida y C grupos control de 62 día de vida; B. y D. Ratas aisladas. **Derecha.** Representación gráfica de la arborización dendrítica de ratas aisladas vs control a loa 32 y 62 días de edad. Adaptado de: *Deterioro cerebeloso inducido por aislamiento social temprano: estudio morfológico e inmunocitoquímico*, por Pascual, R., 2001. *Rev Chil Neuro-Psiquiat.*

comparación con las del grupo control (Fig. 14), manteniéndose este deterioro neuronal hasta 30 días después del confinamiento (Pascual, 2001). A toda variación en el fenotipo del cerebro, corresponden alteraciones en la conducta, lo que se confirmó en otro estudio en ratones que tras estar aislados en su etapa adolescente, los organismos exhibieron comportamientos de ansiedad, depresión e interacción social deteriorada, debidos a un desarrollo alterado y un deterioro de la corteza prefrontal, además de espinas dendríticas que parecen ser más pequeñas y delgadas (Medendorp et al., 2018).

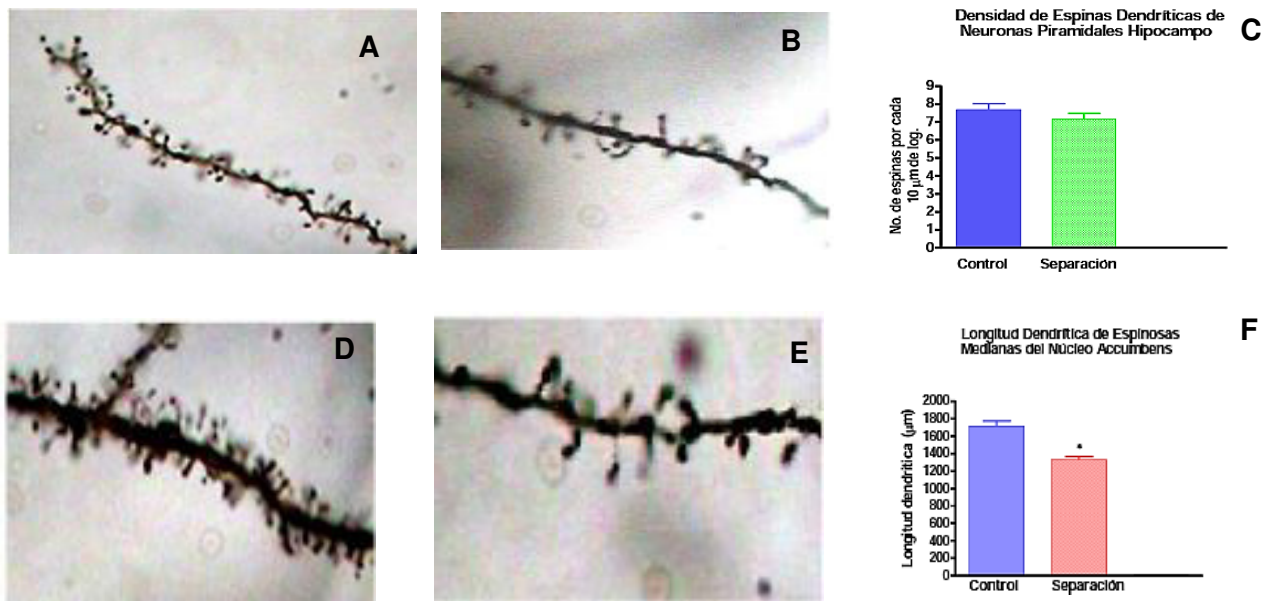
Una investigación reciente realizada por Hylin et al., (2022), examinó los cambios morfológicos en la Amígdala Basolateral (BLA) y los cambios endocrinos y de comportamiento relacionados con el afecto debido al aislamiento social prolongado (4 semanas) en ratones de campo macho adultos; después del confinamiento los organismos se sometieron a tareas conductuales para evaluar los comportamientos afectivos, sociales y de afrontamiento del estrés; los resultados arrojaron una disminución de material dendrítico en el BLA , además de que el AS puede conducir al desarrollo de trastornos afectivos similares a la depresión y a la ansiedad.

El tiempo de confinamiento y las etapas de desarrollo neuronal son cruciales para que una alteración morfológica pueda ser evidente, así lo menciona Ríos (2012) en un análisis realizado con ratas, las cuales dividió en tres grupos de desarrollo postnatal: etapa de juego (21 días), pubertad (44) y etapa adulta (70 días), todos ellos aislados por 14 días; además fueron sometidos a tareas motoras para analizar comportamiento ansioso; los que la autora reporta que no se encontraron cambios significativos en la arborización y longitud total de neuronas piramidales en la corteza prefrontal (PFC) y el hipocampo (HPC) en ninguna de las tres etapas al término del aislamiento, pero, sí se observó un cambio significativo en la morfología de neuronas

espinosas medianas del NA (Núcleo Accumbens) después del aislamiento en etapa de juego y pubertad (Fig. 15); concluyendo que 14 días son suficientes para producir alteraciones en la conducta motora ante ambiente novedoso, pero no suficiente para relacionarlo con la morfología neuronal.

Figura 15.

Densidad de espinas dendríticas en ratas aisladas en etapas tempranas de desarrollo.



Nota. En la parte **superior**, podemos observar la densidad de espinas de dendritas de neuronas piramidales del hipocampo de ratas en etapa de juego. **A.** rata control; **B.** rata aislada; **C.** Gráfica que muestra que la diferencia en la densidad de espinas dendríticas de ratas confinadas versus control no es significativa. En la parte **inferior**, se muestra la densidad de espinas dendríticas de neuronas espinosas medianas del Núcleo accumbens en ratas en atapa de juego y pubertad. **D.** rata control; **E.** rata aislada; **F.** Gráfica que muestra una diferencia significativa entre la densidad de las espinas dendríticas de ratas aisladas versus control. Adaptado de: *Efectos del aislamiento social sobre la morfología neuronal de corteza prefrontal, núcleo accumbens e hipocampo en etapas críticas del desarrollo en la rata Sprague Dawley*, (p. 34-38). Por Ríos, M.M.R.I. 2012. [Tesis de maestría]. México.

El encierro no solo afecta la cito-arquitectura cerebral, sino también su excitabilidad, un estudio electrofisiográfico realizado en ratas por Radahmadi et al., (2014) demostró que el estrés por encierro puede afectar la excitabilidad de la circunvolución dentada del HPC y por lo tanto la potenciación a largo plazo (LTP), que es un mecanismo necesario para el aprendizaje y

la memoria. Los autores detallan que los efectos perduraron hasta 30 días después de la situación de estrés. Así mismo lo demostró el estudio realizado por Kamal et al., (2014), donde se midió el nivel de deterioro de la LTP *in vitro* en cortes de hipocampo en el área CA1 de dos cepas de ratón, registrando los potenciales postsinápticos excitatorios. Los resultados demostraron que tras un confinamiento de 72 horas, los niveles de potenciación en ratones socialmente alojados eran 6.25% mayores versus ratones aislados. Lo anteriormente mencionado respalda la idea de que el estrés del aislamiento social puede reducir la potenciación a largo plazo del HPC en organismos confinados (Radahmadi et al., 2014).

Mamíferos marinos.

El estrés provocado por el cautiverio en animales silvestres como los mamíferos marinos puede afectar gravemente a su salud y que similar a los seres humanos confinados, los cetáceos en cautiverio experimentan efectos fisiológicos como: pérdida de peso, falta de apetito, conducta antisocial, reducción de partos y éxito reproductivo, arteriosclerosis (endurecimiento de las arterias), úlceras estomacales (Noda et al., 2007), cambios en la cantidad de glóbulos sanguíneos, aumento de la susceptibilidad a enfermedades (respuesta inmunitaria reducida), e incluso la muerte (Spoon y Romano, 2012); dentro de los efectos psicosociales Rose y Parsons (2019) afirman que los cetáceos pueden experimentar aburrimiento, depresión en cautiverio y presentar estereotipias, como frotar obsesivamente la barbilla contra las paredes de su tanque, lo que les produce abrasiones en carne viva.

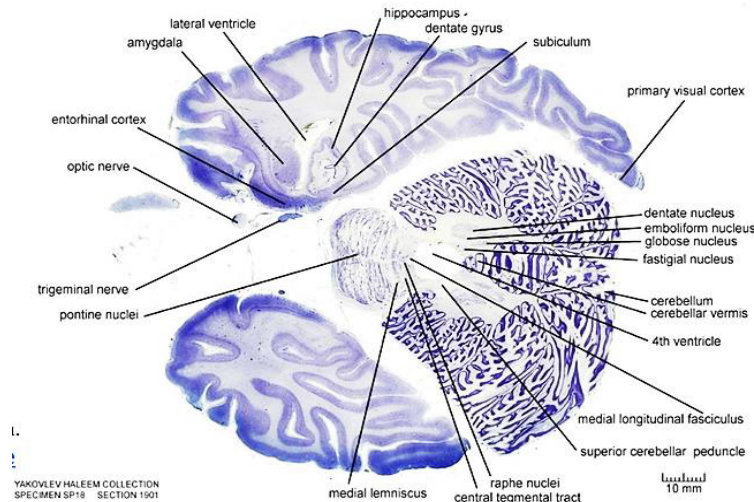
Estas afirmaciones se basan en las similitudes con los primates humanos y no humanos de la cito-arquitectura cerebral de cetáceos, como el delfín nariz de botella (Fig. 16), relacionada a la conducta social como la expansión de las cortezas insular y cingulada, además de la

presencia de una gran cantidad de neuronas del huso de la capa V, que es consistente con funciones cognitivas de alto nivel, como la atención, el juicio, la intuición y la conciencia social, que se sabe que están asociadas con estas regiones en los primates (Martínez, 2018, 13 de agosto; Fernández, 2020).

Los desafíos estresantes como el confinamiento perturban la homeostasis de las respuestas fisiológicas coordinada por la activación de los ejes HPA y SAM (Simpático Adrenal Medular), los sistemas neural, endocrino e inmunológico exhiben interacciones bidireccionales complejas que responden de manera adaptativa a los desafíos ambientales para mantener la homeostasis (Chapman et al., 2008).

Figura 16.

Sección horizontal del cerebro del delfín nariz de botella.



Nota. En la formación del hipocampo y corteza parahipocampal, todos los campos descritos tradicionalmente en otros mamíferos, sobre la formación y estructura, se encuentran casi similares de forma arquitectónica, a excepción del tamaño muy pequeño de la circunvolución dentada, cuya capa de células granulares se reduce a una pequeña capa lisa.

Esta excitación del SNP a través de los ejes HPA y SAM, propicia la liberación de glucocorticoides de la corteza suprarrenal; las hormonas corticales y de la médula suprarrenal,

como el cortisol, la E (epinefrina) y la NE (norepinefrina), modulan diversos aspectos de la actividad inmunitaria, incluida la proliferación de linfocitos, la producción de citoquinas, el tráfico y la migración de células, la secreción de anticuerpos, la expresión génica, la fagocitosis y la actividad de explosión respiratoria (Mignini et al., 2003).

Las ballenas Belugas son especialmente sensibles a cambios en su contexto ecológico y social, como lo demuestra la evidencia anatómica y experimental en cetáceos que indica que la activación del sistema nervioso autónomo afecta la inmunocompetencia; al encontrarse que existe una disminución en la fagocitosis de neutrófilos y monocitos además de un aumento de E y NE, pero no de cortisol, de organismos confinados en comparación con ballenas que están siendo transportadas hacia las áreas confinadas, en la que aumentó la E, NE y además de cortisol (Cuchara y Romano, 2012).

Por otro lado, los delfines nariz de botella en cautiverio pueden exhibir altos niveles de cortisol cuando son forzados a realizar presentaciones interactivas continuas con los visitantes de los acuarios, el nivel medio normal de cortisol en plasma es de $8,7 \pm 5,0$ ng/ml y osciló entre 16,0 y 29,3 ng/ml en presentaciones continuas (Matsushiro et al., 2020).

Otros animales.

Los *perros* son animales sociales descendientes de los lobos, y como sus ancestros tienden a estar en manadas (Miklósi, 2007), el 43 al 85% del tiempo permanecen a menos de 50 pulgadas uno del otro (Koscinczuk, 2017). Como animal domesticado, el perro ha acompañado al humano y ha modificado su fenotipo morfológico y conductual; entonces, si consideramos que su familia humana es parte de su manada, entonces el perro tendría que estar más de la mitad

de su tiempo en estrecho contacto con el ser humano o con otro perro (Koscinczuk, 2017; Becerra, 2022).

Figura 17.
Perro en confinamiento solitario.



Nota. Imagen de un perro en centro canino clandestino. Tomado de: <https://www.infobae.com/mexico/2023/01/20/clausuraron-centro-canino-en-zumpango-tras-denuncias-de-maltrato-animal/>

Estudios realizados en perros confinados (sin un conoespecífico) a espacios muy reducidos en refugios o perreras (Fig. 17) han reportado comportamientos anormales derivados del estrés, como la coprofagia, acicalamiento excesivo, estereotipias, agresiones y vocalizaciones constantes, además de alteraciones fisiológicas sobre el eje HPA como el aumento de cortisol en sangre y orina (Barrera, 2008).

Como hemos visto, todos estos cambios fisiológicos y conductuales subyacen alteraciones en el correlato neuronal; en 1989 el investigador ruso Zhvaniia, realizó un experimento neuroanatómico sobre aislamiento solitario a largo plazo con perros y sus resultados revelan reordenamientos ultraestructurales en el cuerpo amigdalario, el hipocampo y en ambos campos de la neocorteza como: neuronas con diferente grado de cromatólisis (forma de regeneración axonal), cambios reactivos en algunos orgánulos terminales, ya sea con su número reducido o con vesículas aglutinadas, cantidad creciente de sinapsis con una zona activa corta; al mismo tiempo, en la circunvolución piriforme se encontraron mayor cantidad de vacuolas, inclusiones osmiofílicas (sobretinciones de osmio) similares a membranas y terminales axonales con vesículas granulares de varios tamaños. Estas alteraciones microestructurales son coherentes con lo que hasta el momento se ha descrito en otros modelos animales incluyendo al humano y además, las áreas cerebrales afectadas en los

perros forman parte de la DMN, lo que da cuenta de lo complejo de su gran sociabilidad. Lo que nos brinda evidencia de que el bienestar de un animal social como el perro, depende de aspectos como el ejercicio físico, la exploración del entorno, el contacto y la interacción social con personas u otros de su misma especie. Ya que, de que su forma de estar en contacto con su entorno es por medio de su olfato (Becerra, 2022); caso que se asemeja a las hormigas y que se detalla en el Capítulo 3.

Cabe señalar que, en América no se han realizado estudios similares al de Zhvaniia (1989), seguramente por las consideraciones éticas y morales, debido a que es un animal de compañía para ser humano desde hace miles de años (Koscinczuk, 2017) y el cual se encuentra en estudio por sus características conductuales empáticas, según Becerra (2020).

Los *bovinos*, se conocen por tener ciertas jerarquías sociales dentro de sus manadas, cuando están en libertad y el hecho de incorporar un nuevo animal, o caso contrario, separar a un animal del grupo, produce cambios en el eje Simpático Medular Adrenal (SAM), generando mayor cantidad de cortisol. En los bovinos los niveles plasmáticos de cortisol basal se encuentran por debajo de 10 ng/ml, pero se ha descrito que fluctúan en un rango entre 0 y 20 ng/ml y como ya hemos visto, se producen alteraciones en la conducta (Sierra, 2019).

Uno de los modelos animales de corta vida y más sencillos en su neuro arquitectura es la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* (Fig. 18) (Escuarcia et al., 2020). Las moscas de la fruta son insectos sociales con redes sociales dinámicas y comportamientos colectivos (Carrera, 2018) y que han sido importantes en las investigaciones sobre las repercusiones del AS sobre el sueño. Li y colaboradores (2021) estudiaron cómo el aislamiento social afecta el sueño en moscas que tienen experiencia social previa, así que probaron el comportamiento del sueño

después de mantener 1, 2, 5, 25 o 100 moscas macho en un vial de comida durante 7 días; las moscas alojadas en grupo, independientemente del tamaño de su grupo (2, 5, 25 o 100), exhibieron perfiles de sueño similares y por el contrario, las moscas alojadas en aislamiento mostraron una pérdida significativa de sueño, distribuida principalmente durante el día.

Figura 18.
Drosophila melanogaster



Nota. Tomado de: *Drosophila melanogaster, un versátil organismo modelo*, (p. 14), por Franco y Ceriani, 2017, *Ciencia hoy*.

