



# Neurofisiología del bostezar y estirarse: su ontogenia y filogenia

por

**Olivier Walusinski**

MD, F.28160 Brou, France

Contacto / correspondence: *Walusinski[-at]yawning.info*

*Electroneurobiología* 2006; **14** (4), pp. 175-202; URL  
<http://electroneubio.secyt.gov.ar/index2.htm>

Copyright © *Electroneurobiología*, August 2006. Este trabajo es un artículo de acceso público; su copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación incluyendo la URL (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribución of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with the article's full citación and URL (above).

Received: August 17, 2006 – Accepted: August 30, 2006

**Sumario:** Nos proponemos señalar cómo las pandiculaciones – combinaciones de bostezar y estirarse que permanecen morfológicamente idénticas en todas las clases de vertebrados – se asocian con estados de transición entre las fases de ritmos biológicos, tanto infradianos y circadianos cuanto ultradianos. Los comportamientos de bostezo solo y de pandiculación han recibido poca atención, aunque testimonian procesos homeostáticos adaptativos que son indispensables para la vida. Se trata de kinesiias o composiciones unitarias de actividad neuromuscular; esto, en cuanto a su puesto en la serie de adquisiciones neurobiológicas mayores, implica que siguen a la integración de ciclos bioquímicos en ritmos biológicos y preceden a la adquisición de praxias, gnosias y simbolias. Habiendo así surgido presumiblemente en antepasados comunes a todos los vertebrados y presentes ya en los vertebrados filogenéticamente más antiguos, en todas las clases de vertebrados las pandiculaciones generalizadas y coordinadas se ejecutan de modo morfológicamente similar, en ocasión de transiciones comportamentales que de manera recurrente y cíclica tienen lugar en el curso de los tres tipos de ritmos biológicos que sostienen el estilo de vida del tipo vertebrado: a saber, la alternancia vigilia-sueño, la regulación de la saciedad y las regularidades reproductivas. Esta kinesiia, la pandiculación, responde a una estimulación interna, que no exterioriza razón visible pero es necesaria para los procesos de la homeostasis en esas tres áreas de comportamiento. En el presente trabajo, tras haber explicitado los mecanismos neurobiológicos activados y los circuitos neuronales que los sostienen, se propone interpretar bostezos y pandiculaciones como participantes de la interocepción, o *introyente* de Chr. Jakob, por sus capacidades de estimular la vigilia así como la saliencia, noergia o nivel de percepción consciente del esquema corporal. Los humanos, y probablemente al menos algunos antropoides, compartimos una aptitud particular, la de ser receptivos a la contagiosidad del bostezo. Con ello el bostezo humano juega un rol en la vida social, por su poder de sincronizar los niveles de vigilia entre varios individuos. Su ecoquinesia o contagio refleja nuestra capacidad de ser influenciados por el comportamiento de otro de manera automática e involuntaria. Se propone aquí que la eco-

quinesia del bostezo es una forma de empatía kinésica, por lo tanto instintiva e involuntaria, que pone en juego estructuras neurofuncionales corticales compartidas.

**Résumé:** Nous nous proposons de montrer comment les bâillements et les pandiculations, en restant morphologiquement identiques, apparaissent associés à chaque état de transition des rythmes biologiques, qu'ils soient infradiens, circadiens ou ultradiens. Les comportements de bâiller et s'étirer, dont l'association se nomme une pandiculation, ont reçu peu d'attention, alors qu'ils témoignent des processus adaptatifs d'homéostasie fondamentaux pour la vie. Leur apparition précoce participe d'une part à la neurogenèse fœtale, activité dépendante, et témoigne d'autre part de la mise en jeu de l'activité fonctionnelle neurobiologique. Qualifiables de kinésie, bâillements et pandiculations précèdent l'acquisition des praxies, gnosies et symbolies. Présents déjà chez les vertébrés phylogénétiquement les plus anciens, ils semblent avoir évolué probablement peu depuis l'ancêtre commun à tous les vertébrés, confirmant ainsi leur importance évolutive et neurobiologique. Les pandiculations se déroulent de façon morphologiquement semblable, chez tous les vertébrés, lors des transitions comportementales survenant de façons récurrentes et cycliques au cours des trois types de rythmes biologiques de la vie: l'alternance veille-sommeil, les prises alimentaires et les rythmes propres à la reproduction des espèces. Cette kinésie, la pandiculation, répond à une stimulation interne, sans raison extériorisée appréhendable, mais nécessaire aux processus d'homéostasie de ces trois comportements. Dans ce travail, après avoir explicité les mécanismes neurobiologiques activés et les circuits neuronaux qui les sous-tendent, il est proposé d'interpréter bâillements et pandiculations comme participant de l'intéroception (*l'introyente* de Chr. Jakob) par leurs capacités à stimuler l'éveil et la salience, noergie ou degré de perception consciente du schéma corporel. Les Hominidés et quelques singes ont une aptitude particulière, celle d'être réceptifs à la contagiosité du bâillement. Il est émis l'hypothèse qu'ainsi, le bâillement joue un rôle dans la vie sociale par sa capacité à synchroniser les niveaux d'éveil entre individus. Cette échokinésie ou contagion reflète notre faculté à être influencés par le com-

portemente d'autrui de façon automatique et involontaire. Il est proposé que l'échokinésie du bâillement est une forme d'empathie kinésique, donc instinctive et involontaire, mettant en jeu des structures neurofonctionnelles sous-corticales et corticales activées tant dans le vécu émotionnel que dans la simulation mentale des émotions.

**Abstract:** The present report aims to show how pandiculation, a combination of stretching and yawning that remains morphologically identical across the whole range of vertebrates, occurs associated with the transitional states between the phases of biological rhythms – whether infradian, circadian or ultradian. Yawning and pandiculations are neglected features among the categories of maintenance behavior. They are kinesies; it means that, as regards their place in the series of major neurobiological developments, they follow the integration of biochemical cycles into biological rhythms but precede the acquisition of praxias, gnosias and symbolias. Thus systematic and coordinated pandiculations, having seemingly arisen in common ancestors of all vertebrates, occur in all vertebrate classes during the transitional behaviors intervening between the phases of the different periodical rhythms which support the vertebrate life-style (namely, sleep-arousal alternation, feeding, and reproductive regular changes) in a compound pattern of almost identical general form. This kinesis appears as one undirected response to an inner stimulation, underlying the homeostasis of these three behaviors. After discussing the specific regulatory strategies and neural networks involved, it is proposed that yawning belongs with interoceptiveness (Jakob's *introyente*) by its capacity to increase arousal as well as the salience, noergy or level of self-awareness regarding the bodily schema. Apes (probably) and humans have the unique capacity of being receptive to the contagiousness of yawning. Thus human yawning appears to trigger a sort of social coordination function (arousal synchrony) and reflects the capacity to become automatically or mindlessly influenced by the behaviour of others. Such a kinesical empathy supports the hypothesis that contagious yawning involves shared neural networks.



