

FRANCISCO J. AYALA

85^o CUMPLEAÑOS

«IN THE LIGHT OF EVOLUTION»: EL LENGUAJE

Pedro R. García Barreno, MD., PhD.
de la Real Academia Española

«Evolución significa cambio a través del tiempo [...] El objetivo, *querido David*, es describir la evolución biológica y llamar tu atención hacia los fascinantes procesos que ocurren, las cuestiones que se plantean y las respuestas, más o menos definitivas, que podemos encontrar [...] La evolución biológica se refiere a la relación genealógica que existe entre organismos, es decir, la idea de que todos los seres vivos descienden de antepasados comunes [...] Los científicos denominan *anagénesis* al proceso de cambio evolutivo a través de un linaje de descendencia [...] La evolución biológica implica, además de la anagénesis, el origen de nuevas especies, la *cladogénesis* o especiación, el proceso por el que una especie da lugar entre sus descendientes a dos especies diferentes. Los procesos de anagénesis y cladogénesis conducen a la diversificación creciente de las especies a través del tiempo [...] De esta manera, los humanos y los chimpancés descienden de un antepasado común que vivió hace menos de 10 millones de años, mientras que para encontrar al último antepasado común de los humanos, los gatos y los elefantes hay que remontarse hasta hace más de 50 millones de años»¹.

En el comienzo de la serie «*In the Light of Evolution*»² puede leerse: «Un conjunto de principios y procesos evolutivos tiene capital importancia tanto en aspectos eminentemente sociales como educación, medicina o sociología, como en intereses en principio aplicados como agricultura, farmacología o biotecnología [...] En 1973, Theodosius Dobzhansky escribió un corto comentario que tituló *En biología nada tiene sentido fuera del contexto de la evolución*³. La mayoría de los científicos acepta que la evolución proporciona un marco unificador para interpretar el fenómeno biológico que, de otro modo, puede resultar disperso y quizás ininteligible».

Las principales características identificadas con los seres humanos morfológicamente modernos (*Morphological Modern Human Beings*, MMHB)⁴ son el lenguaje articulado y una cultura muy desarrollada que implican un cerebro complejo capaz de llevar a cabo funciones cognitivas que denominamos superiores, tal como autoconsciencia. Características que comparten una historia larga y gradual, probablemente 2,5 millones de años. «La herencia cultural consiste en la transmisión acumulativa de los descubrimientos y conocimientos adquiridos por la humanidad a lo largo de las generaciones, siendo el lenguaje el mecanismo fundamental de transferencia. Podemos definir el lenguaje de manera sencilla –propone F.J. Ayala– como un “sistema de signos que utilizan las personas para comunicarse”. *Comunicación* es un término de significado más amplio que *lenguaje* y puede definirse como la “transmisión de información entre los miembros de un grupo” [...] La característica fundamental del lenguaje humano es el uso de símbolos como medio de comunicación. Un *símbolo* es un sonido, gesto o cosa cuyo significado no es evidente por sí sino que se debe a un convenio entre los que lo usan. Por el contrario, un *signo* es algo cuyo significado es aparente sin requerir un acuerdo social⁵».

Comunicación de la información.

La teoría de la información estudia la cuantificación, registro y comunicación de información y proporciona las bases teóricas de todas las formas modernas de almacenamiento y transmisión de datos. Originalmente propuesta por Claude E. Shannon entre julio y octubre de 1948, en un papel seminal que tituló «*A mathematical theory of communication*». El título sufrió un mínimo pero significativo cambio al siguiente año en el libro *The Mathematical Theory of Communication*.⁶

¿Cómo se comunican entre sí las personas?, pregunta Warren Weaver, coautor de la teoría. El lenguaje hablado, sea directo, por teléfono o radio, o el escrito, sea a mano, por telégrafo o internet, y en ambos casos a través de medios analógicos o digitales, son formas corrientes de comunicación. Otra no menos importante es la comunicación gestual; también la música, la pintura o el ballet. Una forma especial es la encriptación. Todas son formas de comunicación y en todas ellas se plantean problemas a tres niveles: técnico o de fiabilidad de la transferencia de la información desde el origen al receptor, semánticos o de interpretación del significado por el receptor respecto a la intención de quién lo emite, y de eficacia respecto al efecto perseguido por el emisor. En cualquier caso la teoría no es completamente nueva⁷.

Aunque con ciertas restricciones, en un diálogo entre dos personas el cerebro de quién lo inicia es la fuente de la información que construye el mensaje original, y el del interlocutor el destino que interpreta el mensaje una vez «elaborado» en la cadena de transmisión; el sistema vocal del primero, el transmisor que lanza el habla al medio, el aire que actúa de canal; el ruido, el de fondo que exista, y el aparato auditivo del segundo, el receptor. Lo que la teoría estudia en un sistema de comunicación se refiere a la cantidad de información, la capacidad del canal de comunicación, el proceso de codificación utilizado para compactar el mensaje en una señal, los efectos del ruido y la fiabilidad del decodificador. Limitado en la comunicación oral humana directa, tiene plena vigencia en el mundo digital de nuestros días: en internet de las cosas (*internet of things*, I o T) y en internet de todas las cosas (*internet of everything*, I o E)⁸.