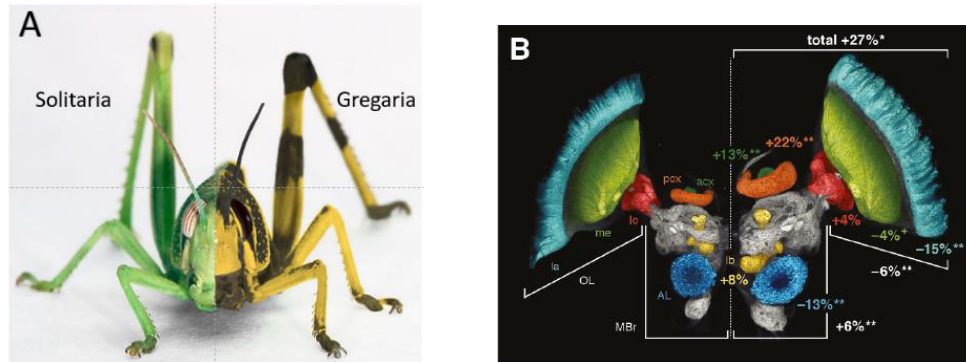
influye significativamente en el desarrollo adecuado de la actividad locomotora en *Drosophila* y que este efecto no perdura hasta su adultez debido a la neuroplasticidad en etapas posteriores del desarrollo (Carrera, 2018).

Para todos los animales la presencia, ausencia y las acciones de otros miembros de la misma especie, pueden ser potentes impulsores de cambios de comportamiento y otros cambios fenotípicos (Huang y Robinson, 1996; Greenberg et al., 2012; Grosso, 2018; Rajakumar et al., 2018). Por ejemplo, en *Schistocerca gregaria*, los procesos de plasticidad son desencadenados por variaciones en la densidad poblacional, cambiando de un estado críptico cuando se encuentra solitaria, a un estado iridiscente cuando se encuentra en estado gregario; lo anterior conlleva a un cambio fenotípico drástico en su apariencia, en estructuras cerebrales asociadas a la socialidad, así como modificaciones conductuales; todas estas alteraciones se

evidencian con una diferencia en el volumen cerebral de hasta un 60% en áreas específicas de asociación como los Cuerpos Fungiformes (CFs) y áreas sensoriales como los Lóbulos Antenales (LAs), entre otras estructuras (Fig. 19) (Burrows et al., 2011).

Figura 19.

Plasticidad fenotípica de Schistocerca gregaria por efecto del contexto social.



Nota. La imagen se observan cambios corporales y cerebrales entre langostas solitarias y gregarias. (A) Se muestran las diferencias en la coloración, el tamaño y la forma del cuerpo de las langostas solitarias y gregarias adultas. (B) Se muestran las diferencias en el tamaño del cerebro y las proporciones de regiones particulares en cerebros solitarios (izquierda) y gregarios (derecha) de langostas adultas. El tamaño total del cerebro absoluto es un 27% mayor en las langostas gregarias en comparación con las solitarias. Adaptado de: *Epigenetic remodelling of brain, body and behaviour during phase change in locusts* (p. 3), por Burrows, M., Rogers, S. M. y Ott, S. R., 2011. *Neural Systems & Circuits*. Y de: *A comparative perspective on epigenetics* (p. 3), por Knight, K., 2015. *Journal of Experimental Biology*.

Entre los animales, los rasgos de comportamiento son los que exhiben una mayor plasticidad a comparación de rasgos morfológicos y fisiológicos; estos cambios plásticos son reversibles a lo largo de la vida de un individuo ("flexibilidad de comportamiento") esto hace que la flexibilidad del comportamiento sea un mecanismo inmediato y poderoso que permite a los organismos adaptarse a condiciones ambientales cambiantes, que pueden o no ser seguidas por otros ajustes flexibles de fisiología o morfología (Taborsky y Oliveira, 2012).

CAPÍTULO 3. AISLAMIENTO EN HORMIGAS.



La hormiga en las Ciencias Cognitivas.

Algunos sistemas sociales animales presentan un comportamiento colectivo “inteligente” que les ha permitido solucionar problemas emergentes en la naturaleza gracias a su sistema de auto-organización y comunicación entre individuos (Ciruela, 2008; López-Riquelme, 2019); aunque biológicamente, las hormigas son consideradas como simples insectos con una memoria limitada y únicamente capaces de realizar un número restringido de acciones sencillas, una colonia de hormigas tiene un comportamiento colectivo muy complejo, proporcionando soluciones óptimas a problemas como el transporte de grandes objetos, la creación de puentes y la búsqueda de las rutas más cortas desde el nido a la fuente de alimento (Dorigo et al., 2006). Las hormigas pueden cambiar de rol si la colonia lo necesita, reconocen a los integrantes de su colonia y discriminan entre castas (grupos de obreras dedicadas a una tarea específica) y reconocen a potenciales enemigos, etc., (Hölldobler y Wilson, 1990, 1996 y 2014) es decir, muestran una flexibilidad conductual, que se ha demostrado que incluye no solo la toma de decisiones en contextos de circunstancias cambiantes y comportamiento adaptativo, sino también la generalización cognitiva y el aprendizaje mediante la integración de diferentes tipos de información (Adamo, 2016). Esto es posible porque los individuos que viven en sociedad se enfrentan diversos y complejos retos cognitivos, ya que dentro de esa sociedad hay problemas derivados de conflictos de intereses que los individuos deben resolver (López-Riquelme, 2019), como por ejemplo los conflictos de origen reproductivos, en vista que en una colonia en donde todos los integrantes son hembras, pero, solo la reina puede reproducirse, por lo que, las sacrifican su propia reproducción en bien de la colonia (altruismo) (Hölldobler y Wilson, 2014). Sin embargo y a pesar de toda la evidencia, para el ser humano no deja de ser difícil concebir la lógica de la existencia de conductas sociales tan complejas como el altruismo; y más aún, que

estas conductas puedan considerarse como “procesos cognitivos” en cerebros tan pequeños como el de las hormigas, debido al profundo antropocentrismo y antropomorfismo que permea en la forma de realizar investigación en el campo de las Ciencias Cognitivas (Jaisson, 2000). Pero si la cognición es la interpretación o transformación de información almacenada, que es adquirida mediante la percepción de los sentidos, o en este caso, de estructuras sensoriales y que además ocurre cuando se obtienen implicaciones o asociaciones a partir de un acontecimiento (Smith, 2008), entonces, bajo este concepto, se podría considerar que las hormigas poseen capacidades cognitivas a pesar de la relativa simplicidad de su sistema nervioso y el entorno ecológico en donde se desarrollan; y por lo tanto, ellas son modelos excelentes para realizar estudios de cognición social dentro de las Neurociencias y las Ciencias Cognitivas.

Sin embargo para poder describir, comprender y posteriormente comparar las repercusiones del AS en este modelo experimental, antes es necesario realizar una breve introducción sobre la estructura y función del correlato nervioso que subyace a su comportamiento social.

Sistema Nervioso Central de una hormiga.

Como ya hemos visto, el desarrollo del SNC de los animales vertebrados e invertebrados tienen un origen en común en la diferenciación temprana de este tejido (Ver Fig. 1 y 2) (Kandel et al., 2001; Gilbert, 2003; Redolar, 2013; Rogers, 2013). Y como en cualquier otro modelo animal, el cerebro forma el principal centro de asociación del sistema nervioso, recibe y procesa los estímulos sensoriales con el fin de orientar, generar conductas y aprendizajes. En las

hormigas se encuentra dividido en protocerebro, deutocerebro y tritocerebro (Ver Fig. 2) (Gillot, 2005; López-Riquelme, 2008).

El primero es la región más grande y compleja del cerebro, dentro del *protocerebro* se encuentran los Cuerpos Fungiformes (CFs), son importantes centros de asociación, que reciben entradas sensoriales, especialmente olfativas y visuales, y transmiten la información a otros centros protocerebrales que juegan un papel central en el aprendizaje y la memoria y su tamaño puede correlacionarse ampliamente con el desarrollo de patrones de comportamiento complejos (Gillot, 2005; López-Riquelme, 2008).

El *deutocerebro* se compone en gran parte de los Lóbulos Antenales (LAs) que se encuentran en par, estas dos neurópilas (conexiones multineuronales entre axones) son responsables de iniciar tanto las respuestas a los estímulos antenales, especialmente olfativos y mecanosensoriales, como los movimientos de las antenas (López-Riquelme, 2008); juntos con los CFs los LAs son esenciales en el comportamiento olfativo aprendido (López-Riquelme, 2008).

Finalmente el *tritocerebro* es una pequeña región del cerebro ubicada debajo del deutocerebro y comprende un par de neurópilas que contienen axones, tanto sensoriales como motores (Gillot, 2005).

Lóbulos antenales: Vía olfativa.

Las hormigas son insectos totalmente olfativos, deben ser capaces de discriminar un sinfín de olores (feromonas) y producir conductas de acuerdo con el contexto ecológico y social, como por ejemplo, identificar una hormiga compañera de nido, búsqueda de alimento o incluso identificar potenciales enemigos (López-Riquelme, 2008). Los receptores olfativos en los

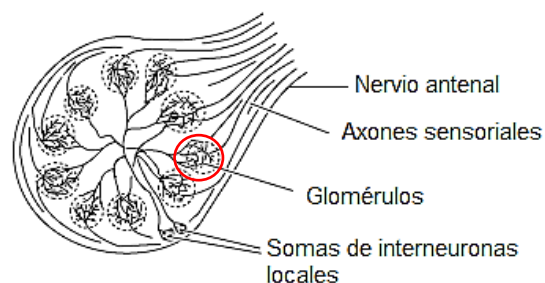
insectos se encuentran dentro de las sensilias olfativas, estas se encuentran en las antenas aunque también pueden estar en distintas partes de la boca o las patas (Ramírez, 2014).

El sentido del olfato incluye sistemas periféricos para el reconocimiento de olores y sistemas centrales para la discriminación de estos (Fig. 21) (Couto et al., 2005).

Los Lóbulos Antenales (LA) son regiones de neuropilo, una en relación con cada antena, dentro de las cuales existen esferas o aglomeraciones discretas de neuropilo denso llamados glomérulos (Gillot, 2005), que contienen a las sinapsis de las Neuronas Receptoras Olfativas (NRO) y neuronas centrales (López-Riquelme, 2008). Cada NRO, envía la señal a través de un axón por el nervio antenal hacia el lóbulo olfatorio del cerebro donde terminan los axones e interactúan con interneuronas locales (NLs) o de proyección (NPs) (Gronenberg, 2008; Schultner y Pulliainen, 2020). Los *glomérulos* (Fig. 20, círculo rojo) son unidades de neuropilo de forma esférica dentro de los LAs, hacen contactos sinápticos entre los axones de las NRO y las interneuronas de los LAs (Fig. 21), estas esferas de neuropilo varían mucho entre especies y/o

Figura 20

Lóbulo antenal

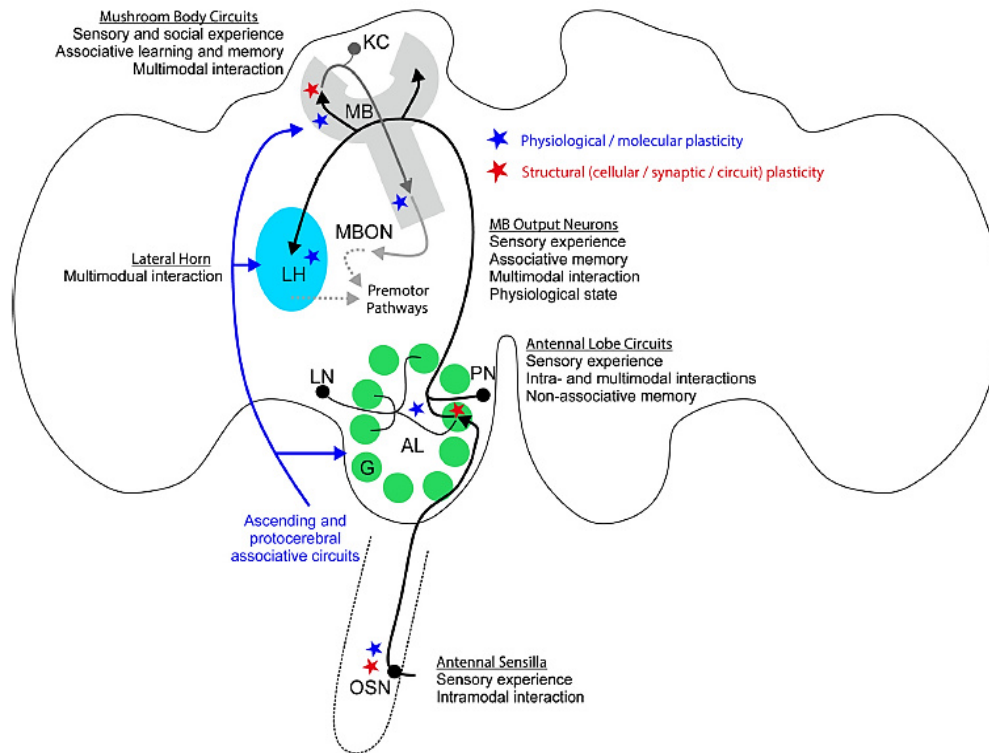


Nota. Lóbulo antenal que muestra sus glomérulos (en rojo). Adaptado de: *Nervous system*, (p. 658), por Rogers, S., 2013. En: Chapman, R. F. *The insects. Structure and Function*. Cambridge University.

entre sexos lo que permite la identificación de glomérulos individuales según el tamaño, forma y posición (Couto et al., 2005; Zube et al., 2008; Yan et al., 2019).

Figura 21

Vía olfativa de una hormiga.



Nota. Vista esquemática de la vía olfativa del insecto: desde las estructuras sensoriales en la antena hasta los centros olfatorios primarios (lóbulo antenal, AL) y secundarios (cuerpo fungiforme, MB y cuerno lateral, LH) en el cerebro, lo que indica factores que inducen plasticidad y modulación en varios niveles de procesamiento. Los asteriscos azules indican sitios de acción de neuromoduladores (aminas biogénicas, neuropéptidos) u hormonas y sitios para cambios fisiológicos y moleculares asociados (actividad espontánea, umbral de respuesta, cambios en la expresión de receptores odorantes, cambios en la expresión de receptores para moduladores u hormonas). Los asteriscos rojos indican sitios que se ha demostrado que expresan plasticidad estructural en circuitos neuronales olfativos (cambios sinápticos estructurales, cambios en la estructura y conectividad axonal / dendrítica, cambios en el volumen de los neuropilos). La vía azul muestra las influencias de los sistemas neuronales ascendentes y protocerebrales que median las influencias asociativas (p. Ej., Sistemas dopaminérgicos). (G) glomérulo olfatorio; (KC) célula Kenyon; (LN) interneurona local; (OSN) neuronas sensoriales olfativas; (MBON) neurona de salida del cuerpo en forma de hongo; (PN) neurona de proyección. Tomado de: *Plasticity and modulation of olfactory circuits in insects*, (p. 155), por Anton, S. y Rössler, W., 2021. *Cell Tissue Res.* 383:149–164.

Los lóbulos antenales (Las) son particularmente grandes en las hormigas por dos razones: en primer lugar, las hormigas dependen en gran medida del olfato, más que muchos otros insectos (que tienen un comportamiento visual más elaborados); y en segundo lugar, la comunicación de feromonas es la más avanzada y elaborada en hormigas en comparación con cualquier otro grupo de insectos sociales (Couto et al., 2005; Gronenberg, 2008). Los LAs procesan tanto los olores "ordinarios" como las feromonas, sus axones terminan en los glomérulos (Fig. 21) (Couto et al., 2005; López-Riquelme, 2008; Rogers, 2013).

Ahora bien, la sensibilidad antenal ante diversos estímulos odoríferos se encuentra asociada a una especialidad conductual o casta (López-Riquelme et al., 2006). Esta sensibilidad antenal es una evidencia de una organización anatómica y funcional estereotipada, que da lugar a patrones de activación topográfica de los glomérulos que son específicos del olor y se conservan en diferentes individuos (Wang et al., 2004), es decir se generan mapas odotópicos (López-Riquelme, 2014). En ratones por ejemplo, se demostró mediante trazadores neuronales, que las NROs que expresan el mismo Receptor de Olor (RO) están dirigidos a grupos específicos de miles de neuronas corticales olfativas y que las ubicaciones de estos grupos se conservan en diferentes individuos (Wang et al., 2004).