« The muscular fibres themselves constitute the organ of sense, that feels extension... hence the whole muscular system may be considered as one organ of sense, and the various attitudes of the body, as ideas belonging to this organ, of many of which we have hourly conscious, while many others, like the irritative ideas of the other senses, are performed without our attention. »

( «Las fibras musculares mismas constituyen el órgano de sentir que siente su estirarse... de ahí que el sistema muscular entero pueda considerarse como un órgano de sentido, y las múltiples actitudes del cuerpo como las ideas que pertenecen a este órgano, de muchas de las cuales tenemos conciencia continuamente, mientras que, tal como los contenidos ideales estimulatorios de los otros sentidos, muchas otras son ejecutadas sin nuestra atención.» )

Erasmus Darwin, *Zoonomia* (1801).

Los organismos vivos, en particular los vertebrados, exhiben variados comportamientos, esenciales para la supervivencia, que se caracterizan por su cíclica recurrencia. Así ocurre con las tres organizaciones comportamentales fundamentales de la vida de los vertebrados y de su transmisión: vigilancia (mantenerse apto para sobrevivir ante los predadores, a pesar de que dormir sea indispensable para la homeostasis), alimentación (procurarse energía) y reproducción (transmitir la vida). Sus ritmicidades cumplen con los criterios definidos por Bejan y Marden (2006) en su reciente "teoría constructal", referida a las periodicidades naturales y especialmente a las biológicas. Nos proponemos señalar cómo bostezos y pandiculaciones, persistiendo morfológicamente idénticos, se muestran asociados a cada estado transicional en los ritmos infradianos, circadianos y ultradianos que caracterizan esos comportamientos.

### **¿Qué son bostezos y pandiculaciones?**

La etología abona la noción de que la mayor parte de los vertebrados bostezan, sean homeotermos o bien de temperatura controlada por el ambiente; de mundos submarinos, terrestres o

aéreos; herbívoros, fructívoros, insectívoros o carnívoros. La existencia de bostezos en reptiles e incluso en peces confirma el origen filogenéticamente antiguo de este comportamiento. Su conservación, sin variación evolutiva, indica su importancia desde el punto de vista funcional. Pero no la especifica: ¿para qué sirve esta kinesia?

Una pandiculación es un bostezo que se desarrolla simultáneamente con una contracción intensiva de los músculos anti-gravitatorios (André-Thomas, 1949); es decir, en los tetrápodos, una extensión máxima de los cuatro miembros y del raquis, llevando la cabeza hacia atrás.

Durante el bostezo, el diafragma – músculo que en los humanos es el más grande del organismo – se contrae en masa, provocando una amplia inspiración a través de las vías aéreas superiores, abiertas al extremo lo mismo que la boca. J. Barbizet (1958) ha mostrado que el diámetro faringo-laríngeo se cuadruplica en relación a su medida de reposo. La contracción simultánea de los músculos que abren la boca (milohioideos y digástricos) y de aquellos que aseguran su cierre (pterigoideos, maseteros, temporales), explica las importantes tensiones así sufridas por las articulaciones temporomandibulares (Forte, 1982).

Los movimientos de la cabeza constituyen parte integral del ciclo de abertura y cierre de la boca necesario para la masticación, la elocución y el canto, pero también para el bostezo (Abrahams, 1988, 1993). Desde un punto de vista filogenético, en todas las especies que nos ocupan, este acople funcional tiene valor adaptativo, seleccionado, ya que asegura mejor capacidad de aferrar las presas así como de defenderse y combatir. Las aferencias sensoriomotrices orofaciales (trigémino) son necesarias para el control de la motricidad cérvico-cefálica; es decir, la actividad funcional mandibular es una asociación de movimientos

sincronizados de nuca y mandíbula en los que intervienen las articulaciones témporo-maxilares, el raquis cervical y su musculatura (Zafar, 2000). La acción de los músculos maseteros y cervicales es sincronizada por un comando motriz común automático generado por el tallo cerebral ("*central pattern generating circuits*": Marder, 2005), donde se ubican los núcleos motores de los pares craneales V, VII, IX, X, XI, XII. Todas estas estructuras motrices son activadas durante los bostezos. T. Humphrey (1968) ha hablado de un reflejo trigémino-nucal.

Cuantificar y analizar los bostezos de toda la diversidad del mundo animal es una titánica tarea que permanece pendiente. No obstante, en el hombre, a partir del concepto de vínculo entre actividad motriz cervical y mandibular, ha sido desarrollado un dispositivo (comercializado como *Somnolter*©) para asegurar el registro ambulatorio de los síndromes de apnea durante el sueño. En efecto, el final de una apnea obstructiva o bien central es seguido por un micro-despertar, un movimiento de abertura de boca para la inspiración, que pone fin a una detención ventilatoria con eventual desaturación arterial en O<sub>2</sub>. El *Somnolter* permite así la estimación de la distancia intermaxilar y, como corolario, habilita registrar los bostezos. Se ha notado que la amplitud de abertura de la boca, en ocasión de un bostezo espontáneo, es más importante que la abertura voluntaria máxima de la boca al calibrar el aparato; y que la oclusión que sigue al final del bostezo aparece igualmente más acentuada que la oclusión voluntaria. Se trata del primer método que permite contar, de manera objetiva, el número de bostezos, y podría quizás adaptarse a algunos otros mamíferos.

El conjunto de datos presentados autoriza a describir al bostezo de los mamíferos como una pandiculación parcial, es decir como una contracción en masa de diafragma, músculos de la ca-

ra y de la nuca, sin contracción concomitante de los extensores de los miembros y del raquis dorso-lumbar. V. Dumpert y E. Claparède han propuesto, ya en 1921, esta interpretación que permite aportar una explicación neurofisiológica a este comportamiento.

### **Neurofisiología de bostezos y pandiculaciones**

A su vez, las transiciones comportamentales de los animales no resultan de una adaptación pasiva a las condiciones del ambiente. Obedecen, por el contrario, a estímulos internos característicos de las adaptaciones homeostásicas generadas, en particular, por el hipotálamo (núcleos supraquiasmáticos, núcleos paraventriculares). Estos relojes biológicos internos coordinan una adecuación precisa entre necesidades metabólicas (saciedad), permanencia de la especie (acople recombinatorio del genoma) y condiciones ambientales (adaptación tónica al peso y motricidad). Se observa que los bostezos y pandiculaciones ocurren especialmente en las transiciones entre los estados de vigilia y de sueño, en ocasión de la instalación de hambre o saciedad, y en ocasión de la instalación o de la desaparición de estados emocionales secundarios a una vida en grupos sociales jerarquizados (Walusinski, 2004).