Pero si se escarba, existe una comunicación más primitiva y natural, la denominada *Earth's natural internet*⁹. Mientras *internet* artificial procesa bits, los micelios fúngicos que establecen micorrizas constituyen una verdadera red biosemiótica soterrada de comunicación semioquímica entre plantas; una especie de *wood wide web*. En *Avatar*, el film de James Cameron, en la luna foresta Pandora del planeta Polifemo, habitada por la raza humanoide *na'vi*, todos los organismos están conectados; pueden comunicarse y gestionar los recursos gracias a «alguna clase de comunicación electroquímica entre las raíces de los árboles. Como las sinapsis entre neuronas»¹⁰. Retornando al mundo real, una explicación especular es la transferencia entre plantas de carbono, nitrógeno o fósforo, vía la red micelar. Las plantas en el bosque no son individuos en el sentido darwiniano de competir por la supervivencia del más apto; interaccionan entre ellos buscando la supervivencia grupal¹¹.

Biosemiótica es una ciencia transdisciplinar que asume estudios teóricos y empíricos para investigar el procesamiento —comunicación e información— de signos (semiosis), intra e inter-organismos, mediante múltiples patrones de comunicación¹². Los signos pueden ser señales o símbolos,

químicos (semioquímicos) o físicos (espectro electromagnético). En los reinos eucarióticos superiores patrones de comportamiento pueden servir de signos (señales y/o símbolos), tales como la danza de las abejas, o signos pueden ser fonéticos como en los pájaros cantores o en los humanos. Los individuos en las poblaciones respectivas comparten un conjunto común de signos y una serie de reglas establecidas. Los signos utilizados obedecen reglas semióticas de tres tipos. Reglas sintácticas determinan las posibilidades combinatorias físicas, químicas, espaciales, temporales o rítmicas. Reglas pragmáticas determinan el contenido interaccional: crecimiento, desarrollo, defensa o apareamiento. Dependiendo del contexto situacional de las entidades interactivas, signos o secuencias de ellos pueden tener diferentes significados y funciones; son reglas semánticas. Para algunos ¹³, la vida, desde la biología celular a la sociedad humana, se distingue de lo inerte por su dependencia de signos. En resumen, la biosemiótica incluye la semiosis a diferentes niveles de complejidad —intra e intercelular, intraorganísmico e interindividual—, desde la percepción de cuórum (*quórum sensing*) en bacterias y la comunicación entre plantas al habla.

Las plantas —quizás el reino organísmico con mayor éxito evolutivo— apareció hace circa 350 millones de años, y aquellas con flor y frutos —prerrequisito clave para la alimentación de los animales superiores— se desarrollaron hace apenas unos 150 millones de años. Las plantas superiores representan el 99% de la biomasa del planeta; y de ellas, el 84% son árboles. Como en todos los organismos, la evolución, desarrollo y crecimiento de las plantas dependen del éxito de procesos complejos de comunicación. La semioquímica vegetal agrupa cerca de cien mil sustancias o metabolitos secundarios diferentes. Raíces y hojas detectan señales ambientales naturales —gravedad, luz— o xenobióticas —diferentes plagas—, que comunican a la totalidad de la planta utilizando moléculas del tipo neurotransmisor, hormona o morfógeno; o a otros individuos mediante sustancias volátiles. Volviendo a *Avatar*, sorprende las similitudes entre las células vegetales y las neuronas, sobre todo respecto a las bases genético-moleculares de las enfermedades degenerativas humanas del tipo de las paraplejias espásticas hereditarias y las alteraciones en el desarrollo de los pelos absorbentes de las raíces, que garantizan la dirección correcta de crecimiento de estas ¹⁴.

«Percepción del cuórum» es la regulación de la expresión génica en respuesta a fluctuaciones en la densidad de la población celular. Tal percepción por la bacteria induce la producción y liberación de señales moleculares denominadas autoinductores que incrementan su concentración en función de la densidad celular. La detección de un umbral de concentración mínimo del autoinductor provoca una modificación de la expresión génica. Bacterias gram-positivas y gram-negativas utilizan circuitos de comunicación inducidos por la percepción del cuórum para regular un conjunto de actividades fisiológicas: simbiosis, virulencia, conjugación, producción de antibióticos, motilidad, esporulación o formación de biofilms. La comunicación intercelular mediante autoinductores ocurre entre microorganismos de la misma o de diferente especie, incluso inducen respuestas específicas por sus huéspedes. La evolución de la percepción de cuórum representa uno de los pasos iniciales en el desarrollo de la multicelularidad ¹⁵.