Plasticidad fenotípica del LA se encuentra estereotipada.

Mediante marcadores de calcio en el lóbulo de la antena de las abejas, se demostró que los glomérulos con espectros de respuesta similares tienden a trabajar estrechamente (Nakanishi et al., 2010). Esta forma de agrupamiento permite que los glomérulos vecinos formen un grupo funcional o subsistemas, para procesar sustancias químicas estructuralmente similares (Stensmyr et al., 2012). Por ejemplo, un tipo de subsistemas glomerulares, son los glomérulos

dedicados en gran parte a procesamiento de información relacionada con comida (glomérulos ordinarios), en varias especies de insectos uno especializado en procesar información relacionada con CO₂ (Guidobaldi y Guerenstein, 2012). L

Lo anteriormente mencionado nos indica que el número y volumen de los glomérulos se encuentra estereotipados de acuerdo con la conducta (casta) y al sexo; y además, son susceptibles a los cambios en el contexto social, como se explicará con detalle más adelante.

Estereotipo morfológico-conductual.

Especies de hormigas cortadoras de hojas como *Atta vollenweideri* exhiben diferentes fenotipos de LAs en sus trabajadoras y esta variabilidad está relacionada con su fenotipo morfológico y conductual (Fig. 22). Trabajadoras pequeñas contienen 390 glomérulos (Número bajo; NB) y en las trabajadoras mayores encontramos un número sustancialmente más grandes de 440 glomérulos (Número Alto; NA), posiblemente porque estas obreras se encuentran fuera del nido realizando diversas actividades como patrullaje, defensa, apoyan cortando ramitas que las obreras menores no pueden cortar, etc. Algunas de las obreras del fenotipo NA poseen un Macroglomerulo (MG) en el cual se observó que se encontraban inervados por tractos provenientes de una sola neurona receptora olfativa (NRO) (Kelber et al., 2010).

Estereotipo ligado al sexo.

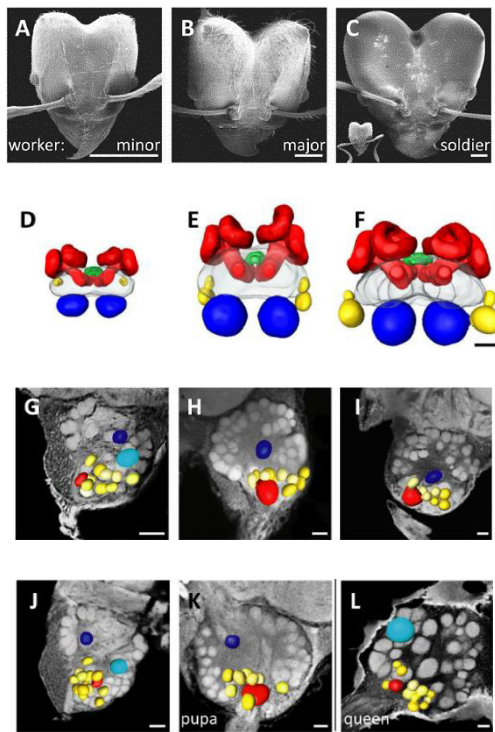
En *Camponotus japonicus*, se observó plasticidad fenotípica de los LAs ligada al sexo, las obreras y reinas vírgenes tenían alrededor de 430 glomérulos, el número más alto reportado hasta ahora en hormigas; por otro lado, los machos tuvieron un MG dimórfico y alrededor de 215 glomérulos ordinarios, un número muy reducido de glomérulos en comparación con las hembras (Fig. 23); el dimorfismo sexual observado en los glomérulos ordinarios del lóbulo

antenal refleja tareas específicas de género en las comunicaciones químicas en lugar de diferentes roles reproductivos(Nishikawa et al., 2012).

Lo anteriormente mencionado, sugiere que la plasticidad del desarrollo que conduce a fenotipos de lóbulos antenales promueve diferencias en el comportamiento guiado por el olfato y puede ser la base de la especialización de tareas dentro de las colonias de hormigas (Kelber et al., 2010).

Figura 22.

Plasticidad fenotípica morfológico-conductual.

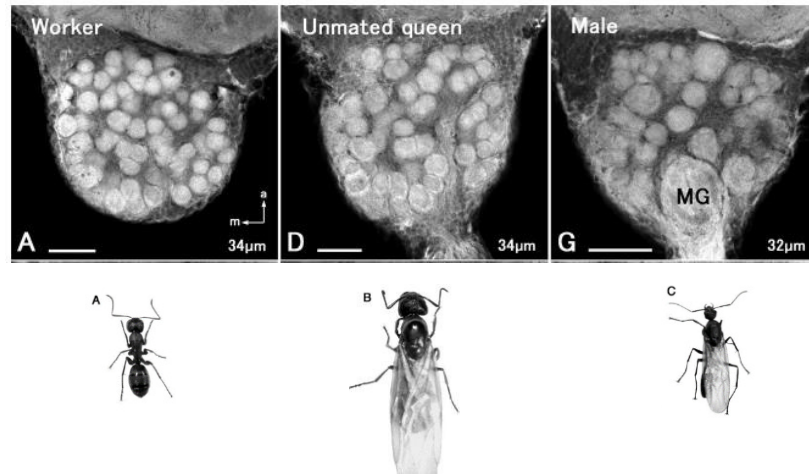


Nota. La imagen muestra la morfología de la cabeza y anatomía del cerebro y los lóbulos antenales en trabajadores de diferente tamaño. (A-C) Ilustran las diferencias morfológicas en la forma de la cabeza y la enorme diferencia de tamaño dentro de la casta de trabajadores. (D-F) Reconstrucción 3D escalada de las neuropilas seleccionadas del cerebro y el protocerebro (transparente) en trabajadores de diferente tamaño: Lóbulos antenales (azul); cuerpos fungiformes (rojo); lóbulos ópticos (amarillo); cuerpo central (verde). (G-L) Micrografías confocales de las NA (derecha) con un subconjunto de glomérulos reconstruidos en 3D. Los trabajadores grandes (H, I, K) contienen un macroglomerulo (MG, rojo en H, I), y el MG ya está presente en una etapa tardía del desarrollo (pupa de un trabajador grande; MG, rojo en K). En trabajadores pequeños (G, J), la posición del glomérulo más grande (rojo en G, J) dentro de un subconjunto de glomérulos (glomérulos satélites, amarillo en G-L) cerca de la raíz del NA varía y la posición del glomérulo más grande dentro del LA es hacia la línea media del cerebro (azul claro en G, J). En comparación con las obreras, el glomérulo más grande en el LA de la reina está en una posición lateral (azul claro en L). Un glomérulo de referencia (azul oscuro en G-K) que se pudo identificar en todos los trabajadores en función de su ubicación en el neuropilo grueso se utilizó como glomérulo de referencia para las medidas alométricas.

Barras de escala 500 μm A-C; 100 μm en F (se aplica a D-F); 50 μm en G-L. Tomado de: *Distinct Antennal Lobe Phenotypes in the Leaf-Cutting Ant (*Atta vollenweideri*)*, (p. 358), por Kelber et al., 2010. The Journal of Comparative Neurology. Research in Systems Neuroscience. 518:352–365.

Figura 23.

Plasticidad Fenotípica del LA ligada al sexo.



Nota. La imagen muestra dimorfismo sexual en el número y volumen de las estructuras glomerulares que componen al LA de *Camponotus japonicus*. (A) Obrera; (B) Reina Virgen; y (C) Macho, en este último se advierte una estructura macroglomerular posiblemente ligada a la percepción de hormonas sexuales. Adaptado de: *Sexual Dimorphism in the Antennal Lobe of the Ant Camponotus japonicus*, (p. 196 y 199), por Nishikawa et al (2008), *Zoological Society of Japan*.

Efectos del aislamiento social.

Como se ha visto anteriormente, a los procesos de PF subyacen factores genéticos y fisiológicos que pueden inducir modificaciones morfológicas y conductuales en los organismos; y a su vez, mecanismos moleculares y fisiológicos están bajo la influencia de las condiciones ambientales a las que los organismos se sometan (Merritt, 2018). Núñez-Farfán et al., (2003) mencionan que si bien la relación entre genotipo y fenotipo es unidireccional, cambios en el ambiente externo (ecológico) afectan de forma importante la expresión del genotipo hacia un fenotipo (morfológico y/o conductual) ambientalmente particular.

Las interacciones sociales son un tipo de influencia ambiental que juegan un papel crucial en el desarrollo de los animales (Koto et al., 2015; Seid y Junge, 2016). Los insectos

eusociales como las hormigas, abejas y avispas, no son la excepción, debido a que viven en grupos sociales muy complejos, que se caracterizan por comportamientos colectivos altamente organizados y por sus habilidades de aprendizaje (Hölldobler y Wilson, 1990 y 1996; Jaffé, 2004; López-Riquelme, 2008; López-Riquelme y Ramón, 2010; Seid y Junge, 2016). Los insectos sociales, incluyendo a las hormigas, pueden mostrar cambios cerebrales y sociales que se pueden asociar al tamaño de su colonia (Seid y Junge, 2016).

Un ejemplo de esto nos lo mencionan Greenberg y colaboradores (2012), en un estudio transcriptómico en *Apis mellifera*, en el que se registraron bajos niveles de expresión genética de ciertos microARN's en abejas que se especializaban en el cuidado de la cría (nodrizas), solo cuando estas eran cambiadas a zonas de la colmena que contenían únicamente abejas recolectoras, lo que da cuenta de que cambios en los contextos sociales dentro de la colmena que son asociados con la división del trabajo pueden influir en la plasticidad fenotípica (PF) del cerebro de estos insectos sociales.

El *aislamiento social* en las hormigas es un factor crucial en procesos plásticos del sistema nervioso, que como ya hemos detallado, en animales sociales como las ratas, los primates, e incluso los humanos, cuando están socialmente aislados durante su desarrollo exhiben comportamientos anormales y discapacidades sociales que van acompañadas de una disminución del volumen cerebral (Pascual, 2001).

Reconocimiento del compañero: efectos en la memoria química.

En insectos eusociales como las hormigas, los comportamientos sociales implican la producción, recepción e interpretación de señales químicas que influyen en el comportamiento individual de tal manera que dependen en gran medida del contexto social y de la estimulación

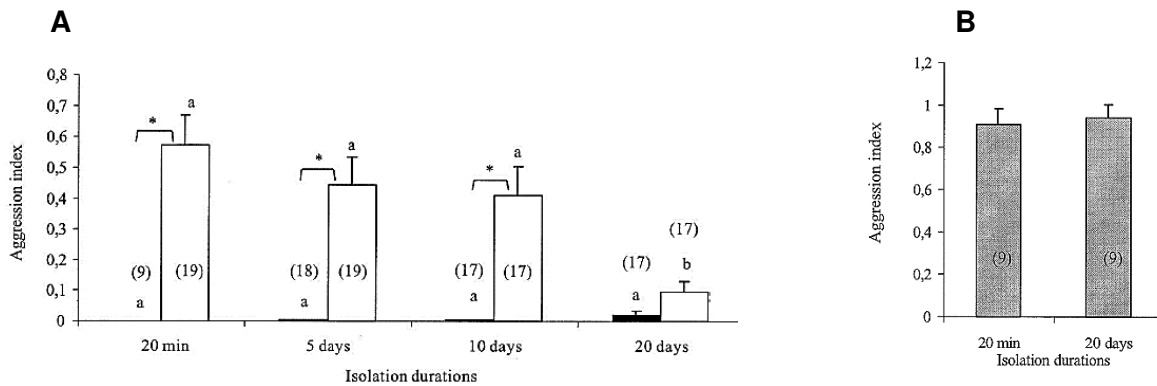
constante (Robinson et al., 2008). La interacción hormiga-hormiga son el principio básico de la defensa de la colonia, las hormigas son animales agresivos por naturaleza atacan a cualquier intruso aloespecífico (diferente especie de hormiga) y homoespecífico-alocolonial (misma especie, pero de otras colonias), este mecanismo consiste en la comparación del fenotipo (firma o huella química) de cualquier individuo encontrado comparado con la referencia o plantilla de olor del nido, cabe mencionar que esta plantilla de olor se va adquiriendo mediante el intercambio de hidrocarburos cuticulares mientras la hormiga va madurando y se refuerza con la estimulación constante (López-Riquelme et al., 2006; López-Riquelme 2014).

Boulay y Lenoir (2001), analizaron la importancia de la estimulación social en el reconocimiento de homoespecíficos (hormiga del mismo nido) en trabajadores maduros de la hormiga *Camponotus fellah*. Ellos aislaron a obreras de cuatro semanas de edad, las cuales naturalmente son intolerantes a individuos aloespecíficos (diferente especie de hormigas) y homoespecíficos (hormigas del mismo nido). Los investigadores observaron que después de aislar obreras por 20 días las agresiones hacia otras especies de hormigas no mostraron diferencias significativas y por lo tanto, estas siguieron mostrando conductas de reconocimiento de un enemigo (Fig. 24 B). Mientras que, el reconocimiento del compañero de nido si tuvo diferencias significativas desde los 20 min hasta los 10 días de aislamiento (Fig. 24 A y B). Estos resultados sugieren que el aislamiento social no afecta directamente la conducta agresiva, sino la capacidad de reconocimiento o discriminación tanto de compañeros de nido, como de otros nidos (Fig. 24 A) y que los trabajadores necesitan ser reforzados por estimulación social

constante durante su vida adulta para mantener capacidades específicas de reconocimiento de compañeros de nido (Boulay y Lenoir, 2001; Yan y Liebi, 2021).

Figura 24.

Efectos del aislamiento sobre el reconocimiento de compañeros de nido



Nota. La imagen muestra los efectos del aislamiento de 20 días sobre los mecanismos de reconocimiento aloespecífico y homoespecífico alocolonial. **A.** índice de agresión (IA) medio con respecto al tiempo de aislamiento de encuentros como homoespecíficos (negro) y aloespecíficos (blanco); los asteriscos muestran diferencia significativa en el IA entre homo y aloespecíficos. **B.** IA medio de encuentros aloespecíficos en relación con el tiempo de aislamiento; no hubo diferencia significativa. Adaptado de: *Social isolation of mature workers affects nestmate recognition in the ant Camponotus fellah*, (p. 70, 71), por Boulay y Lenoir, 2001. *Behavioural Processes*.

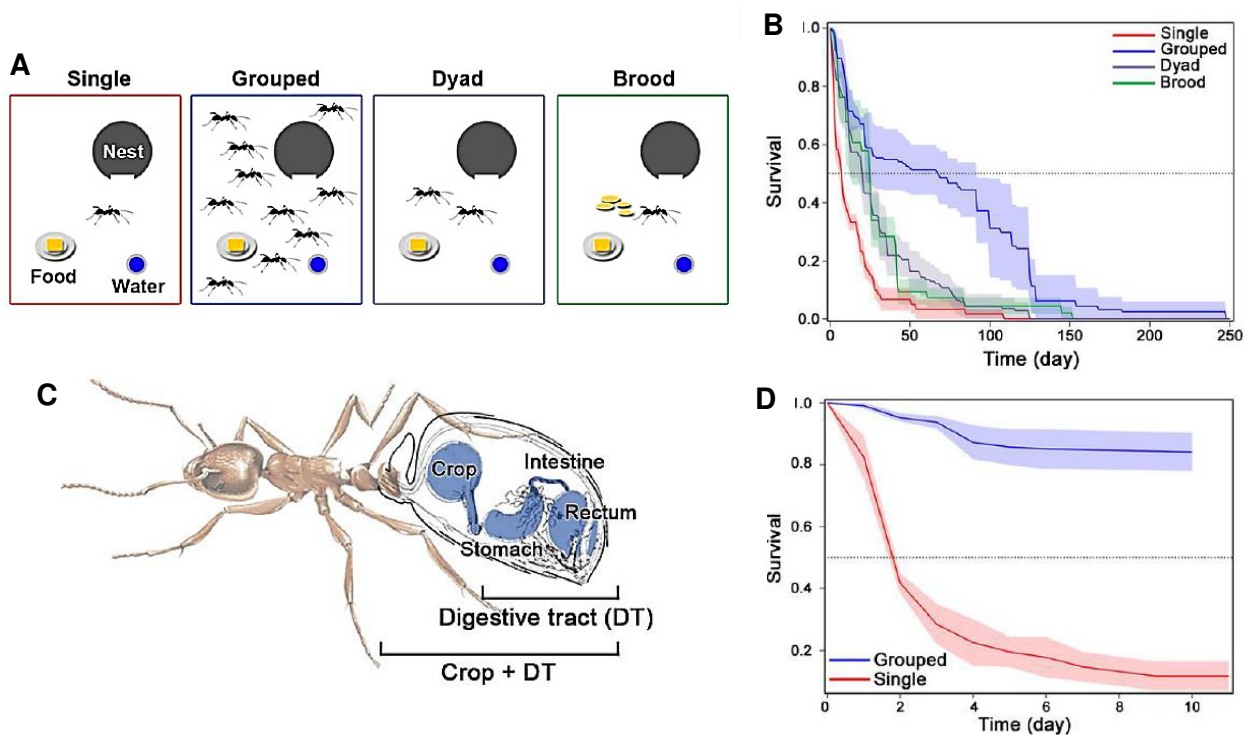
Efectos metabólicos.