C. Sherrington (1905) ha enunciado la pauta de que tan sólo la actividad motriz exterioriza la actividad del sistema nervioso. Ello es correcto en el nivel de las kinesias. Bostezos y pandiculaciones exteriorizan la actividad de los centros motores del tallo cerebral (V, VII, IX, X, XI, XII) y de la médula, bajo comando del núcleo paraventricular del hipotálamo (PVN). El PVN es un centro de integración entre los sistemas autónomos central y periférico. Interviene, en particular, en el balance metabólico (osmolaridad, energía), la tensión arterial y la frecuencia cardíaca, así como en las actividades sexuales. Bostezos y pandiculaciones pueden

desencadenarse por medio de inyecciones (apomorfina, hipocretina, etc.) o desaparecer tras electrolesionar el área parvocelular del PVN (Sato-Suzuki, 1998). Un grupo de neuronas ocitocinérgicas situadas en esta área del PVN, que proyectan hacia el asta de Ammón, el tallo cerebral (locus coeruleus) y la médula, controlan los bostezos y la erección peniana. La estimulación de estas neuronas, sea por la dopamina o sus agonistas, por aminoácidos excitadores (NMDA), o incluso por la misma ocitocina, desencadena bostezos; en cambio el GABA o los opioides inhiben tanto bostezos cuanto erecciones. La actividad de estas neuronas depende de una enzima, la sintetasa del óxido nítrico o *nitric oxide syntetase*. Esta fabrica el óxido nítrico que se halla en la base de la liberación de la ocitocina por un mecanismo todavía no elucidado.

Por oposición a la vigilia, el dormir es un estado comportamental caracterizado por cierta desconexión sensorial del ambiente y de las percepciones internas (interocepción). En mamíferos, ciclos sucesivos de 60 a 90 minutos suelen renovarse en el curso de una noche de sueño, con sucesiones de dormir lento profundo (predominante al principio de la noche) y de sueño paradójal (predominante hacia el final de la noche). Este se caracteriza en mamíferos por una actividad cortical comparable a la de vigilia, acompañada de una hipotonía muscular periférica con relativo colapso de las vías respiratorias superiores y de una inestabilidad de los procesos vegetativos autonómicos, que recuerda la condición peciloterma. La vigilia sobreviene espontáneamente de preferencia hacia el comienzo del nuevo ascenso de temperatura corporal (ritmo circadiano), al término de un período de dormir paradójal. La transición hacia la vigilia comporta una reasunción de los procesos sensoriales, concomitante a la actividad cortical rápida de esta fase del dormir, y se acompaña con el recobro del tono muscular tanto a nivel esquelético cuanto

a nivel de las vías aéreas superiores. Bostezos y pandiculaciones abren las vías respiratorias y refuerzan el tono muscular antivibratorio.

Toda actividad motriz genera un retroalimentación (*feedback*) o nuevo control adaptativo. La poderosa contracción muscular del bostezo y de la pandiculación genera información sensorial de retorno, por las vías de la sensibilidad profunda, que se proyecta sobre el locus coeruleus (bucles sensoriomotrices trigémino-cérvico-espinales), la sustancia reticulada ascendente del tallo cerebral y el hipotálamo lateral. Propónese explicar la finalidad de estos comportamientos como una estimulación de los sistemas de vigilia (sistemas noradrenérgico y dopaminérgico que proyectan hacia el córtex) y un refuerzo del tono muscular (sistema hipotálamico hipocrénergico), engendrada por esta retroalimentación (Walusinski, 2006).

Los estados de vigilia y de sueño corresponden a actividades de circuitos neuronales específicos. Bostezos y pandiculaciones pueden interpretarse como un mecanismo adaptativo que desconecta un tipo de circuito neuronal y favorece la entrada en función de otra red ("reset" o reconfiguración), optimizando el cambio comportamental (Bouret, 2005).

La grelina (*ghréline, ghrelin*) es un ligando endógeno para los receptores de la hormona del crecimiento (GH) y se manifiesta como un péptido inductor de hambre y de la procuración de alimento. La grelina, las hipocretinas (u orexinas: *orexines*) y el neuropéptido Y (NPY) forman un circuito hipotalámico de regulación de la saciedad. Hipocretinas y NPY están asimismo involucrados en la regulación de la vigilia. La grelina inhibe el dormir tanto profundo cuanto paradójal en función de la luminosidad. Es fácil advertir que la procuración de alimento necesita un apropiado estado de vigilia. La experimentación en ratas indica que la

inyección de grelina estimula la vigilia así como la auto- y heterodesparasitación y limpieza dérmicas (“*grooming*”) y parece inducir bostezos, en períodos nocturnos, esto es de actividad para las ratas; mientras que, en cambio, la grelina inyectada al comienzo del día induce el dormir. La grelina es pues un péptido candidato a ser responsabilizado por la inducción de bostezos asociada a la saciedad, ritmada por el ciclo vigilia-sueño (Szentirmai, 2006).

En no humanos se ha demostrado que el hambre reduce la duración del dormir. El hambre modifica el ritmo circadiano de actividades motrices a fin de incrementar el tiempo consagrado a la procuración de alimento. Ello resulta de la adaptación de la actividad de las neuronas hipocretinérgicas del hipotálamo lateral en función de las tasas plasmáticas periféricas de glucosa, de la grelina (orexígeno) y de la leptina (*leptine*: Sakurai, 2006). La leptina ha permitido al tejido adiposo ascender al rango de órgano endocrino. En efecto, este péptido tiene una función anorexígena en presencia de la saturación lipídica de los adipocitos, disminuida en los obesos por posible defecto de transducción a través de la barrera hematoencefálica (Banks, 2006). Existen pues estrechos lazos entre vigilia y saciedad, que asimismo dilucidan la existencia de bostezos asociados, pero todavía no se ha conducido ninguna estudio para investigar el vínculo entre leptina y bostezos.

Los esteroides sexuales modulan la actividad de la ocitocina y de la dopamina a nivel del PVN. En ratas o macacos los bostezos desaparecen con la castración y son restaurados por inyecciones de testosterona exógena. Los bostezos son descriptos, en etología, como más frecuentes en los machos alfa de los grupos de macacos. Los estrógenos inhiben los bostezos inducidos por la apomorfina mientras que la progesterona favorece primero los

bostezos y luego el dormir. Se puede así admitir que los bostezos repetidos bien conocidos por las encintas en el primer trimestre de sus embarazos, y todas las ocurrencias de bostezo ligadas a la actividad sexual, resultan de la interacción de esteroides sexuales a nivel del PVN. (Deputte, 1994; Holmgren 1980; Seuntjens, 2004).