Tanta es la importancia del contacto social constante que si existe privación constante de estímulo social los organismos como *Camponotus fellah*, pueden sufrir de consecuencias tales como modificaciones histológicas que causan baja metabólica, mala absorción de nutrientes, reducción de la vida útil e incluso la muerte (Boulay y Lenoir, 2001).

Koto et al., (2015) realizaron un estudio con hormigas obreras de *Camponotus fellah* para investigar si el papel de las interacciones sociales, entre ellas el aislamiento social, interviene en el balance energético y por lo tanto en la salud y longevidad de los organismos; lo realizaron en cuatro grupos de tratamiento (Fig. 25 A) para evaluar cuanto tiempo era la longevidad y/o vida útil de cada condición; los resultados evidenciaron en primer lugar entre que entre más

individuos en el grupo mayor era la vida útil y longevidad de las obreras, las que estaban aisladas en solitario lograron vivir 2 meses, mientras que las que estaban agrupadas con más individuos o con crías (larvas) lograron vivir hasta 7 meses comparables con las colonias control (Fig. 25 B). En cuanto al rendimiento energético, los autores reportaron que hormigas aisladas exhiben una mayor actividad motora, además de una alteración en el bombeo de alimento hacia el tracto digestivo (Fig. 25 C), disminuyendo su supervivencia en comparación con el grupo social (Fig. 25 D).

Figura 25.
Efectos del aislamiento sobre el metabolismo energético.



Nota. La imagen muestra los efectos del aislamiento hasta por 7 meses. **A.** Condiciones sociales del experimento, de izquierda a derecha: Aislamiento total, Agrupados, Diadas y Aislamiento solo con crías (larvas). **B.** Curvas de supervivencia de los cuatro grupos experimentales: solitarios (rojo), agrupados (azul), diadas (magenta) y con crías (verde). **C.** Deterioro del aparato digestivo por aislamiento social. **D.** Curvas de supervivencia de los grupos aislamiento total y agrupados tras análisis de rendimiento energético. Adaptado de: *Social isolation causes mortality by disrupting energy homeostasis in ants*, (p. 3-5), por Koto et al., 2015. *Behav Ecol Sociobiol*.

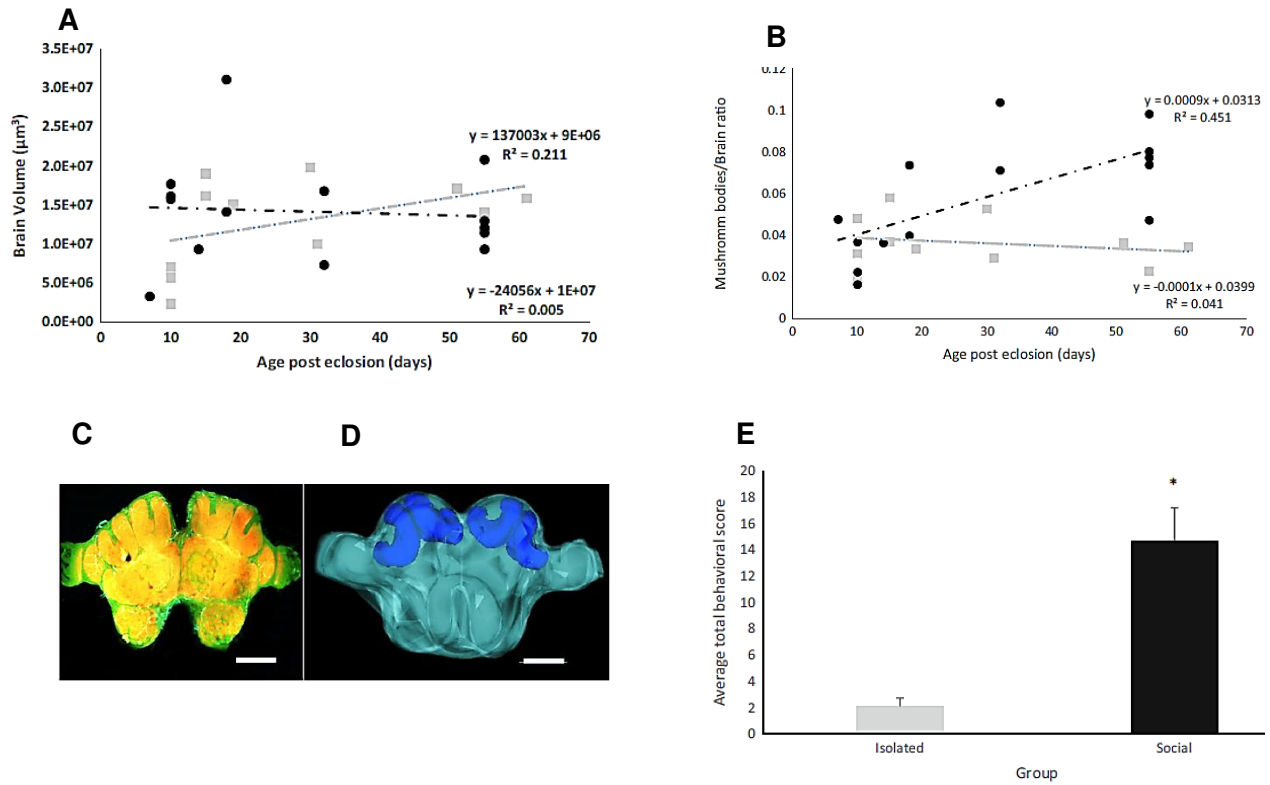
Áreas cerebrales relacionadas a la memoria y aprendizaje se ven afectadas.

Seid y Junge (2016) realizaron un experimento con la hormiga *Camponotus floridanus* estudiando el impacto del aislamiento social sobre el desarrollo de estructuras cerebrales de asociación como son los CFs en organismos recién eclosionados de esta hormiga (Fig. 26 C y D); los CFs de una hormiga son particularmente importantes porque aumentan de tamaño y complejidad sináptica durante su desarrollo, desde la eclosión hasta la vida adulta, además de ser centros que se relacionan a la memoria y aprendizaje. Los autores observaron que tras ser aisladas durante 30 días las hormigas no presentaron cambio significativo en el volumen cerebral total (aisladas vs socializadas) (Fig. 26 A), pero sí se observó que el volumen de los CFs de hormigas aisladas no se desarrollaron normalmente en relación al volumen total del cerebro durante y después del aislamiento, en comparación de las criadas en grupos sociales (Fig. 26 B); así mismo se apreciaron diferencias de comportamiento en comparación con hormigas criadas en grupos sociales, como por ejemplo, falta de interacción y/o reconocimiento de su grupo social, esto se obtuvo mediante protocolo de agresión; la forma de reconocimiento social de estos insectos es química (olfativa; ver Fig. 21) donde cada colonia posee su huella de olor; al ser aisladas por tanto tiempo las hormigas “olvidan” el olor de su colonia, por lo tanto no interactúan con conespecíficos del mismo nido, pero tampoco agreden a hormigas de otras colonias (Fig. 26 E).

Este tipo de estudios indican que las interacciones sociales tienen efectos sustanciales en el comportamiento de estos insectos sociales (Robinson et al., 2008; Burrows et al., 2011; Knight, 2015), que son necesarias para el correcto desarrollo del aparato cognitivo (Pascual, 2001) y del comportamiento de los animales dentro de su grupo social (Medendorp et al., 2018).

Figura 26.

Efectos del aislamiento sobre el volumen cerebral de las hormigas.



Nota. La imagen muestra los efectos volumétricos que se producen en hormigas aisladas por 30 días. **A, B y E.** Color gris, grupo aislado; color negro, grupo social. **A.** Comparación del volumen cerebral total grupo aislado versus grupo social, no significativo. **B.** Comparación de volumen de CFs entre grupo aislado y social: Los CFs de aisladas mostraron menor volumen. **C.** Imagen confocal del cerebro de una hormiga obrera, tinción fluorescente (anaranjado) del neuropilo interior del cerebro. **D.** Reconstrucción tridimensional de los CFs en azul. **E.** Experimento conductual de agresión: hormigas aisladas no interactúan con compañeros de nido, ni agreden a organismos de otros nidos. Adaptado de: *Social isolation and brain development in the ant *Camponotus floridanus**, (p. 3-4), por Seid y Junge, 2016, *Sci Nat*.

DISCUSIÓN.

Las interacciones sociales son un tipo de influencia ambiental que juegan un papel crucial en el desarrollo de los animales y marcan comportamientos colectivos, así como sus habilidades de aprendizaje y adaptación (Koto et al., 2015; Seid y Junge, 2016).

Como hemos podido advertir a través de esta revisión, el aislamiento social (AS) es un tipo de contexto social que afecta considerablemente el desarrollo del aparato cognitivo de los animales y más aún cuando éste se prolonga en el tiempo (Cacioppo et al., 2006; Cacioppo, 2018; Radahmadi et al., 2014; Seid y Junge, 2016; Rodríguez-Quiroga et al., 2020; Labos et al., 2021; Bzdok y Dunbar, 2022; Hylín et al., 2022). Aunque si bien es cierto que en el quehacer de la investigación neuroquímica-fisiológica, neurobiológica, neuropsicológica e incluso en las ciencias cognitivas, vienen preferentemente de modelos animales como los roedores, primates no humanos y por supuesto humanos, hay que recalcar el hecho de que el comportamiento social se encuentran distribuido en todo al árbol filogenético (Escuarcia et al., 2020) y las hormigas destacan por su alta complejidad social (López-Riquelme, 2008).

Por tal razón, esta revisión se ha estructurado de tal forma que, en primer lugar se ha descrito la demostración de los efectos en la PF, funcionales y comportamentales en el cerebro del humano, animales e insectos sociales como las hormigas, expuestos a diferentes contextos de aislamiento social; para que en esta discusión se tenga la oportunidad de entrelazar la evidencia de posibles mecanismos compartidos en la funcionalidad de los cerebros sociales y su reacción a los cambios del entorno.

Áreas y funciones cerebrales afectados por el aislamiento social.

El cerebro de los animales sociales está adaptado a la interacción con otros individuos, pues un cerebro sin estímulos entra en estado de alarma y desencadena una serie de cambios como alteraciones estructurales en ciertas áreas cerebrales grises y blancas; estos subyacen a cambios conductuales como crisis de angustia, pánico, estrés, depresión y ansiedad y un sin fin de síntomas relacionados a estos (Cuadro 2) (Gigliotti, 2020). El aislamiento social es uno de los factores más estresantes que es capaz de ocasionar múltiples alteraciones sobre el aparato cognitivo, pudiendo desencadenar la muerte (Gilmartin et al., 2013).

Aislamiento social extremo.

Las áreas cerebrales afectadas por el AS son diversas y dependen del contexto de AS y de la duración de éste. En el Aislamiento Social Extremo (ASE) que incluye privación sensorial, en humanos y otros animales como ratas, ratones, primates no humanos y perros, se observa una constante en áreas importantes de integración multisensorial como la zona TPO y áreas relacionadas a la información visuoespacial, como la TPJ, HPC y corteza entorrinal, esto debido a una estimulación monótona o la falta total de ellos; así como una reducción de volumen de zonas relacionadas a la memoria y aprendizaje como el HPC, área pre-hipocampal (Fig. 7); y áreas límbicas asociadas al comportamiento social como: giro cingulado, estriado, tálamo medio dorsal, núcleo accumbens, hipotálamo y amígdala (Fig. 9).

Los defectos en el aprendizaje y la memoria ante contextos de aislamiento se relacionan a las concentraciones de BDNF, ya que este factor neurotrófico se ve involucrado en la neurogénesis de zonas como el HPC y por lo tanto en el proceso de potenciación a largo plazo (Kamal et al., 2014). Ratones criados en un nido comunal muestran cambios relevantes en la

función del cerebro y el comportamiento, incluidos altos niveles de BDNF y además, competencias sociales adultas elaboradas, en comparación con ratones separados de su madre y aislados en contenedores individuales (Brani, 2009). Muy posiblemente los deterioros en la atención (capacidad de concentración) memoria y aprendizaje observados en hombres y mujeres en Aislamiento solitario penitenciario (Shalev, 2008), tengan correlatos cerebrales neuroquímicos y microestructurales similares a los mencionados anteriormente.

El HPC es conocida por ser una región cerebral altamente plástica que es clave en la navegación espacial compleja, en conjunto con corteza entorrinal; estas regiones han probado ser sumamente sensibles a factores estresantes como los vuelos espaciales y su consecuente estimulación vestibular alterada, así como la hipercapnia; trastornos circadianos como el sueño-vigilia, aislamiento social, privación sensorial y confinamiento (Stahn y Kühn, 2021). Al parecer el HPC y las zonas TPO y TPJ han mostrado ser muy susceptibles al aislamiento social y la privación sensorial; según Neville y Bavelier (2002) la plasticidad de estructuras como el HPC y sus funciones, son sensibles a durante toda la vida y que en cambio las zonas temporales solo lo son en periodos muy limitados del desarrollo; sin embargo como hemos podido advertir esta revisión regiones temporales como TPO y TPJ conservan su susceptibilidad hasta en la vida adulta. Cabe señalar que todas estas estructuras cerebrales forman parte de la DMN (Fig. 5), que son circuitos neuronales que se han sugerido como áreas activadas en la cognición social y en la atribución de estados mentales de otros; se ha encontrado presente en primates no humanos y humanos, gatos, roedores, y Mamíferos marinos como las Orcas y delfines nariz de botella (Raichle, 2015; Fernandez, 2020). Por lo general estas regiones del cerebro son más activas cuando el individuo se encuentra en reposo (Raichle y Snyder, 2007), es en este momento en que el individuo puede evocar pensamientos y abstracciones, reflexiones y análisis

de los sucesos diarios; se sugiere que la red predeterminada realiza dos funciones sociales críticas durante el descanso: preparación social y consolidación social, por tal razón la DMN también se relaciona con procesos de la teoría de la mente (Mars et al., 2012; Meyer, 2019).

Algo bastante interesante a cerca de efectos estructurales provocados por el AS en los cerebros sociales, lo podemos observar en insectos sociales como las hormigas. Al igual que en mamíferos como los roedores, primates no humanos e incluso humanos, las hormigas tienen una complejidad social excepcional (Hölldobler y Wilson, 1990 y 1996; Jaffé, 2004; López-Riquelme, 2008; López-Riquelme y Ramón, 2010; Seid y Junge, 2016), puesto que los cerebros de algunas especies son tan especializados que incluso se encuentran estereotipados, es decir, un fenotipo cerebral específico para cada función o conducta (Fig. 21 y 22) (Stensmyr et al., 2012). Además exhiben conductas prosociales como el altruismo, sacrificando su propia reproducción por el bien de la colonia (López-Riquelme, 2008). De modo equivalente a lo que se ha descrito hasta ahora, el AS induce disminuciones en el volumen de áreas sensoriales de procesamiento primario como los LA y de procesamiento secundario como los CFs, estos últimos asociados a la memoria ya aprendizaje (Seid y Junge, 2016). Una hormiga necesita de la interacción constante para conservar la plantilla de olor de su colonia y poder reconocer al compañero de nido y así mismo discriminarlo del enemigo para poder defenderla, cuando ésta es aislada, el volumen de las estructuras mencionadas disminuye y por lo tanto, se exhiben conductas indiferentes (disminuye la agresión natural) ante hormigas de la misma especie, pero de otras colonias, así como, de hormigas de otras especies; es decir, se pierde o se “olvidan” las memorias de olor de la plantilla de la propia colonia (Boulay y Lenoir, 2001; López-Riquelme et al., 2006; López-Riquelme 2014).

Las hormigas al igual que los roedores, son animales sociales que dependen del “olfato” (percepción química) para obtener información de su entorno social. En estos organismos, los circuitos neuronales de los sistemas sensoriales se configuran a partir de la experiencia (del contacto con otros), de esta manera, van madurando y modificándose de acuerdo con su exposición a odorantes conocidos. Valle-Leija (2012) menciona que en los ratones, la exposición crónica a odorantes específicos y conocidos (como su camada) inducen en los bulbos olfatorios la formación de glomérulos supernumerarios, estos pueden aumentar de volumen pudiendo formar Macroglomerulos (específicos de olor), al igual que en los lóbulos antenales de las hormigas. Entonces, de la información anteriormente descrita, *se desprende el siguiente supuesto*: aunque el ser humano no se considere un ser que dependa totalmente de su olfato para conocer su entorno, es posible que, la privación sensorial olfativa que se experimenta durante el confinamiento extremo, como el ámbito penitenciario o en las expediciones espaciales, propicien modificaciones estructurales en los glomérulos sus bulbos olfatorios (similar a las hormigas y roedores) a tal punto, que se pierda o se olvide la “huella de olor humana”. Y por esta razón, después de un encierro extremo de larga duración, en primer lugar, le sea muy difícil reconocer olores conocidos como los de la propia familia o círculo social más íntimo. Y en segundo lugar, sea este el motivo de exhibir conductas violentas en contra de otros, perdiendo la capacidad de reconectarse con la sociedad.

Así que, podemos inferir que cuando un cerebro social es aislado, exhibe alteraciones estructurales similares no importando la especie.

Aislamiento social percibido.

La DMN también se observa fuertemente activa en contextos de ASP o mejor conocido como soledad (Zajner et al., 2021). La contingencia sanitaria por COVID-19 del pasado 2020, dio cuenta de que la soledad puede provocar efectos muy similares al AS directo (Fig. 9) (Cacioppo y Cacioppo, 2018), afectando la salud física y mental, el rendimiento cognitivo y disminuyendo la esperanza de vida (Spreng et al., 2020).

Además de alteraciones metabólicas través de la activación del HPA desencadenando menor control inmunológico, inflamatorio y salubridad del sueño; disminución en la neurogénesis del HPC con su neuroquímica subyacente y también una mayor aceleración en los mecanismos de la enfermedad de Alzheimer.

Lo que llama la atención es que en este tipo de aislamiento, contrario a lo observado anteriormente en ASE es que se reportan aumentos de volumen en estructuras de la red predeterminada (DMN) especialmente en el MPL, MTL, la TPJ y la PPC (Fig. 10) (Bzdok y Dunbar, 2022), así como en el Fórnix y el Núcleo accumbens, ya que el Fórnix es la principal vía de salida hacia el HPC (Zajner et al., 2021).

Este hecho muy posiblemente se deba a que el cerebro posea mecanismos adaptativos e inconscientes de autopreservación a corto plazo y que se desencadena cuando el individuo se siente solo o poco conectado con los demás (Cacioppo et al., 2014a). Es probable que la soledad se haya convertido en una señal aversiva como el hambre, la sed o el dolor, porque amenaza la vida, la salud y el legado genético de los miembros de muchas especies sociales; entonces, puede ser que la soledad haya evolucionado para impulsar a un organismo a cambiar su comportamiento, de tal manera que se protege al cerebro social motivando a una persona a

prestar mayor atención en buscar la conexión con otros (Cacioppo et al., 2014b). Hablando del dolor, existe también el dolor social, que es percepción del individuo de su exclusión o rechazo por parte de personas o grupos con los que desean relacionarse, lo que produce los mismos sentimientos de sufrimiento que el dolor físico, lo que indica que son mecanismos compartidos que activan las mismas vías neurales (Pérez et al., 2020). Quizá, por esta razón la Corteza Parietal Posteromedial (PPC) se activa ante la percepción de aislamiento, generando un comportamiento de hipervigilancia para enfocarse en la búsqueda constante de interacción social, como por ejemplo, con mascotas, personajes inanimados y en el caso del confinamiento en la pasada pandemia, conexión a través de dispositivos virtuales (Spreng et al., 2020). Puede ser que por este motivo estas regiones cerebrales aumentan de volumen en lugar de disminuir.

Estas conductas hiperactivas se observan también en hormigas. Koto y colaboradores (2015) reportan una mayor activación motora en hormigas en AS, sin embargo esta hiperactivación altera el rendimiento metabólico de estos insectos.

Aunque, puede parecer muy atrevido homologar comportamientos o habilidades cognitivas entre especies tan diferentes, *se plantea un segundo supuesto*: la hiperactivación motora ante un contexto de aislamiento puede ser un mecanismo adaptativo parecido al de la teoría de autopreservación del cuerpo social; es decir, al perder rastro de la firma de olor colonial, el cerebro de estos insectos entra en modo de alarma e hiperactividad en búsqueda de algún indicio social. Si esto fuera cierto, significaría que los cerebros sociales comparten mecanismos de cognición social similares que se han preservado a través del tiempo, no importando la especie; aunque sería necesario realizar estudios inmunohistoquímicos y conductuales en contextos de aislamiento social para comprobar dicha suposición.

Los primates no humanos han sido los únicos modelos animales, después del humano, en los que se ha investigado el aislamiento percibido de forma conductual, precisamente por la complejidad de su organización social (Llorente et al., 2015). Por un lado, por las evidencias de las similitudes estructurales y funcionales de la DMN con el humano (Kojima et al., 2009); sumado a esto, está el hecho de las similitudes conductuales en cuanto a las psicopatologías derivadas del aislamiento como el trastorno por estrés postraumático y la depresión. Por otro lado, debido a los indicios de la capacidad de “elegir” interactuar o no, ya sea, con su grupo jerárquico o con algún miembro en particular de este; este principio de preferencia o elección ha sido asociado con la percepción del aislamiento. (Capitanio et al., 2014). Lo anterior, se relaciona con lo mencionado por el mismo Capitanio et al (2014), sobre que una forma de entender el aislamiento percibido o soledad es el hecho de que un individuo puede tener la percepción de que las interacciones sociales que experimenta en ese momento pueden ser adecuadas o no serlo (de su preferencia). La organización social de los primates como los macacos o chimpancés es jerárquica y por lo tanto existe competencia por establecer la mayor cantidad de interacciones sociales (pareja/amigos), sin embargo, existen algunos que eligen no interactuar o con quien interactuar, este pequeño indicio de intención o elección podría relacionarse con la teoría de autopreservación social mencionada en los humanos confinados durante la contingencia por COVID-9, porque es posible que la conducta de preferencia social observada en estos primates, sea el mecanismo para sostener la necesidad del cerebro social de interacción social constante. Lo anterior brinda evidencia de que las experiencias sociales, así como la falta de ellas tienen un gran impacto para todos los organismos sociales (Brani, 2009).

Mecanismos neuroquímicos y fisiológicos.

La interacción social se encuentra mediada por sistemas de neuropéptidos que pueden trabajar como neurotransmisores u hormonas dependiendo del sitio de expresión y sus células blanco; la desconexión social que provoca el aislamiento altera la regulación de estos neuroquímicos repercutiendo en cambios conductuales o incluso fisiológicos (Cuadro 2) (Sun et al., 2014; Gulyaeva, 2022). La VSP y la OT son neuroquímicos que están fuertemente ligados a las conductas de apego (Escuarcia et al., 2020) y el cortisol es una hormona que se encuentra relacionada con el estrés moderado y crónico (Cacioppo et al., 2015; Quevedo, 2018).

El sistema límbico se encuentra “tapizado” de receptores que captan estos neuroquímicos y la densidad de ellos depende del contexto social (Quevedo, 2018); por ejemplo, hormonas como la progesterona son capaces de modular el BDNF en respuesta al estrés por AS, desencadenando una reacción, de retroalimentación positiva, a través de los ejes Hipotálamo-Pituitario-Adrenocortical (HPA) y Simpático Adrenal Medular (SAM) (Chapman et al., 2008), finalmente provocando discapacidades conductuales y síntomas como los revisados en el Cuadro 2; de igual manera, se generan alteraciones en el sistema inmune desarrollando susceptibilidad a bajas metabólicas ya que el cortisol, la E y la NE modulan la actividad inmunitaria y su proliferación celular, como sucede también con lo reportado en roedores (Quevedo, 2018); primates no humanos (Cacioppo et al., 2015); mamíferos marinos confinados, que pueden llegar incluso a la muerte (Spoon y Romano, 2012).

Por supuesto en las hormigas sucede algo similar (Boulay y Lenoir, 2001 y Koto et al., 2015); en los cerebros de estos insectos sociales también existen neuromoduladores metabólicos como la Dopamina (DA) y la Octopamina (OA) presentes en los procesos de

trofalaxis (alimentación de hormiga a hormiga). La trofalaxis y el aseo son comportamientos sociales típicos compartidos entre compañeros de nido, pero que además, refuerzan la actividad de los neuromoduladores para que la homeostasis energética sea óptima (Wada-Katsumata et al., 2011; Koto et al., 2015). Hormigas aisladas sufren disminución en los niveles de la OA, que se reestablecen un par de días después de la reconexión social y la trofalaxis (Wada-Katsumata et al.); sin embargo como hemos visto, en aislamientos prolongados en estos insectos pueden provocar modificaciones en los tejidos del buche y el intestino, causando mala absorción de nutrientes, reducción de la vida útil y finalmente la muerte (Koto et al., 2015).

Sobre la competencia social.

Los efectos estructurales sobre la cognición espacial, la memoria y el aprendizaje; así como los cambios metabólicos y conductuales (Cuadro 2), pueden persistir después de un largo confinamiento, hasta 7 meses en humanos (Shalev, 2008; Ombergen et al., 2018); un par de semanas en roedores (Brani, 2009), primates no humanos (Llorente et al., 2015), mamíferos marinos (Fernández, 2020), perros (Barrera, 2008) e incluso en insectos (Seid y Junge, 2016).

Las discapacidades conductuales que hemos observado que son compartidas en todos los modelos animales, incluido el humano; y se relacionan con la capacidad de reconexión social posterior al confinamiento (Shalev, 2008). Por ejemplo, en chimpancés con historias de maltrato o aislamiento, han desarrollado trastornos psicopatológicos parecidos a los de los seres humanos, como el trastorno por estrés postraumático, depresión mayor y dificultades de reintegración a la vida en grupo (Llorente et al., 2015). En humanos, las alteraciones conductuales más extremas se han observado después del aislamiento social solitario (ASS) experimentado en el encierro penitenciario de máxima seguridad, el cual se caracteriza por no

tener contacto humano, espacios reducidos, estímulos sensoriales monótonos (luces y/o sonidos) y un confinamiento muy prolongado (meses o años) (Fig. 8) (Shalev, 2008; Gilmatrin et al., 2013; Agarwal et al., 2019). Este tipo de encierro es capaz de desencadenar una hipersensibilidad hacia neuropéptidos y hormonas activadoras del HPA y el SMA, como la VSP, OT y el cortisol, que generan conductas agresivas relacionadas al estrés postraumático e incluso delirios, también, afectan gravemente la capacidad de reintegrarse al contexto social cuando estos individuos son puestos en libertad (Cacioppo et al., 2015; Agarwal et al., 2019; Brem et al., 2019), “Incapaces de volver a ganar el manejo social necesario para llevar adelante una vida *normal*, algunos continúan viviendo en relativo aislamiento social luego de su liberación. En este sentido, el aislamiento solitario opera contra uno de los principales propósitos de la privación de libertad, que es la rehabilitación de las personas que han sido condenadas penalmente y el facilitar su reintegración social” (Shalev. 2008, p.34). Incluso, se ha reportado que esta incapacidad de reconexión social en expresidarios puede ser irreversible.

Ahora bien, el tipo de aislamiento tiene que ver mucho en los efectos se experimenten a corto o largo plazo. En el confinamiento por COVID-19, niños y adolescentes exhibieron dificultades para reconectarse con su entorno escolar; también, desarrollaron ansiedad y depresión como consecuencia del largo encierro y de modo similar a los presos puestos en libertad, algunos siguieron mostrando conductas evitativas hacia la socialización por varios meses (Sánchez-Reyes, 2020).

En el caso de las hormigas, se puede apreciar un mecanismo similar de discapacidad a la reconexión social al perder la capacidad de reconocer a individuos de su mismo nido cuando están son aisladas por más de 20 días (Boulay y Lenoir, 2001; Seid y Junge, 2016); aunque que la reconexión social con sus compañeras puede recuperarse días después si el tiempo de

aislamiento no fue tan extenso, en casos contrarios, estos organismos mueren derivado de las consecuencias fisiológicas resultantes de la falta de interacción (Koto et al., 2015); o bien, mueren a causa de las conductas agresivas de sus compañeras (que ya no las reconocen) por perder la firma de olor de su colonia (observación personal, septiembre 2022).

Contramedidas en el aislamiento social.

La práctica del ejercicio físico, así como el enriquecimiento ambiental (juguetes, túneles, ruedas) en ratones, tras un estrés psicosocial como el aislamiento, han demostrado ser inductores de la liberación de una gran cantidad de sustancias, como interleucina (IL) 6, IL-3, IL-4, factor neurotrófico derivado del cerebro (BDNF), factor de crecimiento insulínico 1 (IGF-1) y factor de crecimiento vascular endotelial (VEGF), entre otras y que van a actuar en diferentes zonas del organismo y provocando una cascada de reacciones en diversos sistemas y órganos, como la neurogénesis y la prevención de patologías cardiovasculares, entre otras (Montero-Herrera, 2018).

Para mitigar los efectos adversos neuroconductuales ocasionados por el ASE prolongado, como las misiones espaciales, no han sido suficientes solo el ejercicio y la alimentación sana; se ha recomendado la utilización de tipos específicos de videojuegos y/o el ejercicio en bicicleta ergométrica combinada con estimulación sensorial visual, para potenciar la plasticidad cerebral aumentando las concentraciones de BDNF y mejorando o recuperando habilidades visuoespaciales; (Stahn y Kühn, 2021). Además, al igual que con los experimentos con los ratones, durante la pandemia del 2020, se recomendó enriquecer y diseñar el hábitat personal con iluminación y espacios adecuados, realidad virtual, jardinería y áreas verdes, entretenimiento, técnicas de cohesión social con quien comparta se espacio (si lo hubiera), etc.,

todo con el fin de no experimentar una estimulación sensorial monótona, prevenir la neurodegeneración y experimentar una sensación de bienestar (Montero-Herrera, 2018; Corredor, 2020; Terrazaz-Núñez, 2022).

CONCLUSIONES

En el presente trabajo, se han abordado las evidencias sobre el desarrollo del cerebro de organismos con alguna complejidad social en contextos de aislamiento social.

Lo que hemos podido recabar a través de esta revisión es que los cerebros sociales de animales como el humano, primates no humanos, roedores, mamíferos marinos y perros, al parecer comparten mecanismos estructurales y funcionales en los procesos de cognición social en la DMN, la cual se altera de modos similares ante condiciones de AS.

Algunas regiones cerebrales afectadas en común ya sea por aislamiento social extremo (ASE) (directo y solitario) o aislamiento percibido o soledad (ASP) son: las zonas Temporo-parieto-occipital (TPO), la Unión Temporoparietal (TPJ), el Hipocampo (HPC) y corteza entorrinal, relacionadas a la información visuoespacial; el HPC y área pre-hipocampal relacionados a la memoria y al aprendizaje; y áreas límbicas asociadas al comportamiento social como: giro cingulado, estriado, tálamo medio dorsal, núcleo accumbens (NAcc), hipotálamo y amígdala. Los efectos observados sobre estas estructuras se exhibieron como alteraciones en su volumen (disminuciones en la densidad dendrítica y/o receptores de membrana asociados a neuromoduladores) como resultado de las bajas concentraciones de Factor Neurotrófico Derivado del Cerebro (BDNF), limitando la potenciación a largo plazo y por lo tanto afectando la memoria, el aprendizaje y la cognición visuoespacial. Por otro lado, se ha podido corroborar que contrario a lo que se pensaba, las zonas TPO y TPJ, al igual que el HPC, son altamente plásticas durante toda la vida y no solamente en periodos críticos del desarrollo.

En lo que respecta a la soledad, corroboramos que trabaja a través de los mismos mecanismos que el ASE afectando de igual manera a las regiones arriba mencionadas; solo que

en este tipo de aislamiento se suman áreas como la Corteza Cingulada Posterior (PPC), el Fórnix y el Núcleo accumbens (NAcc). Esto posiblemente se debe a que los cerebros de algunas personas, al sentirse solas, entran en un estado de hipervigilancia (alerta) y enfocando su atención en buscar conexiones sociales en objetos, mascotas o personas a través de la virtualidad, lo que hace que aumente el volumen de todas las regiones mencionadas, contrario a lo sucedido en el AS directo. Y así como el hambre o el dolor físico, el dolor emocional experimentado por la soledad puede haber evolucionado como un mecanismo de autoprotección del cerebro social.