### **Desarrollo del bostezo en el curso de la ontogenia.**

Es bien sabido que los genes homeóticos (Hox), *genes architectos*, suministran información posicional. Representan cuatro grupos de genes que codifican para la transcripción de factores (las proteínas Hox) involucradas en orquestar la puesta en posición del eje rostro-caudal del organismo, incluyendo la segmentación del tallo cerebral y del diencéfalo por una parte, y por otra parte la formación de los miembros superiores. Comandan la individualización del macizo facial y del encéfalo a partir de una estructura embrionaria común, el ectoblasto. El polo cefálico comporta una segmentación encéfalo-facial y encéfalo-cervical de estricta correspondencia topográfica: las estructuras nasofrontales y premaxilares están ligadas a los hemisferios; las estructuras maxilo-mandibulares y cervicales anteriores están unidas al tallo cerebral y a sus nervios (Borday, 2004).

A principios del tercer mes, en el embrión humano hacen su aparición las primeras secuencias motrices orales y faríngeas bajo dependencia de la mielinización del tallo cerebral. Los movimientos de los carrillos y de la lengua participan en la formación del paladar por la iniciación de movimientos de tracción antero-posteriores mientras las valvas palatales primordiales están orientadas verticalmente. La actividad motriz de la lengua y de la boca es acompañada constantemente por movimientos del cuello, como lo ilustran las ecografías que, entre las 12 a 15 sema-

nas de la preñez, muestran succiones, degluciones, bostezos y pandiculaciones. La actividad orofaríngea se coordina así con las regulaciones respiratoria, cardíaca y digestiva de igual localización neuroanatómica. La extensión del proceso de mielinización al neocórtex temporal y frontal se completa no antes de las 22 a 24 semanas (Flechsig).

La ejecución de succiones, degluciones, bostezos y pandiculaciones, y el significativo costo metabólico insumido por la poderosa contracción muscular que representan, se revela pues de importancia para el desarrollo funcional del sistema nervioso. Una hipótesis estructural supone el aumento en la activación y el reclutamiento de neurotrofinas que generan toda una cascada de nuevas sinapsis, de nuevos circuitos neuronales a nivel diencefálico y del tallo cerebral. Este mecanismo de desarrollo dependiente de la actividad (*activité-dépendant, activity-dependent*) ha sido claramente identificado como uno de los procesos que afectan la maduración funcional precoz de los sistemas sensoriales y motores. Ese fenómeno de dependencia de la actividad (*activité-dépendance, activity-dependence*) es un proceso ubicuo de maduración cerebral por medio del cual el desarrollo de una región o de una estructura participa del desarrollo de otras regiones y de otras estructuras (Marder, 2005).

La filogenia sugiere que el reposo nocturno en los pecilotermos probablemente ha evolucionado hacia el dormir paradójal (*REM sleep*) caracterizado por una hipotonía muscular periférica comandada por núcleos emplazados en la parte dorsal del tallo cerebral, que está situada rostralmente en relación al puente (Nicolau, 2000). Los estudios del dormir en fetos, tanto humanos como de otros mamíferos, indican que la primera forma de dormir presenta características del dormir activo o agitado que representa una forma inmadura del dormir paradójal y es todavía

muy preponderante al nacer, incluso en metaterios. Siegel (2005) ha mostrado que cuanto más inmaduro está el cerebro al nacimiento, más dormir paradojal existe. Los mecanismos que comandan el dormir paradojal son los primeros de su tipo que se tornan funcionales y los únicos activos inicialmente en razón de la sola mielinización del tallo cerebral y del diencéfalo. Luego el dormir lento aparece cuando las estructuras tálamo-corticales maduran. Parece pues que el control de la actividad neuronal ejercida por el dormir paradojal participa del mecanismo actividad-dependiente de maduración funcional del córtex. Cabe inferir que desde la instauración del ciclo fetal sueño-vigilia, el dormir paradojal y tal vez el bostezo (¿?) dirigen la evolución de la maduración cortical por medio de su estimulación neuronal. De la vida prenatal a la vida postnatal, la pauta comportamental muestra un desarrollo paralelo en la aparición del dormir paradojal y del bostezo. Es así que en humanos la duración del dormir paradojal declina desde el 50% del tiempo del dormir, en el neonato, a una o dos horas en el adulto; que el número de bostezos pasa de 30 a 50 por día en el neonato a menos de 20 por día en el adulto. Esta disminución se completa esencialmente entre el nacimiento y el fin de la pubertad (Walusinski, 2006).

Bostezos y pandiculaciones son pues comportamientos motores de comando central subcortical, diencefálico, que aparecen contemporáneamente al dormir paradojal con el cual comparten el mismo origen filogenético.

### **Otras consecuencias de bostezos y pandiculaciones**

Pasaremos revista a otros efectos centrales y periféricos inducidos por la potente contracción muscular de bostezos y pandiculaciones.

Domenico Cotugno, en 1764, fue el primero en reparar en la circulación del líquido cefalorraquídeo (LCR). Los latidos cardíacos y los movimientos respiratorios transmiten variaciones de presión al interior de los ventrículos cerebrales. Cada inspiración profunda es seguida de un aumento del débito de LCR a nivel del IV° ventrículo (Schrot 1992; Bouyssou 1985). El estudio de la cinemática mandibular muestra que esta se asocia a la inspiración modificando la circulación intracraneana. Lepp (1982) describió “los movimientos mandibulares que desempeñan el rol de poner en acción, según resulte necesario, la bomba músculo-venosa pterigoidiana que funciona en la parte superior del espacio parafaríngeo anterior o pre-estiliano. De esta manera, la bomba paratubaria puede intercalarse en el mecanismo que desagua la sangre venosa fuera del endocráneo, con el sinus canalis ovalis como vía principal. Así la cisterna pterigoidiana, correspondiente a la pars caverna del plexo pterigoidiano y ella misma prolongación extracraneana y transovalar del seno cavernoso, juega importante rol como estación intermediaria de aceleración para el reflujo de la sangre cerebral (...). Se podría con razón considerar la cinemática mandibular conjuntamente con el músculo pterigoideo lateral como un veno-motor o motor venoso, tanto más cuanto que, juntos, de hecho ambos representan el mecanismo disparador propiamente dicho que pone en marcha la acción – de bombeo músculo-venoso alternado – de la pars cavernosa del plexo pterigoideo. Esta acción es particularmente eficaz, con evidencia, en oportunidad del acto de bostezar aislado o propiamente dicho, esto es, sobre todo cuando la boca alcanza su apertura máxima. Empero, reiterémoslo, el bostezo mismo a menudo no es más que la iniciación de una reacción motriz músculo-venosa en cadena, extendida a los miembros y a toda la musculatura esquelética bajo la forma de ondas tónicas propagadas en dirección rostro-caudal hasta la punta de los dedos de manos y pies.”

Parece así que la amplia inspiración y máxima apertura bucal aceleran la circulación del LCR. Ya en 1912, Legendre y Piéron estimaron haber puesto en evidencia la presencia en el LCR de un factor hipnógeno que se acumulase en él durante la vigilia.

Esta centenaria búsqueda de factores inductores del dormir, humorales y no neuronales, ha hecho pasar en detallada revista más de cincuenta moléculas. Actualmente sabemos que una prostaglandina, PGD<sub>2</sub>, opera como una hormona de actividad local, producida por las meninges. Su fijación sobre un receptor específico es seguida por una transducción, desde la leptomeninge hacia el parénquima cerebral, que activa la fabricación de adenosina, la cual ejerce un efecto inductor del dormir a nivel del núcleo preóptico ventrolateral (VLPO) del hipotálamo anterior. Es pues posible que bostezos y pandiculaciones, induciendo una aceleración de la efluencia de PGD<sub>2</sub>, reduzcan la propensión a dormirse (Hayaishi 2005).

Bostezos y pandiculaciones, en el apogeo de la amplia inspiración, provocan el aumento de la presión intratorácica, prosiguído por una rápida depresión con la espiración que le sigue. De ello resulta un bloqueo del retorno venoso y linfático sucedido por su eflujo acelerado. B. Nolman (2006) propone un rol de activación de la circulación linfática que drena el canal torácico hacia la vena cava, lo que sería capaz de hacer jugar un rol "inmunitario" a los bostezos. De modo comparable, la amplia inspiración del bostezo abre los alvéolos en atelectasia y participa así de los mecanismos de dispersión que reparten el surfactante, como lo hace un suspiro, de donde podría concurrir también a mejorar la función ventilatoria. El bostezo dirigido es así utilizado en el tratamiento de las secuelas operatorias, especialmente en cirugía torácica (Cahill, 1978).

En el acmé de un bostezo, la apertura de la trompa de Eustaquio airea la caja del tímpano. Asociada con oclusión palpebral, el descenso de audición así provocado concurre a producirle al bostezador una breve desconexión sensorial del ambiente. En ocasión de patologías rinofaríngeas o de variaciones altitudinales (montaña, aeronavegación), el bostezo constituye un medio terapéutico de repermeabilización tubaria que proporciona mejoría a las sorderas de transmisión, inflamatorias o funcionales (Laskiewicz, 1953; Winter, 2005). Debido a la extrema apertura faringo-laríngea que los caracteriza a nivel de las vías aéreas superiores, los bostezos participan de una forma de relajación de la musculatura faringolaríngea, permitiendo retomar la palabra. En efecto, esta musculatura extrínseca e intrínseca de la laringe es particularmente sensible al estrés emocional. Su hipercontracción es el denominador común de todas las formas de disfonías y afonías, bien funcionales o bien psicógenas. El bostezo es pues una terapéutica de los *surmenages* vocales. Dicha terapéutica es eficaz para combatir la elevación excesiva de la laringe y la constricción de la glotis que los caracterizan. Tales *surmenages* corresponden a un esfuerzo tónico-espástico de los músculos de la laringe, que provoca la ascensión de esta. El bostezo abre la glotis al máximo y reposiciona la laringe en la posición más inferior de su posible excursión, reduciendo el esfuerzo muscular. Los profesores de canto enseñan a sus alumnos técnicas de bostezos provocados, como forma de relajación laríngea. Por tal motivo no es raro ver cantantes de ópera bostezando antes de entrar a escena (Xu, 1991; Boone, 1993).

### **¿Bostezos y pandiculaciones, protagonistas de la interocepción y del esquema corporal?**

Le escuela primaria, siguiendo la tradición aristotélica, enseña que disponemos de cinco sentidos externos o más bien subdi-

visiones sensoriales principales. Pero, englobando sensaciones de diversa fuente, podríase declarar otra de tales subdivisiones a las informaciones de un sexto sentido que como tal nos beneficia, la interocepción o capacidad de percibir estímulos sensoriales internos de nuestro cuerpo. El término interocepción, o somatoestesia vegetativa, fue propuesto por Sherrington en 1905. Pero en 1749, Buffon, retomando una idea de Cardano publicada en 1554, había propuesto la lascivia como un sexto sentido. ¿No es acaso la voluptuosidad el resultado de una interocepción armoniosa? El mundo animal conoce otros sentidos que nos son ignotos: electrorrecepción, magnetorrecepción, ecolocalización por ultrasonidos. Nos proponemos aquí mostrar cómo el bostezo integra la interocepción y con ello participa de nuestro estado de vigilia y de la composición de nuestro esquema corporal.

La vigilia o conexión con el ambiente es el estado esencial para la función biológica que desempeña la consciencia. Esta necesita la capacidad de integrar informaciones sensoriales del mundo circundante, así como sensaciones del *ressenti* (*introyente*) de nuestro estado físico interno, moduladas por las emociones y la memoria. Las sensaciones aferentes que provienen del sistema músculo-esquelético convergen por las vías espinotalámicas y espinoreticulares hacia el tálamo, los núcleos del rafe y, tras ello, hacia el córtex parietal ascendente. El tálamo y el PVN participan de un circuito que envía y recibe influencias del locus coeruleus y de los núcleos túbero-mamilares, estructuras estas involucradas en los reflejos autonómicos. Los nervios craneanos trigémino (V), facial (VII), neumogástrico (X) y las raíces cervicales C1-C4, motores y/o sensitivos, transmiten asimismo aportes somestésicos que convergen hacia el núcleo del tracto solitario (NTS). Este núcleo provee una interfaz de informaciones periféricas necesaria para la estimulación de la reticulada ascendente en el tallo cerebral, del locus coeruleus en particular, que es

fuentes de la activación de los sistemas de vigilia (que muy genéricamente podemos esquematizar como adrenérgico en el puente, dopaminérgico en los pedúnculos, histaminérgico en el hipotálamo, colinérgico en el núcleo basifrontal de Meynert). El NTS está involucrado en los tres comportamientos mencionados, de vigilia, saciedad y sexualidad. Las neuronas del NTS proyectan también al núcleo parabraquial que, a su vez, proyecta hacia múltiples localidades del tallo cerebral y diencefalo incluido el tálamo. Pero, sobre todo, estas estructuras proyectan hacia el sector de sensaciones viscerales de la ínsula, de la amígdala y del córtex latero-frontal, especialmente el derecho (Steriade, 2001; Stehberg, 2001, McHaffie, 2005). Es por estos circuitos que una actividad homeostásica automática subcortical, inconsciente, aporta elementos que se conservan al engendrar contenidos de consciencia. La integración autonómica, somática y límbica por tales vías permite extraer una percepción corporal, a la que puede asociarse una sensación placentera o displacentera.