Otras vías capaces de modular las concentraciones de BDNF, son las que se desencadenan a través de los ejes Hipotálamo-Pituitario-Adrenocortical (HPA) y Simpático Adrenal Medular (SAM), provocando alteraciones conductuales como la ansiedad, depresión y un sinnúmero de síntomas examinados en el Cuadro 2; además, alterando el sistema inmune y el metabolismo a través de la irregularidad de moduladores químicos como la progesterona, el cortisol, la E, la NE, VSP y la OT.

Se introdujo a la hormiga como modelo animal más en esta investigación, debido a que, exhibe comportamientos sociales sumamente complejos, caracterizándose como un organismo eusocial y que además puede ser un modelo de excelencia para el estudio de las ciencias cognitivas. Se advirtió que cuando una hormiga se expone a ASE exhibe algunos efectos análogos a los vistos en los modelos mamíferos como, alteraciones en el volumen (disminuciones) de áreas cerebrales asociadas a la percepción, memoria y aprendizaje, como los Lóbulos antenales y los Cuerpos fungiformes, “olvidando” la firma de olor colonial e incapacitándolas para reconocer al compañero de nido o discriminar a un posible enemigo. También, existieron irregularidades en los niveles de neuromoduladores como la DA y la OA que

se relacionan a la regulación negativa de competencias sociales como la trofalaxis (conductas alimentarias) y el aseo, que propiciaron mala absorción de nutrientes, reducción de la vida útil. Esto podría deberse a que en los insectos sociales como las hormigas es de suma importancia en contacto físico constante, para conservar en su exoesqueleto la firma de olor colonial y seguir siendo consideradas parte de la colonia. Por otro lado, es posible que a través de la trofalaxis las hormigas se transmitan microorganismos que ayuden tanto a la asimilación de nutrientes, como a la homeostasis inmunitaria, reforzando tanto su estado de salud y longevidad. Así que, si el AS es de amplia duración las hormigas mueren por las bajas metabólicas o bien a causa de las agresiones de sus compañeras al no reconocerla como propia. A partir de lo anterior, se propone un primer supuesto sobre un paralelismo hacia la teoría de la autoprotección del cerebro social observada en humanos y primates no humanos en contextos de soledad, esto debido a que probablemente las conductas de hiperactivación motora mostradas por la hormiga cuando es aislada se realicen en busca de la huella de olor de su colonia y así poder reconectarse a la socialidad.

En cuanto a la competencia social, la discapacidad que más se observó en todos los modelos animales fue la reconexión social posterior a periodos de confinamiento largos, como los expresidiarios que experimentan dificultades de reintegración a la vida en sociedad; o los jóvenes y niños que exhibieron dificultades para reconectarse a su entorno escolar después del confinamiento por COVID-19. Estas discapacidades, pueden persistir por semanas o meses, según la duración del aislamiento.

Finalmente, de la información obtenida sobre los efectos del ASE sobre el desarrollo el cerebro en humanos, roedores y hormigas, se planteó otro supuesto: “Es posible que el aislamiento social extremo propicie modificaciones estructurales en los glomérulos sus bulbos

olfatorios (similar a las hormigas y roedores) a tal punto, que se pierda o se olvide la “huella de olor humana”. Y por esta razón, después de un encierro extremo de larga duración, al humano le sea muy difícil reconocer olores conocidos como los de la propia familia o círculo social más íntimo y exprese conductas violentas en contra de otros, perdiendo la capacidad de reconectarse con la sociedad.

Todo lo anterior nos lleva a pensar, que es posible que los cerebros sociales compartan mecanismos de desarrollo paralelos y que por este motivo, no importando tanto la especie, estemos observando similitudes de afectación fisiológica, estructural y funcional ante un contexto de aislamiento social.

REFERENCIAS

- Adamo, S. A. (2016). Do insects feel pain? A question at the intersection of animal behaviour, philosophy and robotics. *Animal Behaviour*. 118:75-79. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.05.005>.
- Agarwal, S. G., Esmaili, S., Fleischman, M., Schneider, J. S., Y Vallarta, L. (2019). Condiciones de confinamiento. In cárcel con cualquier otro nombre: informe sobre los centros de detención del sur de florida. *Southern Poverty Law Center*. 9-18. Recuperado de: <http://www.jstor.org/stable/resrep27201.5>
- Aguilar, R. F. (2003). Plasticidad cerebral. Parte 1. *Rev. Med. IMSS*. 41 (1): 55-64. Recuperado de: <https://www.medigraphic.com/pdfs/imss/im-2003/im031h.pdf>
- Allison, T., Puce, A., McCarthy, G., Allison, T., Puce, A., y McCarthy, G. (2000). Social perception from visual cues: role of the STS region. *Trends in Cognitive Sciences*. 4(7), 267–278. [https://doi.org/10.1016/S1364-6613\(00\)01501-1](https://doi.org/10.1016/S1364-6613(00)01501-1)
- Alonso, A., Merino, D., Cornejo, D.F., Figueroa, S.M.M.J., Jara, L.M. y Maldonado, V.T. (2022). *El aislamiento penitenciario prolongado: la ilegalidad del régimen especial en las cárceles Chilenas. Estudio de investigación del observatorio de violencia institucional en Chile*. Chile. OVIC. Recuperado de: Chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://www.ovic.cl/storage/app/uploads/public/62b/f23/b62/62bf23b622d08029963736.pdf
- Alonso, D.M.S. (1995). *Hipertension arterial inducida por privación social en ratas: implicación de los sistemas noradrenérgico y opioide centrales*. [Tesis doctoral]. Universidad Complutense de Madrid. España. Recuperado de: <https://eprints.ucm.es/id/eprint/4235/>
- Arruebarrena, A. V., y Sánchez C. A. (2020). La soledad y el aislamiento social en las personas mayores. *Studia Zamorensia*, ISSN 0214-736X, N.º. 19 (*Studia Zamorensia (Segunda Etapa)*), 2020, Págs. 15-32, 19(19):15–32. <https://doi.org/10.1136/bmjopen-2015-010799>

- Ausín, B., González-Sanguino, C., Castellanos, M. A. y Muñoz, M. (2021). Estudio longitudinal de la percepción de soledad durante el confinamiento derivado de la COVID-19 en una muestra de población española [Longitudinal Study on Perception of Loneliness during Confinement derived from COVID-19 in a Spanish Population Sample]. *Acción Psicológica*, 18(1), 165–178. <https://doi.org/10.5944/ap.18.1.28845>
- Barrera, G., Jakovcevic, A. y Bentosela, M. (2008). Calidad de vida en perros alojados en refugios: intervenciones para mejorar su bienestar. *Suma Psicológica*. 15 (2), 337-354. Recuperado de: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=134212610004>
- Becerra, S. C. M. (2022). *Evaluación del grado de Bienestar Animal a causa de la Covid 19 en perros domésticos (Canis lupus familiaris) en la Parroquia la Asunción Provincia Bolívar*. [Tesis de maestría]. Universidad Técnica De Cotopaxi. Ecuador. Recuperado de: <http://repositorio.utc.edu.ec/handle/27000/8958>
- Beldade, P., Mateus, A. R. y Keller, R. A. (2011). Evolution and molecular mechanisms of adaptive developmental plasticity. *Molecular Ecology*. 20:1347–1363. doi: 10.1111/j.1365-294X.2011.05016.x
- Boulay, R. y Lenoir, A. (2001). Social isolation of mature workers affects nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. *Behavioural Processes*. 55 (2): 67-73. [https://doi.org/10.1016/S0376-6357\(01\)00163-2](https://doi.org/10.1016/S0376-6357(01)00163-2)
- Brani, I. (2009). The mouse communal nest: Investigating the epigenetic influences of the early social environment on brain and behavior development. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 33(4): 551-559. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2008.03.011> Get rights and content
- Brem, C., Lutz, J., Vollmar, C., Feuerecker, M., Strewé, C., Nichiporuk, I., Vassilieva, G., Schelling, G., & Choukér, A. (2020). Changes of brain DTI in healthy human subjects after 520 days isolation and confinement on a simulated mission to Mars. *Life Sciences in Space Research*. 24:83–90. <https://doi.org/10.1016/J.LSSR.2019.09.004>

- Burrows, M., Rogers, S. M. y Ott, S. R. (2011). Epigenetic remodelling of brain, body, and behaviour during phase change in locusts. *Neural Systems & Circuits*. 11(1):1-9. <http://www.neuralsystemsandcircuits.com/content/1/1/11>
- Bzdok, D., y Dunbar, R. I. M. (2022). Social isolation and the brain in the pandemic era. *Nature human behaviour*. 6(10): 1333–1343. <https://doi.org/10.1038/s41562-022-01453-0>
- Cacioppo, J. T., Cacioppo, S., Cole, S. W., Capitanio, J. P., Goossens, L., y Boomsma, D. I. (2015). Loneliness Across Phylogeny and a Call for Comparative Studies and Animal Models. *Perspectives on Psychological Science: A Journal of the Association for Psychological Science*. 10(2):202. <https://doi.org/10.1177/1745691614564876>
- Cacioppo, J. T., y Cacioppo, S. (2018). The growing problem of loneliness. *The Lancet*. 391(10119):426. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(18\)30142-9](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(18)30142-9)
- Cacioppo, J. T., y Hawkley, L. C. (2009). Perceived social isolation and cognition. *Trends in Cognitive Sciences*. 13(10):447–454. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2009.06.005>
- Cacioppo, J.T., Cacioppo, S. y Boomsma, D.I. (2014b). Evolutionary mechanisms for loneliness. *Cogn Emot*. 28(1):3-21. doi: 10.1080/02699931.2013.837379. Recuperado de: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3855545/>
- Cacioppo, J.T., Hawkley, L.C., Ernst, J.M., Burleson, M., Berntson, G.G., Nouriani, B. y Spiegel, D. (2006). Loneliness within a nomological net: An evolutionary perspective. *Journal of Research in Personality*. 40:1054–1085. <https://doi.org/10.1016/j.jrp.2005.11.007>
- Cacioppo, S., Capitanio, J.P. y Cacioppo, J.T. (2014a). Toward a neurology of loneliness. *Psychol Bull*. 140(6):1464-504. doi: 10.1037/a0037618.
- Capitanio, J. P., Hawkley, L. C., Cole, S. W., y Cacioppo, J. T. (2014). A behavioral taxonomy of loneliness in humans and rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *PloS one*, 9(10), e110307. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110307>
- Carranza, J. (ed.) (2010). *ETOLOGÍA. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. España. Universidad de Extremadura.

- Carrera, S. Y. (2018). *Efecto de la crianza bajo restricción sensorial sobre medidas de aprendizaje, memoria y locomoción en el modelo Drosophila melanogaster*. [Tesis de licenciatura]. Universidad Icesi, Instituto Colombiano de Estudios Superiores de Incolda. Colombia. Recuperado de: https://repository.icesi.edu.co/biblioteca_digital/bitstream/10906/84537/1/TG02214.pdf
- Chapman, C. R., Tuckett, R. P., y Song, C. W. (2008). Pain and stress in a systems perspective: reciprocal neural, endocrine, and immune interactions. *The journal of pain*, 9(2), 122–145. <https://doi.org/10.1016/j.jpain.2007.09.006>
- Child, S. T., y Lawton, L. (2019). Loneliness and social isolation among young and late middle-age adults: Associations with personal networks and social participation. *Aging & mental Health*. 23(2):196–204. <https://doi.org/10.1080/13607863.2017.1399345>
- Ciruela, M. S. (2008). La sabiduría de la naturaleza. *Ciencia Cognitiva: revista electrónica de divulgación*. 2:3, 81-83. Disponible en: <http://www.cienciacognitiva.org/?p=45#more-45>
- Coria, P. (2022). *Aislando a los excluidos: reinterpretación (y actualización) del artículo 30 del III Convenio de Ginebra sobre el uso del régimen del aislamiento solitario en personas privadas de libertad con discapacidad mental como una medida arbitraria privativa de libertad*. [Tesis de licenciatura]. Pontificia Universidad Católica Del Perú, PUCP. Perú. Recuperado de: <http://hdl.handle.net/20.500.12404/22211>
- Corral, I. A., Pardo de León, P., Brioso, D. A., Camedo, L. N., García, M. J. A. y Gutiérrez, M. F. (2012). *Psicología evolutiva 1. Vol. 1 Introducción al desarrollo*. Madrid, España. Universidad Nacional de Educación a Distancia.
- Corzo-Salazar, C. (2019). Problemática contemporánea de la soledad. *Con-Ciencia Boletín Científico De La Escuela Preparatoria* 3,6(11):53-62. Recuperado de: <https://repository.uaeh.edu.mx/revistas/index.php/prepa3/article/view/3627>

- Cuchara, T. R. y Romano, T. A. (2012). Neuroimmunological response of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) to translocation and a novel social environment. *Brain, Behavior, and Immunity*. 26(1):122-131. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2011.08.003>
- Delgado-Coello, B. A. (2011). ¿Qué es la epigenética?. *Ciencia-Academia Mexicana de las Ciencias*. 62(1):73-82. Recuperado de: <https://biblat.unam.mx/pt/revista/ciencia-academia-mexicana-de-ciencias/articulo/que-es-la-epigenetica>
- Dorigo, M., Birattari, M. y Stützle, T. (2004) Ant Colony Optimization. *IEEE Computational Intelligence Magazine*. 1 (4): 28-39. DOI: 10.1109 / MCI.2006.329691
- Eisenberg, N., y Harris, J. D. (2019). Social Competence: A Developmental Perspective. *School Psychology Review*. 13(3):267–277. <https://doi.org/10.1080/02796015.1984.12085105>
- Escuarcia, V, Figueroa, S, Garay, M y Sosa, F. (2020.). *Aislamiento social y su efecto sobre nonapéptidos hipotalámicos*. [Monografía de pregrado]. Universidad de la República. Uruguay. <https://hdl.handle.net/20.500.12008/33734>
- Franco, D. L. y Ceriani, M. F. (2017). *Drosophila melanogaster*, un versátil organismo modelo. *Ciencia hoy*. 27(157):13-17. Recuperado de: <https://cienciahoy.org.ar/drosophila-melanogaster-un-versatil-organismo-modelo/>
- Gan, J. O., Bowline, E., FS Lourenço, F.S. y Pickel, V. M. (2014). El aislamiento social de los adolescentes aumenta la densidad plasmalema de las subunidades NMDA NR1 en las espinas dendríticas de las neuronas principales en la amígdala basolateral de ratones adultos. *Neurociencia*. 258: 174-183. <https://doi.org/10.1016/j.neurociencia.2013.11.003>
- García, B. (2022). El aislamiento en su complejidad. Las sectorizaciones como un recurso singular en la producción del orden carcelario. *Revista digital del Centro de Estudios de Ejecución Penal*. 1(1):79-97. Recuperado de: <http://www.derecho.uba.ar/publicaciones/revista-ceep/revista-prisiones-N1-V1.php>
- Gigliotti, J. J. (2020). Cerebro Aislado en Estado de Alarma. *Revista Tecnológica-Educativa Docentes 2.0*. 8(2):16–20. <https://doi.org/10.37843/RTED.V8I2.146>

- Gilbert, S. F. (2003). *Biología de desarrollo*. Massachusetts, USA. Panamericana.
- Gilmartin, H. M., Grotta, P. G., y Sousa, K. (2013). Isolation: A Concept Analysis. *Nursing Forum*. 48(1):54–60. <https://doi.org/10.1111/NUF.12001>
- Glastad, K. M., Graham, R. J., Ju, L., Roessler, J., Brady, C. M. y Berger, (2020). Epigenetic Regulator CoREST Controls Social Behavior in Ants. *Molecular Cell*. 77:1–14. <https://doi.org/10.1016/j.molcel.2019.10.012>
- Grassian, S. (2006) Psychiatric Effects of Solitary Confinement, *Journal of Law and Policy*, Vol.22:325-383. Recuperado de: <https://journals.library.wustl.edu/lawpolicy/article/id/843/>
- Greenberg, J. K., Xia, J., Zhou, X., Thatcher, S. R., Gu, X., SA Ament, S. A., Newman, T. C., Green, P. J., Zhang, W., Robinson, G. E. y Ben-Shahar (2012). Behavioral plasticity in honeybees is associated with differences in brain microRNA transcriptome. *Genes, Brain and Behavior*. 11: 660–670. [Doi: 10.1111/j.1601-183X.2012.00782.x](https://doi.org/10.1111/j.1601-183X.2012.00782.x)
- Grosso, J. P. (2018). *El rol de las experiencias tempranas sobre la plasticidad del sistema olfatorio en la abeja Apis mellifera: una aproximación fisiológica, morfológica y comportamental*. [Tesis de doctorado, Universidad de Buenos Aires]. Repositorio institucional. Recuperado de: http://repositorioubi.sisbi.uba.ar/gsdli/cgi-bin/library.cgi?e=q-10000-00---off-0aextesis--00-2----0-10-0---0---0direct-10--SU--4---0-11--10-es-Zz-1---20-about-APIS+MELLIFERA--00-3-1-00-00--4---0-0-01-00-OutfZz-8-00&a=d&c=aextesis&srp=0&srn=0&cl=search&d=tesis_n6281_Grosso_oai
- Gulyaeva, N. V. (2022). Multi-Level Plasticity-Pathology Continuum of the Nervous System: Functional Aspects. *Neurochemical Journal*, 2022, Vol. 16, No. 4, pp. 424–428. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/366994268_Multi-Level_Plasticity-Pathology_Continuum_of_the_Nervous_System_Functional_Aspects.
- Hartley, T., Lever, C., Burgess, N., O'Keefe, J. (2014). Space in the brain: how the hippocampal formation supports spatial cognition. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 369:20120510. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0510>
- Hölldobler, B. y Wilson, E. (1990). *The Ants*. Springer-Verlag.