Se propone pues que las variaciones de estado del tono muscular periférico antigravitatorio, transmitidas por esas vías, desencadenan bostezos y pandiculaciones que, por las potentes contracciones musculares, activan los sistemas de vigilia. El *ressenti* o percatación de la actividad músculo-esquelética provoca una sensación de bienestar, una agudización de la timia necesaria para la representación del esquema corporal, en la vigilia por ejemplo, como lo propone la teoría de James-Lange de las emociones. A. Damasio se expresa análogamente en su "*somatic marker hipotesis*".

### **Ecokinesia del bostezo, « teoría de la mente » y empatía.**

Los humanos son sociales. Una de las funciones primordiales de su encéfalo es optimizar la capacidad de interactuar con los

otros. El logro de interacciones sociales depende de la capacidad de comprender a los otros en el nivel de sus acciones motrices (intencionalidad) y percepciones emocionales, así como de una integración cognitivo-mnésica y comparativa del sí mismo del otro (empatía, altruismo), capacidades todas que la psicología angloestadounidense suele englobar como "*theory of mind*" (TOM). Por otra parte es desde siempre conocido que el bostezo es "contagioso"; la etología habla de replicación comportamental y la neurología, desde J.-M. Charcot, habla de ecokinesia. ¿Confiere esta ecokinesia a los bostezos alguna calidad de comunicación social no-verbal relacionada con la TOM y la empatía?

El descubrimiento de neuronas-espejo por Rizzolatti y Gallese (1996) aporta a una explicación de los elementos neurofisiológicos en la TOM. La promoción de capacidades exploratorias del ambiente, las circunstancias fisiológicas de la toma de decisiones, en particular en caso de urgencia frente a un predador, la preparación de la acción en general, responden todas, en la mayoría de los vertebrados, a la activación de neuronas-espejo en las áreas motrices corticales. Las mismas se activan en ocasión de la percepción de movimientos y de acciones de congéneres en reconocimiento de que la generación de tal movimiento o acción intencional y tal vez los contenidos mentales que ellos relacionan involucran estructuras neuronales similares. Así, en una vereda parisina, el acercamiento del peatón descubierto por una paloma automáticamente desencadena el vuelo de la bandada, la mayoría de cuyos integrantes no tuvo percepción del riesgo. Este automatismo motor cooperativo, resultado de respuestas adaptativas evolutivamente seleccionadas, valoriza la vida en grupo en términos de seguridad frente a los predadores. La ecokinesia del bostezo *no* responde a este mecanismo; lo indican su retardo en ejercerse y su inconstancia. En efecto, sólo es sensible a la ecokinesia el individuo en estado mental poco estimulado (transport-

te en común), al que un trabajo intelectual sostenido tornaría insensible. Schürmann *et al.* (2005) han creído confirmar en el humano, por exploración en fRMN (resonancia magnética nuclear funcional), la ausencia de activación de neuronas-espejo del área de Broca (córtex frontal póstero-inferior, usualmente del hemisferio izquierdo), en oportunidad de la ecokinesia del bostezo, contrariamente a la observación gestual durante la cual aquellas neuronas se activan tanto en la ejecución cuanto en la observación de cierta actividad motriz ("decodificación de la intencionalidad"). Estos elementos etológicos y neurofisiológicos abonan la idea de que la ecokinesia del bostezo no es una imitación motriz.

El reconocimiento visual del ambiente pone en juego diferentes circuitos neuronales que participan en la tarea de distinguir objetos inanimados de seres vivientes (Puce, 2003). El reconocimiento de rostros humanos involucra la activación de neuronas específicamente dedicadas, a nivel del temporal. La integridad de la región temporal inferior (IT) (Afraz, 2006; Leopold, 2006) permite una identificación inmediata de un rostro en su globalidad, tanto para la identidad cuanto para la expresión, y la memorización involucrada es, aparentemente, "autónoma" o no-hipocámpica. El área del surco temporal superior (STS) se activa, a su vez, específicamente en la percepción de movimientos de los ojos y de la boca, sugiriendo hallarse involucrados en la percepción visual de las emociones. Schürmann *et al.* (2005) mostraron la activación del STS en la ecokinesia del bostezo, automática e involuntaria, y su transmisión hacia la amígdala izquierda, el córtex cingular posterior y el precúneo. Estas estructuras se asocian a la discriminación de emociones expresadas por el rostro humano y, especialmente, en la apreciación de la veracidad del introyente que el interlocutor expresa. Platek *et al.* (2003; 2005) encontraron una correlación entre activación de circuitos neuronales fuera del STS y rasgos de personalidad. Los

sujetos sindicados como "empáticos" o muy sensibles a la ecokinesia del bostezo activan amígdala y córtex cingular, mientras que los sujetos sindicados de "esquizoides", insensibles a la replicación del bostezo, no activan estas estructuras. El estudio de los elementos neurofisiológicos en la empatía (Carr, 2003) resalta una similitud de las áreas activadas (STS, ínsula, amígdala, córtex cingular) excepto por la ausencia de actividad de los lóbulos frontales en la ecokinesia del bostezo. Parece así que, mientras el entendimiento de la intencionalidad (involucrando neuronas-espejo motoras) y el compartir emocional automático (involucrando neuronas-espejo de la ínsula, amígdala y córtex parietal usualmente derecho) necesitan, para su decodificación, una activación neuronal común – o comunidad de acción-percepción – simultánea a una inhibición frontal (activación órbito-frontal) inhibidora de la exteriorización motriz, en contraste la ecokinesia del bostezo carece de la capacidad de ser inhibida involuntariamente, por carecer de estaciones intermedias (*relais*) frontales. Como antítesis, la activación temporoparietal derecha permite diferenciar entre uno mismo y el otro identificando, a nivel consciente, el rol causal del bostezo del otro (Decety, 2006).

Anderson (2004) mostró que los chimpancés bostezaban mirando bostezos de congéneres en video pero no cuando miraban otras expresiones faciales. Los chimpancés, como los humanos, serían pues sensibles a la ecokinesia del bostezo. Aunque la realidad de una TOM en el chimpancé provea aún materia de controversia (Povinelli, 2003), la existencia de una ecokinesia del bostezo aboga en favor de una teoría de diferentes niveles de TOM, quizás secundaria a las diferentes vías de la evolución de las capacidades cerebrales de los homínidos. También la patología psiquiátrica humana parece disecar la TOM de manera comparable (Blair, 2005).

Anderson (2003) asimismo ha puesto en evidencia que el niño no es sensible a la ecokinesia del bostezo antes del sexto año de vida, es decir tras haber adquirido la capacidad de reflexionar en lo que el otro piensa, atribuyendo a otros estados mentales (Gergely, 2003). Un estado de maduración neurocognitiva de orden funcional sería pues necesario a fin de tornarse sensible a la ecokinesia del bostezo.

En suma, un vínculo fenomenológico parece existir entre la capacidad de atribuir un estado mental a otro (TOM, base de la empatía), y la ecokinesia del bostezo. Paralelamente a la jerarquía neuroanatómica que separa la TOM en niveles sensoriomotrices, emocionales y cognitivos (Blair, 2005), la ecokinesia del bostezo autoriza una disociación de la TOM, por su ontogenia y su filogenia, en diferentes niveles del desarrollo, sostenidos por una activación diferenciada de circuitos neuronales específicos. La ecokinesia del bostezo habría conferido una ventaja selectiva, permitiendo la eficaz sincronización de niveles de vigilancia entre los miembros de un grupo social. Tal ecokinesia participaría de una forma de empatía instintiva involuntaria, que puede calificarse de rudimentaria, aparecida probablemente de modo tardío en el curso de la evolución de los homínidos.

## **Bibliografía**

- Abrahams VC, Richmond FJ. Specialization of sensorimotor organization in the neck músculo system. *Prog Brain Res.* 1988;76:125-35.
- Abrahams VC, Kori AA, Loeb GE, Richmond FJ, Rose PK, Keirstead SA. Facial input to neck motoneurons: trigemino-cervical reflexes in the conscious and anaesthetised cat. *Exp Brain Res.* 1993;97(1):23-30.

- Afraz SR, Kiani R, Esteky H. Microstimulation of inferotemporal cortex influences face categorization. *Nature*. 2006;442(7103):692-695.
- Anderson JR, Meno P. Psychological influences on yawning in children. *Current Psychology Letters Behaviour, Brain, & Cognition*. 2003;2(11); en ligne: <http://cpl.revues.org/document390.html>
- Anderson JR, Myowa-Yamakoshi M, Matsuzawa T. Contagious yawning in chimpanzees. *Proc Biol Sci*. 2004;271 Suppl 6:S468-470.
- André-Thomas, de Ajuriaguerra J. Etude sémiologique du tonus musculaire. Flammarion éd. Paris 1949. 844p.
- Banks WA. The blood-brain barrier as a regulatory interface in the gut-brain axes. *Physiol Behav*. 2006, in press.
- Barbizet J. El bâillement. *Concours Med*. 1958;80(5):537-538.
- Bejan A, Marden JH. Unifying constructal theory for scale effects in running, swimming and flying. *J Exp Biol*. 2006;209:238-248.
- Blair RJ. Responding to the emotions of others: dissociating forms of empathy through the study of typical and psychiatric populations. *Conscious Cogn*. 2005;14(4):698-718.
- Boone DR, McFarlane SC. A critical view of the yawn-sigh as a voice therapy technique. *J Voice*. 1993;7(1):7580.
- Borday C, Wrobel L, Fortin G, Champagnat J, Thaeron-Antono C, Thoby-Brisson M. Developmental gene control of brainstem function: views from the embryo. *Prog Biophys Mol Biol*. 2004;84(2-3):89-106.
- Bouret S, Sara SJ. Network reset: a simplified overarching theory of locus coeruleus noradrenaline function. *Trends Neurosci*. 2005;28(11):574-582.
- Bouyssou M, Tricoire J Experimental detection of a cervical arousal mechanism of yawning, enhancing intracerebral (CSF) fluid pressure. *J Dental Res*. 1985;64:721.
- Buffon GL. De l'homme, histoire naturelle. Paris Imprimerie Royale. 1749; 3:370.
- Cahill CA. Yawn maneuver to prevent atelectasis. *AORN J*. 1978;27(5):1000-1004.
- Campbell SS. Spontaneous termination of ad libitum sleep episodes with special reference to REM sleep. *Electroencephalogr Clin Neurophysiol*. 1985;60(3):237242.
- Cardan J. De subtilitate. Milano. Basileae. 1154;XIII:384.

- Carr L, Jacoboni M, Dubeau MC, Mazziotta JC, Lenzi G. Neural mechanisms of empathy in humans: a relay from neural systems for imitation to limbic areas. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2003;100(9):5497-5502.
- Cotugno Domenico. De ischiade nervosa commentarius. Neapoli, apud Fratres Simonios, 1764.
- Damasio AR. Somatic markers and the guidance of behavior: theory and preliminary testing. In *Frontal lobe function and dysfunction*. Levin HS *et al.* Ed. Oxford University Press. 1991. 217-229.
- Darwin E. *Zoonomia, or the laws of organic life*. Of the sense of the extension. London. Johnson. 1804; 1 (sectXIV):7. En ligne: <http://www.gutenberg.org/files/15707/15707-h/15707-h.htm>
- Decety J, Grezes J. The power of simulation: imagining one's own and other's behavior. *Brain Res*. 2006;1079(1):4-14.
- Deputte BL, Johnson J, Hempel M, Scheffler. Behavioral effects of an antiandrogen in adult male rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Horm Behav*. 1994;28(2):155-164.
- Forte MC. El bâillement. Thèse Doctorat en médecine, n°117. Bordeaux. 1982. 89p
- Gergely G. The development of teleological versus mentalizing observational learning strategies in infancy. *Bull Menninger Clin*. 2003;67(2):113-131.
- Hayashi O. Molecular mechanisms of sleep-wake regulation: a role of prostaglandin D2 and adenosine. In *Sleep, circuits and functions*. Luppi PH ed. CRC press. Boca Raton. 2005:65-79.
- Holmgren B, Urba-Holmgren R, Aguiar M, Rodriguez R. Sex hormone influences on yawning behavior. *Acta Neurobiol Exp (Wars)*.1980;40(2):515-519.
- Humphrey T. The development of mouth opening and related reflexes involving the oral area of human fetuses. *Ala J Med Sci*. 1968;5(2):126-157.
- James W. What is an emotion? *Mind*. 1884;9:188-205.
- Lange KG. *Om Sindsbevægelse og psyko-fysiologisk Studie*. Lund Ed. Kjøbenhavn. Denmark. 1885, 91p.
- Laskiewicz A. The role of the Eustachius tube and the tympanal muscles in yawning. *Rev Laryngol Otol Rhinol*. 1953;74(5-6):309-316.