- Hölldobler, B. y Wilson, E. (1996). *Viaje a las Hormigas. Una historia de exploración científica*. Grijalbo Mondadori.
- Huang, Z. Y., Robinson, G. (1996). Regulación de la división del trabajo de las abejas melíferas según la demografía de la edad de la colonia. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39:147-158. <https://doi.org/10.1007/s002650050276>
- Hylín, M. J., W. Watanasriyakulb, T. W., Hite, N., McNeal, N. y Grippo, A. J. (2022). Cambios morfológicos en la amígdala basolateral y alteraciones del comportamiento asociadas al aislamiento social. *Investigación del comportamiento del cerebro.* 416: 113572. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2021.113572>
- Jaffé, C. K. (2004). El mundo de las Hormigas. EQUINOCCIO.
- Jaisson, P. (2000). *La hormiga y el sociobiólogo*. Fondo de Cultura Económica.
- Jakovcevic, A., Irrazábal, M. y Bentosela, M. (2011). Cognición social en animales y humanos: ¿es posible establecer un Continuo?. *Suma Psicológica.* 18 (1), 35-46. Recuperado de: http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0121-43812011000100004&lng=en&tlng=es.
- Kamal, A., Ramakers, G.M.J., Altinbilek, B. y Kas, M.J.H. (2014) Social isolation stress reduces hippocampal long-term potentiation: effect of animal strain and involvement of glucocorticoid receptors. *Neuroscience.* 256:262–270. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2013.0.016>
- Kandel E.R., Schwartz J.H. y Jessell T.M. (2001). *Principios de Neurociencia*. Madrid, España. McGraw-Hill/Interamericana.
- Kelber, C., Rössler, W., & Kleineidam, C. J. (2010). Phenotypic plasticity in number of glomeruli and sensory innervation of the antennal lobe in leaf-cutting ant workers (*A. vollenweideri*). *Developmental Neurobiology,* 70(4), 222–234. <https://doi.org/10.1002/dneu.20782>
- Knight, K. (2015). A comparative perspective on epigenetics. *Journal of Experimental Biology.* 218(1): 1-5. Doi:10.1242/jeb.118075

- Knudsen, E. I. (2004). Sensitive Periods in the Development of the Brain and Behavior. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 16:8, pp. 1412–1425. Doi: 10.1162/0898929042304796
- Kojima T., Onoe H., Hikosaka K., Tsutsui K., Tsukada H., Watanabe M. (2009). Default mode of brain activity demonstrated by positron emission tomography imaging in awake monkeys: higher rest-related than working memory-related activity in medial cortical areas. *J. Neurosci.* 29, 14463–14471 10.1523/JNEUROSCI.1786-09.2009
- Koscinczuk, P.. (2017). Domesticación, bienestar y relación entre el perro y los seres humanos. *Revista veterinaria*, 28(1), 78-87. Recuperado en 08 de abril de 2023, de http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1669-68402017000100015&lng=es&tlng=en.
- Koto, A., Mersch, D., Hollis, B., & Keller, L. (2015). Social isolation causes mortality by disrupting energy homeostasis in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(4), 583–591. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1869-6>
- Krendl, A. C., y Betzel, R. F. (2022). Social cognitive network neuroscience. *Social cognitive and affective neuroscience*, 17(5), 510–529. <https://doi.org/10.1093/scan/nsac020>
- Labos, E., Zabala, K., Renato, A., Trojanowski, S., Del Rio, M., Fustinoni, O. y Vázquez, N. (2021). Restricción cognitiva durante la cuarentena por COVID-19. *Medicina (Buenos Aires)*. 81(5):722-734. Recuperado de: http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0025-76802021000500722&lng=es&tlng=es
- Lerma, P. R., Castaño, K. J., Avila, M. y Constanza Pedreros E. A. C. (2022). Efectos del uso de las pantallas en la conducta durante el confinamiento de la COVID- 19. A propósito de un caso. *La investigación como eje principal en la sociedad*. 35-38. Recuperado de: chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://fundacionlasirc.org/images/cap_libro/RED_LASIRC_LIBRO_10.pdf
- Lima, N.R.W.L., Sodr e, G.A., Lima, H.R.R., Paiva, S.R., Lob o, A.Q. y Coutinho, A.J. (2017) Plasticidade fenot pica. *Rev. Ci ncia Elem.* 5(02):017. doi.org/10.24927/rce2017.017

- Llorente, M., Riba, D., Ballesta, S., Feliu, O. y Rostán, F. (2015). Rehabilitation and socialization of chimpanzees (*Pan troglodytes*) used for entertainment and as pets: An 8-year study at Fundación Mona. *International Journal of Primatology*. DOI 10.1007/s10764015-9842-4. <http://hdl.handle.net/10256/19682>
- López-Riquelme, G. O. (2008). *Hormigas como sistemas modelo para el comportamiento complejo: Bases neurobiológicas de la comunicación química y la división del trabajo en las hormigas*. [Tesis doctoral]. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- López-Riquelme, G. O. y Ramón, F. (2010). El mundo feliz de las hormigas. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*. 13(1):35-48.
- López-Riquelme, G.O., Gómez-Gómez, Y.M., y Solís-Chagoyán, H. (2022). Cognición social: del antropocentrismo a la cognición social comparada. *Revista ConCiencia EPG,7* (Edición Especial), 176-210. Recuperado de: <https://doi.org/10.32654/ConCienciaEPG/Eds.especial-8>
- Mager, J. y M. S. Bartolomei (2005). Strategies for dissecting epigenetic mechanisms in the mouse. *Nature genetics*. 37:1194-1200. <https://doi.org/10.1038/ng1664>
- Mars, R. B., Neubert, F. X., Noonan, M. P., Sallet, J., Toni, I., y Rushworth, M. F. (2012). On the relationship between the "default mode network" and the "social brain". *Frontiers in human Neuroscience*. 6: 189. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00189>
- Martínez, R. R. I. (2009). *Efectos del aislamiento social sobre la morfología neuronal de la Corteza Prefrontal, Núcleo Accumbens e Hipocampo en etapas críticas del desarrollo e la rata Sprague Dawley*. [Tesis de maestría]. Instituto Politécnico Nacional, México. Recuperado de: <https://tesis.ipn.mx/bitstream/handle/123456789/9084/26.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Matsushiro, M., Kurono, H., Yamamoto, K. y Kooriyama, T. (2020). Cortisol changes in bottlenose dolphins in the dolphin interactive program. *Japanese Journal of Veterinary Research*. 69(2): 99-108. <http://hdl.handle.net/2115/81814>

- Mcphee, J.C. y Charles, J.B. (2009) Human health and performance risks of space exploration missions (SP-2009-3405). Human Research Program, National Aeronautics and Space Administration, Lyndon B. Johnson Space Center. <https://humanresearchroadmap.nasa.gov/evidence/reports/EvidenceBook.pdf>
- Medendorp, W. E., Petersen, E. D., Pal, A., Wagner, L. M., Myers, A. R., Hochgeschwender, U., & Jenrow, K. A. (2018). Altered behavior in mice socially isolated during adolescence corresponds with immature dendritic spine morphology and impaired plasticity in the prefrontal cortex. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 12, 87. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00087>
- Merrit, J.R. (2018). Evolution of Behavior: Genotype to Phenotype. *Elsevier. Encyclopedia of Animal Behavior*. 2:1-9. Doi:10.1016/B978-0-12-809633-8.90785-4
- Mignini, F., Streccioni, V., y Amenta, F. (2003). Autonomic innervation of immune organs and neuroimmune modulation. *Autonomic & autacoid pharmacology*. 23(1), 1–25. <https://doi.org/10.1046/j.1474-8673.2003.00280.x>
- Miklósi, Á. (2007). *Dog Behaviour, Evolution and Cognition*. Oxford University Press, USA. https://books.google.com.mx/books?hl=en&lr=&id=L3CWBQAAQBAJ&oi=fnd&pg=P1&ots=ET1Zu9rDrF&sig=V6SGOIBifEI9SEQzJbb-svtlHdM&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false [Consultado: 07 de abril del 2023].
- Miklósi, A., Topál, J. y Csányi, V. (2004). Comparative social cognition: What can dogs teach us? *Animal Behaviour*, 67, 995-1004. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.04.005>
- Miklósi, Á., y Topál, J. (2013). What does it take to become “best friends”? Evolutionary changes in canine social competence. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(6), 287–294. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.04.005>
- Montero-Herrera, B. (2018). Evidencia proveniente de estudios en modelos animales acerca de los efectos del ejercicio y el enriquecimiento ambiental sobre la neurogénesis en el adulto. *Rev Mex Neuroci*. 19(6):53-69. DOI: 10.24875/RMN.M18000016. Recuperado de: chrome-

extension://efaidnbmnnnibpcajpcgclefindmkaj/https://www.medigraphic.com/pdfs/re
vmexneu/rmn-2018/rmn186g.pdf

Montero-Herrera, B. (2019). Evidencia proveniente de estudios en modelos animales acerca de los efectos del ejercicio y el enriquecimiento ambiental sobre la neurogénesis en el adulto. *Revista Mexicana de Neurociencia*, 19(6), 53–69.
<https://doi.org/10.24875/RMN.M18000016>

Morales, B., Rozas, C., Pancetti, F. y Kirkwood, A. (2003). Critical period of cortical plasticity. *REV NEUROL.* 37 (8): 739-74. Recuperado de:
https://www.researchgate.net/publication/9029433_Critical_period_of_cortical_plasticity

Naranjo, M. A. (2006). Evolución de la competencia social. *Perspectivas en Psicología*. 2(1): 159-175. Recuperado de:
http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1794-99982006000100012

Neville H, Bavelier D. (2002). Human brain plasticity: evidence from sensory deprivation and altered language experience. *Prog Brain Res.* 138:177-88. doi: 10.1016/S0079-6123(02)38078-6. Recuperado de: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12432770/>

Nin, M. S., Martínez, L. A., Pibiri, F., Nelson, M., y Pinna, G. (2011). Neurosteroids reduce social isolation-induced behavioral deficits: a proposed link with neurosteroid-mediated upregulation of BDNF expression. *Frontiers in endocrinology*, 2, 73.
<https://doi.org/10.3389/fendo.2011.00073>

Niven, J. E. (2019). Evolution of the nervous system in relation to behavior. In *Encyclopedia of Animal Behavior* (pp. 33–40). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.90041-4>

Noble, D. (2015). Conrad Waddington y el origen de la epigenética. *J Exp Biol.* 218 (6): 816–818. Doi: <https://doi.org/10.1242/jeb.120071>

Noda, K., Akiyoshi, H., Aoki, M., Shimada, T., y Ohashi, F. (2007). Relationship between transportation stress and polymorphonuclear cell functions of bottlenose dolphins,

- Tursiops truncatus. *The Journal of veterinary medical science*. 69(4): 379–383.
<https://doi.org/10.1292/jyms.69.379>
- Núñez-Farfán, J., Careaga, S.A., Fornoni, J., Ruiz-Montoya, L. y Valverde, P. L. (2003). La evolución de la plasticidad fenotípica. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*. 6(1):16-24. Recuperado de: <https://www.researchgate.net/publication/235948835>
- Ombergen, V. A., Jillings, S., Jeurissen, B., Tomilovskaya, E., Rühl, R. M., Rumshiskaya, A., Nosikova, I., Litvinova, L., Annen, J., Pechenkova, E. V., Kozlovskaya, I. B., Sunaert, S., Parizel, P. M., Sinitsyn, V., Laureys, S., Sijbers, J., Zu Eulenburg, P., y Wuyts, F. L. (2018). Brain Tissue-Volume Changes in Cosmonauts. *The New England journal of medicine*, 379(17), 1678–1680. <https://doi.org/10.1056/NEJMc1809011>
- Orpinas, P. (2010). Social Competence. *The Corsini Encyclopedia of Psychology*, 1–2. <https://doi.org/10.1002/9780470479216.CORPSY0887>
- Ortiz, A. T. (2009). *Neurociencia y educación*. Madrid, España: Alianza Editorial.
- Padevilla, L. G. (2022). Efectos del confinamiento en el hogar por la pandemia COVID-19 sobre las rutinas diarias, el sueño y el estrés en familias del área metropolitana de Buenos Aires. *Revista Argentina de Terapia Ocupacional*. 8(2):28-35. Recuperado de: <chrome-extension://efaidnbnmnnibpcajpcglclefindmkaj/https://www.terapia-ocupacional.org.ar/revista/RATO/2022dic-art4.pdf>
- Panchanathan. K. y Frankenhuis, WE. (2016). The evolution of sensitive periods in a model of incremental development. *Proc. R. Soc. B*. 283: 20152439. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2439>
- Pascual, R. (2001). Deterioro cerebeloso inducido por aislamiento social temprano: estudio morfológico e inmunocitoquímico. *Revista chilena de neuro-psiquiatría*. 39(1), 57-68. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-92272001000100019>
- Pascual-Castroviejo, I. (1996). Plasticidad cerebral. *REV. NEUROL*. 24(135):1361-1366. Recuperado de: <https://www.medigraphic.com/pdfs/imss/im-2003/im031h.pdf>

- Peaston, A. E. y Whitelaw, E. (2006). Epigenética y variación fenotípica en mamíferos. *Mamm Genome*. 17, 365–374. <https://doi.org/10.1007/s00335-005-0180-2>
- Pinna, G., Agis-Balboa, R. C., Pibiri, F., Nelson, M., Guidotti, A., y Costa, E. (2008). Neurosteroid biosynthesis regulates sexually dimorphic fear and aggressive behavior in mice. *Neurochemical research*, 33(10), 1990–2007. <https://doi.org/10.1007/s11064-008-9718-5>
- Quintero, M. L. (2014). *Neuropsicología de la conducta violenta: una revisión bibliográfica*. [Tesis de licenciatura]. Universidad del Valle. Recuperado de: <https://bibliotecadigital.univalle.edu.co/handle/10893/17388>
- Raichle, M. E., y Snyder, A. Z. (2007). A default mode of brain function: a brief history of an evolving idea. *NeuroImage*, 37(4), 1083–1099. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.02.041>
- Rajakumar, R., Koch, S., Couture, M., Favé, M. J., Lillico-Ouachour, A., Chen, T., De Blasis, G., Rajakumar, A., Ouellette, D. y Abouheif, E. (2018). Social regulation of a rudimentary organ generates complex worker-caste systems in ants. Springer Nature Limited. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0613-1>
- Redolar, R. D. (2013). *Neurociencia cognitiva*. Madrid, España: PANAMERICANA.
- Ríos, M. M. R. I. (2012). *Efectos del aislamiento social sobre la morfología neuronal de corteza prefrontal, núcleo accumbens e hipocampo en etapas críticas del desarrollo en la rata Sprague Dawley*. [Tesis de maestría]. Instituto Politécnico Nacional. México. <http://tesis.ipn.mx/handle/123456789/9084>
- Rivas, A. J. (2017). De la sanción de aislamiento en el ámbito penitenciario. *Revista Electrónica de Investigación y Asesoría Jurídica – REDIAJ. Instituto de Estudios Constitucionales. Caracas*. (10):799-827 Recuperado de: <http://www.estudiosconstitucionales.com/REDIAJ/799-827.pdf>
- Robinson, G. E., Fernald, R. D., & Clayton, D. F. (2008). Genes and social behavior. *Science*. 322 (5903):896–900. <https://doi.org/10.1126/science.1159277>