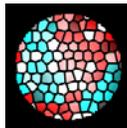
- Legendre R, Piéron H. De la propriété hypnotoxique des humeurs développée au cours d'une veille prolongée C.R. Société de Biologie de Paris. 1912;70: 210-212.
- Leopold DA, Bondar IV, Giese MA. Norm-based face encoding by single neurons in the monkey inferotemporal cortex. *Nature*. 2006;442(7102):572-575.
- Lepp FH. Recherches sur la partie caverneuse du plexus veineux ptérygoïdien et ses rapports avec el sistema des espaces ou fentes de glissement parapharyngiens. Remarques sur la signification physiologique du bâillement. *Bull. Group. Int. Rech. Sci. stomato; et Odonto*. 1982;25:251-290.
- Marder E, Rehm KJ. Development of central pattern generating circuits. *Curr Opin Neurobiol*. 2005;15(1):8693.
- McHaffie JG, Stanford TR, Stein BE, Coizet V, Redgrave P. Subcortical loops through the basal ganglia. *Trends Neurosci*. 2005;28(8):401-407.
- McLean P. Evolutionary psychiatry and the triune brain. *Psychol Med*. 1985;15:219-221.
- Nicolau MC, Akaarir M, Gamundi A, Gonzalez J, Rial RV. Why we sleep: the evolutionary pathway to the mammalian sleep. *Prog Neurobiol*. 2000;62(4):379-406.
- Nolman B. The Lymphatic Pump. *Yawnology*. 2006. En ligne: <http://ob1.fcpages.com/>
- Pearce JMS. Cotugno and cerebrospinal fluid. *J Neurol Neurosurg Psych*. 2004;75:1299.
- Piaget J. La formation du symbole chez l'enfant (Imitation, jeu et rêve, image et représentation) Col. *Actualités pédagogiques et psychologiques*, Delachaux et Niestlé Ed. Neuchâtel. 1945.
- Platek SM, Critton SR, Myers TE, Gallup GG. Contagious yawning: the role of self-awareness and mental state attribution. *Brain Res Cogn Brain Res*. 2003;17(2):223-227.
- Platek SM, Mohamed FB, Gallup GG Jr. Contagious yawning and the brain. *Brain Res Cogn Brain Res*. 2005;23(2-3):448-452.
- Povinelli DJ, Vonk J. Chimpanzee minds: suspiciously human? *Trends Cogn Sci*. 2003;7(4):157-160.
- Puce A, Perrett D. Electrophysiology and brain imaging of biological motion. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2003;358(1431):435-445.

- Rizzolatti G, Fadiga L, Gallese V, Fogassi L. Premotor cortex and the recognition of motor actions. *Brain Res Cogn Brain Res*. 1996;3(2):131-141.
- Rizzolatti G, Fadiga L, Fogassi L, Gallese V. Resonance behaviors and mirror neurons. *Arch Ital Biol*. 1999;137(23):85-100.
- Sakurai T. Roles of orexins and orexin receptors in central regulation of feeding behavior and energy homeostasis. *CNS Neurol Disord Drug Targets*. 2006;5(3):313-325.
- Sato-Suzuki I, Kita I, Oguri M, Arita H. Stereotyped yawning responses induced by electrical and chemical stimulation of paraventricular nucleus of the rat. *J Neurophysiol*. 1998;80(5):2765-2775.
- Schroth G., Klose U. Cerebral flow, physiology of respiration-related pulsations. *Neuroradiology*. 1992;35:1015.
- Schürmann M, Hesse MD, Stephan KE, Saarela M, Zilles K, Hari R, Fink GR. Yearning to yawn: the neural basis of contagious yawning. *Neuroimage*. 2005;24(4):1260-1264.
- Seuntjens W. On yawning or the hidden sexuality of the human yawn. Thesis. Vrije Universiteit. 464p. Amsterdam. Oct 2004.
- Siegel JM. Sleep phylogeny : clues to the evolution and function of sleep. In Luppi PH ed. *Sleep : circuits and functions*. CRC Press. Boca Raton. 2005. 163-176.
- Singer T. The neuronal basis and ontogeny of empathy and mind reading: Review of literature and implications for future research. *Neurosci Biobehav Rev*. 2006; in press.
- Stehberg J, Acuna-Goycolea C, Ceric F, Torrealba F. The visceral sector of the thalamic reticular nucleus in the rat. *Neurosci*. 2001;106(4):745-755.
- Steriade M. Impact of network activities on neuronal properties in corticothalamic systems. *J Neurophysiol*. 2001;86(1):1-39.
- Szentirmai E, Hajdu I, Obal F Jr, Krueger JM. Ghrelin-induced sleep responses in ad libitum fed and food-restricted rats. *Brain Res*. 2006;1088(1):131-140.
- Walusinski O, Deputte BL. El bâillement: phylogenèse, éthologie, nosogénie. *Rev Neurol (Paris)*. 2004;160(11):1011-1021.
- Walusinski O, Kurjak A, Andonotopo W, Azumendi G. Fetal yawning assessed by 3D and 4D sonography. *The Ultrasound Rev Obs Gynecol*. 2005;5(3):210-217.

- Walusinski O. Yawning: Unsuspected avenue for a better understanding of arousal and interoception. *Med Hypotheses*. 2006;67(1):6-14.
- Winther B, Gwaltney JM Jr, Phillips CD, Hendley JO. Radiopaque contrast dye in nasopharynx reaches the middle ear during swallowing and/or yawning. *Acta Otolaryngol*. 2005;125(6):625-628.
- Xu JH, Ikeda Y, Komiyama S. Bio-feedback and the yawning breath pattern in voice therapy: a clinical trial. *Auris Nasus Larynx*. 1991;18(1):67-77.
- Zafar H, Nordh E, Eriksson PO. Temporal coordination between mandibular and head-neck movements during jaw opening-closing tasks in man. *Arch Oral Biol*. 2000;45(8):675-682.
- Somnolter© développé par Nomics, WSL-2 Liège Science Park, rue des Chasseurs Ardennais, 4; B-4031 Angleur (Belgium), <http://www.nomics.be>

---

Copyright © *Electroneurobiología*, August 2006. Este trabajo original constituye un artículo de acceso público; su copia exacta y redistribución por cualquier medio están permitidas bajo la condición de conservar esta noticia y la referencia completa a su publicación incluyendo la URL original (ver arriba). / This is an Open Access article: verbatim copying and redistribution of this article are permitted in all media for any purpose, provided this notice is preserved along with the article's full citation and original URL (above).



revista

*Electroneurobiología*

ISSN: ONLINE 1850-1826 - PRINT 0328-0446