- Rodríguez-Quiroga, A., Buiza, C., Mon, M.A.Á. y Quintero, J. (2020). Update on COVID-19 and mental health. *Medicine*. 13(23):1285-1296. DOI: 10.1016/j.med.2020.12.010. PMID: 33519028; PMCID: PMC7836941.
- Rogers, S. (2013). Nervous system. (p. 644, 649). En: Chapman, R. F. S. J. Simpson y Douglas A. E. (eds). *The Insects: Structure and Function*. Cambridge, New York, USA. Cambridge University Press.
- Rosero, B. A. D y Ortega, E. G. E. (2022). Hábitos de sueño en el confinamiento por Covid-19 en una muestra de niños colombianos. *Psicología y salud*. 32(1):125-135. <https://doi.org/10.25009/pys.v32i1.2719>
- Ruiz, P. S. (2014.). *Plasticidad circadiana de las terminales sinápticas motoras en Drosophila melanogaster*. [Tesis de doctorado]. Universidad de la República. Uruguay. Disponible en: <https://hdl.handle.net/20.500.12008/6899>
- Sallet, J., Mars, R. B., Noonan, M. P., Andersson, J. L., O'Reilly, J. X., Jbabdi, S., Crosson, P. L., Jenkinson, M., Miller, K. L., y Rushworth, M. F. (2011). Social network size affects neural circuits in macaques. *Science (New York, N.Y.)*, 334(6056), 697–700. <https://doi.org/10.1126/science.1210027>
- Schultner, E., y Pulliainen, U. (2020). Brood recognition and discrimination in ants. *In Insectes Sociaux. Springer*. 67(1):11–34. <https://doi.org/10.1007/s00040-019-00747-3>
- Seid, M.A., Junge, E. (2016). Social isolation and brain development in the ant *Camponotus floridanus*. *Sci Nat* **103**, 42. <https://doi.org/10.1007/s00114-016-1364-1>
- Shalev, S. (2008). *Libro de referencia sobre aislamiento solitario*. Oxford, UK. Centre for Criminology. Disponible en: <https://www.prisonlegalnews.org/news/publications/libro-de-referencia-sobre-aislamiento-solitario-sharon-shalev-2008/>
- Shapiro, L. E., e Insel, T. R. (1990). Infant's response to social separation reflects adult differences in affiliative behavior: a comparative developmental study in prairie and montane voles. *Developmental psychobiology*, 23(5), 375–393. <https://doi.org/10.1002/dev.420230502>

- Sierra, C.A.. (2019). Indicadores de bienestar en bovinos del trópico: una visión desde el estrés y el eje hipotalámico-pituitario-adrenal. *Revista veterinaria*, 30(2), 101-114. <https://dx.doi.org/10.30972/vet.3024143>
- Slack, J. (2006). *Essential developmental biology*. USA. Blackwell Publishing.
- Snyder-Mackler, N., Burger, J.R., Gaydosh, L., Daniel W. Belsky, D. W., Noppert, G. A., Campos, F. A., Bartolomucci, A., Yang, Y. C., Aiello, A. E., O'rand, A., Harris, K. M., Shively, C. A., Alberts, S. C. y Tung, A. J. (2020). Social determinants of health and survival in humans and other animals. *Science*. 368(6493). Disponible en: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aax9553>
- Sota, V. A., Maldonado L. M., Ytuza, C. M., Cornejo, T. M. del C. y Cusirramos C. Y. (2021). Uso excesivo del celular, calidad de sueño y soledad en jóvenes de la ciudad de Arequipa. *Revista De Psicología*. 11(1):207–223. <https://doi.org/10.36901/psicologia.v11i1.1368>
- Spoon, T. R., y Romano, T. A. (2012). Neuroimmunological response of beluga whales (*Delphinapterus leucas*) to translocation and a novel social environment. *Brain, behavior, and immunity*. 26(1):122–131. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2011.08.003>
- Spreng, R. N., Dimas, E., Mwilambwe-Tshilobo, L., Dagher, A., Koellinger, P., Nave, G., Ong, A., Kernbach, J. M., Wiecki, T. v., Ge, T., Li, Y., Holmes, A. J., Yeo, B. T. T., Turner, G. R., Dunbar, R. I. M., y Bzdok, D. (2020). The default network of the human brain is associated with perceived social isolation. *Nature Communications*. 11(1). <https://doi.org/10.1038/S41467-020-20039-W>
- Stahn, A. C., y Kühn, S. (2021). Brains in space: the importance of understanding the impact of long-duration spaceflight on spatial cognition and its neural circuitry. *Cognitive Processing*, 22(1), 105–114. <https://doi.org/10.1007/S10339-021-01050-5/FIGURES/3>
- Stahn, A.C., Gunga, H.C., Kohlberg, E., Gallinat, J., Dinges, D.F. y Kühn, S. (2019). Brain changes in response to long Antarctic expeditions. *N Engl J Med*. 381(23):2273–2275. <https://doi.org/10.1056/NEJMc1904905>

- Strand, R. M. (2013). The egg and embryology. (p. 348-394). En: Chapman, R. F. S. J. Simpson y Douglas A. E. (eds). *The Insects: Structure and Function*. Cambridge, New York, USA. Cambridge University Press.
- Strangman, G. E., Sipes, W., y Beven, G. (2014). Human cognitive performance in spaceflight and analogue environments. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*. 85(10), 1033–1048. <https://doi.org/10.3357/ASEM.3961.2014>
- Stump, K. N. et al. (2009) Theories of social competence from the top-down to the bottom-up: a case for considering foundational human needs. En *Social Behavior and Skills in Children* (Matson, J.L., ed.), (pp. 23–37), Springer Science and Business Media, LLC. Recuperado de: https://www.researchgate.net/publication/226580212_Theories_of_Social_Competence_from_the_Top-Down_to_the_Bottom-Up_A_Case_for_Considering_Foundational_Human_Needs
- Sun, P., Smith, A. S., Lei, K., Liu, Y., y Wang, Z. (2014). Breaking bonds in male prairie vole: long-term effects on emotional and social behavior, physiology, and neurochemistry. *Behavioural brain research*, 265, 22–31. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2014.02.016>
- Taborsky, B., & Oliveira, R. F. (2012). Social competence: an evolutionary approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12), 679–688. <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2012.09.003>
- Tamayo, P. G. y Chiran, B. K. J. (2022). Impacto en el desarrollo de la motricidad gruesa en un niño de 2 años en tiempos de pandemia. Reporte de caso. *La investigación como eje principal en la sociedad*. 39-52. Recuperado de: chrome-extension://efaidnbnmnibpcjpcglclefindmkaj/https://fundacionlasirc.org/images/cap_libro/RED_LASIRC_LIBRO_10.pdf
- Tibbetts, E. A., Desjardins, E., Kou, N., y Wellman, L. (2019). Social isolation prevents the development of individual face recognition in paper wasps. *Animal Behaviour*, 152, 71–77. <https://doi.org/10.1016/J.ANBEHAV.2019.04.009>

- Tomova, L., Tye, K. y Saxe, R. (2021) The neuroscience of unmet social needs. *Social Neuroscience*. 16:3, 221-231, DOI: [10.1080/17470919.2019.1694580](https://doi.org/10.1080/17470919.2019.1694580)
- Toth, A. L. (2019). Development, evolution and behavior. In *Encyclopedia of Animal Behavior* (pp. 26–32). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.90040-2>
- Ubeda, A. Y. (2019). *Personalidad, bienestar y psicopatía en chimpancés y orcas. Una perspectiva evolutiva comparada*. [Tesis doctoral]. Universitat de Girona. España. Recuperado de: <https://www.researchgate.net/deref/http%3A%2F%2Fhdl.handle.net%2F10803%2F671406>
- Valle-Leija, P., Blanco-Hernández, E., Drucker-Colín, R., Gutiérrez-Ospina, G. y Vidaltamayo, R. (2012). Supernumerary Formation of Olfactory Glomeruli Induced by Chronic Odorant Exposure: A Constructivist Expression of Neural Plasticity. *PLoS ONE* 7(4): e35358. doi:10.1371/journal.pone.0035358.
- Vaucheret, P. E., Giacchino, M., Leist, M., Chirilla, C., Petracca, L., y Agosta, G. (2022). Telerrehabilitación de sujetos con trastornos del neurodesarrollo durante el confinamiento por COVID-19. *Revista Colombiana de Psiquiatría*. <https://doi.org/10.1016/J.RCP.2022.03.003>
- Vazquez, B. K. K., Yupa, P. A. E. y Serdán, R. D. L. (2021). Alteración fisiológica del ciclo menstrual ocasionada por las emociones y el estrés derivados del distanciamiento social. *UNIVERSIDAD, CIENCIA y TECNOLOGÍA*. 25(110):181-190. DOI: 10.47460/uct.v25i110.490.
- Yan, H. y Liebi, J. (2021). Genetic basis of chemical communication in eusocial insects. *Genes & Development*. 35:470–482. Recuperado de: <http://www.genesdev.org/cgi/doi/10.1101/gad.346965.120>.
- Zajner, C., Spreng, N., y Bzdok, D. (2021). Loneliness is linked to specific subregional alterations in hippocampus-default network co-variation. *BioRxiv*, 2021.08.19.456905. <https://doi.org/10.1101/2021.08.19.456905>

- Zavala-Tecuapetla, C. y López-Meraz, M. L. (2011). Modelos experimentales de epilepsia en ratas en desarrollo. *Revista de Neurobiología*. 2(2): 16.
<http://cdigital.uv.mx/handle/123456789/28906>
- Zerón, A. (2010). Biotipos, fenotipos y genotipos. ¿De qué tipo somos? (Primera parte). *Revista Mexicana de Periodontología*. 1(1):36-43. Recuperado de:
<https://www.medigraphic.com/pdfs/periodontologia/mp-2010/mp101h.pdf>
- Zimmerberg, B., Brunellib, S.A., Fluty, A.J. Y Fryec, C.A. (2005). Diferencias en comportamientos afectivos y niveles de alopregnanolona en el hipocampo en ratas adultas de líneas criadas selectivamente para vocalizaciones infantiles. *Investigación del comportamiento del cerebro*. 159(2): 301-311.
<https://doi.org/10.1016/j.bbr.2004.11.009>

Referencias de internet.

- [Fotografía "Abres los ojos y lo primero que ves es el baño...". Así se vive "6x9, una experiencia virtual del confinamiento solitario"]. (2016).
https://ichef.bbci.co.uk/news/800/cpsprodpb/ECF6/production/_90026606_19f67b99-2d67-496c-9a5a-452e7595367d.jpg. [Consultado: 31 de marzo del 2023].
- [Fotografía "La Caja", la celda es de 2x3 metros que se emplea para confinamiento solitario en las prisiones estadounidenses]. (2016).
https://ichef.bbci.co.uk/news/800/cpsprodpb/ECF6/production/_90026606_19f67b99-2d67-496c-9a5a-452e7595367d.jpg. [Consultado: 31 de marzo del 2023].
- [Fotografía Centro Canino fue clausurado en Zumpango, Edomex tras denuncias de maltrato animal]. <https://www.infobae.com/mexico/2023/01/20/clausuraron-centro-canino-en-zumpango-tras-denuncias-de-maltrato-anim/>. [Consultado: 07 de abril del 2023].
- [Fotografía Hipocampo]. (2019).
<http://neurocirugiacontemporanea.com/doku.php?id=hipocampo>. [Consultado: 30 de marzo del 2023].

- [Fotografía *La vida en soledad. Aislamiento es tortura*]. (2016). <https://www.todoporhacer.org/wp-content/uploads/2016/06/celda-de-aislamiento.png>. [Consultado: 30 de marzo del 2023].
- Franks, T. (2012, 5 de abril). *Cuarenta años en confinamiento solitario*. https://www.bbc.com/mundo/noticias/2012/04/120405_eeuu_carcel_aislamiento_pre_sos. [Consultado: 31 de marzo del 2023].
- Guerrero, N. (2016, 20 de junio). *Mi asfixiante experiencia en una celda de confinamiento solitario a través de la realidad virtual*. <https://www.bbc.com/mundo/noticias-internacional-36570692>. [Consultado: 31 de marzo del 2023].
- López-Riquelme, G. O. (17 de junio, 2019). *Hacen experimentos con las hormigas para entender el comportamiento social*. EL sol de Cuernavaca. <https://www.elsoldecuernavaca.com.mx/local/hacen-experimentos-con-las-hormigas-para-entender-el-comportamiento-social-3777421.html>
- Marano, H. E. (2003, 13 de diciembre). *What is solitude?*. *Psychology Today*. <http://www.pshychologytoday.com/articles/200308/what-is-solitude>. [Consultado: 30 de marzo del 2023].
- Martínez B. E. (2018). *La desgarradora manera que tienen las orcas de afrontar la muerte de sus crías*. <https://www.lavanguardia.com/natural/animaladas-videos/20180807/451239374953/desgarradora-manera-orcas-afrontar-muerte-crias.html>. [Consultado: 02 de abril del 2023].
- Megías, M., Molist, P., y Pombal, MA. *Sistema nervioso central* [Imagen]. *Atlas de histología vegetal y animal*. <http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>. Consultado: [05 de marzo del 2023].
- Muñoz-Delgado, J., Santillán-Doherty, A. M., Montis, I. y Arango. (2009). *¿Trastorno de la conducta y psicopatología en primates no-humanos? Una propuesta*. *Actas Españolas de Psiquiatría*. 37(3):166-173. https://web.p.ebscohost.com/abstract?direct=true&profile=ehost&scope=site&authy_pe=crawler&jrnl=11399287&AN=43247695&h=lzRiL8N%2bX0D1TpGx2w%2bGV4ky

[NGID1pxXPYaqUb9h%2bH%2fvj0WfH8dRtRfceFJMH14pY5Xq6hHCDcCBYF%2fhWb5KMw%3d%3d&cr=c&resultNs=AdminWebAuth&resultLocal=ErrCrINotAuth&crhshurl=login.aspx%3fdirect%3dtrue%26profile%3dehost%26scope%3dsite%26authype%3dcrawler%26jrnl%3d11399287%26AN%3d43247695](https://www.ohchr.org/es/instruments-mechanisms/instruments/protocol-additional-geneva-conventions-12-august-1949-and-0). [Consultado: 05 de abril del 2023].

Naciones Unidas. © ACNUDH 1996-2023. Protocolo adicional a los Convenios de Ginebra del 12 de agosto de 1949 relativo a la protección de las víctimas de los conflictos armados sin carácter internacional (Protocolo II) <https://www.ohchr.org/es/instruments-mechanisms/instruments/protocol-additional-geneva-conventions-12-august-1949-and-0>. [Consultado: 30 de marzo del 2023].

Robinson, C. (2020). Confinamiento en niños, neurodesarrollo y DHA. *Bioquímica clínica nutricional*. <https://www.iidenut.org/instituto/2020/10/06/confinamiento-en-ninos-neurodesarrollo-y-dha/>. [Consultado: 02 de abril del 2023].

Villar, T., Vázquez, D. y Pulleiro, L. (2010, 14 de junio). ¿Son buenos los zoos urbanos para los primates?. *Portal Veterinaria, diario digital*. <https://www.portalveterinaria.com/actualidadveterinaria/actualidad/20143/son-buenos-los-zoos-urbanos-para-los-primates.html>. [Consultado: 05 de abril del 2023].

“Lo esencial, es invisible a los ojos”
(El principito)



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS COGNITIVAS

MAESTRÍA EN CIENCIAS COGNITIVAS

DESARROLLO DEL CEREBRO EN CONTEXTOS DE AISLAMIENTO SOCIAL

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA
EN CIENCIAS COGNITIVAS

P R E S E N T A:

Biol. Alicia Quevedo Maldonado

Director de tesis: Dr. Germán Octavio López Riquelme

Comité Revisor: - Dra. Verónica Narvárez Padilla

- Dra. Marcela Osorio Beristain

- Dra. Elsay Arce Uribe

- Dr. José Manuel Castro García

Cuernavaca, Morelos

Junio, 2023