Conviene recordar la hipótesis de Ricard Solé ¹⁶ sobre «cerebros líquidos» frente a «cerebros sólidos»; ello sobre el problema de la cognición en sistemas naturales y artificiales. Propuso la idea de red neural fluida en el contexto de las colonias de hormigas, al que añadió el sistema inmune y retomó la comunicación en el mundo vegetal antes citado. En una red neural estándar como las del cerebro humano, las memorias quedan definidas sobre redes de conexiones sinápticas; en una

colonia de hormigas o en el sistema inmune el equivalente serían poblaciones de individuos que llevan a cabo tareas, aunque en el segundo también hay cierta clase de conexiones a través de señales químicas. ¿Podría formularse un marco teórico general de comunicación que complemente la propuesta de Shanon-Weaver?

Los primeros balbuceos

¿Qué distingue al lenguaje y su expresión hablada u oral de otras formas de comunicación? Tal vez, el hecho clave es un conjunto finito de sonidos que puede combinarse con infinitas posibilidades. Este conjunto de sonidos o fonemas se utiliza para crear unidades semánticas denominadas morfemas. Cada lengua tiene un conjunto distintivo de fonemas y reglas fonotácticas para combinarlos en morfemas y palabras, que podrán combinarse, de acuerdo a reglas singulares de sintaxis, en un número infinito de sentencias ¹⁷.

De manera independiente a su cultura, todos los infantes exhiben patrones universales de percepción y producción lingüística que no dependen del lenguaje específico que oigan. Al final del primer año el neonato ha aprendido, mediante la exposición a una lengua específica cuyas unidades fonéticas transmiten un determinado significado en esa lengua, a reconocer palabras aunque no las comprenda. Tras esos doce meses comprende, aproximadamente, 50 palabras y comienza a balbucear algo que remeda la lengua materna. A la edad de tres años se conocen, aproximadamente, mil palabras —frente a las 70.000 del adulto— con las que se crean frases que posibilitan una conversación. A pesar de su complejidad, cualquier niño, a los tres años domina los fundamentos del lenguaje. Producción y percepción del lenguaje se desarrollan simultáneamente.

A comienzos de la década de 1970, psicólogos demostraron que los infantes están extraordinariamente bien dotados para discernir unidades fonéticas en diferentes lenguas, aunque las oigan por vez primera. Esta facultad se denomina «percepción categorial»; exige estructuras y capacidades lingüístico-auditivas preexistentes y capacita para aprender cualquier lengua. Al nacer, somos lingüísticamente universales. Tal capacidad declina progresiva pero rápidamente, restringiendo este discernimiento fonético a su lengua materna. Los adultos tienen esta capacidad solo para las unidades fonéticas en las que son fluidos ¹⁸.

Antes de que el niño reconozca que las cosas y acontecimientos del mundo tienen nombre, memorizan patrones sonoros globales típicos de su lengua materna. Los infantes utilizan las señales prosódicas —cambios de tono, duración, pausas o sonoridad— del habla que aprenden. Las señales prosódicas transmiten información lingüística —diferencias en entonación y tono en determinadas lenguas— y paralingüística, como el estado emocional de quién habla. Tales señales las aprende el feto en el útero al escuchar la prosodia del habla materna, transmitida vía ósea ¹⁹.

Aunque el lenguaje se transmite típicamente a través de un canal de comunicación audio-vocal, los sordos lo hacen mediante un canal visuo-manual. Infantes sordos balbucean con sus manos en un tiempo, aproximadamente igual al de los controles. En ambos casos, la lectura de los labios refuerza la comprensión del comunicado. Ello soporta la idea de que las categorías habladas se definen auditiva y visualmente. ¿Qué provoca el cambio en la percepción lingüística a partir del primer año de vida? Parece que la exposición precoz a las voces induce algún tipo de proceso implícito de

aprendizaje que reduce la habilidad inicial de distinguir entre sonidos lingüísticos dispares. A partir de los seis meses los infantes comienzan a organizar los sonidos idiomáticos en categorías sobre la base de «prototipos fonéticos», lo que ocurre en unidades fonéticas de la lengua materna, modulados por la madre principalmente o el padre cuando les hablan: *motherese/parentese* o *baby talk* (maternés) ²⁰.

Los más jóvenes aprenden idiomas de manera más natural y eficiente que los adultos, una paradoja en cuanto las habilidades cognitivas del adulto son superiores. Quienes consideran que la adquisición del lenguaje no es más que una habilidad aprendida durante un periodo crítico en el desarrollo, sostienen que factores de maduración en la pubertad provocan cambios en los mecanismos neurales que controlan la adquisición del lenguaje ²¹. Otros estudios sobre el desarrollo sugieren que el aprendizaje de una primera lengua juega un papel importante. El aprendizaje de una lengua nativa provoca una especie de compromiso neural para detectar los patrones acústicos de esa lengua, y este compromiso obstaculiza el aprendizaje de una segunda lengua que, de aprenderse en edad adulta, exige una completa inmersión. En bilingües precoces las dos lenguas se procesan en la misma área, mientras que los tardíos lo hacen en áreas espacialmente separadas. La exposición precoz a la lengua materna sintoniza la circuitería neural para detectar las unidades fonéticas y patrones prosódicos de ese lenguaje. El aprendizaje de los patrones motores requeridos para hablar también implica un compromiso neural. Los patrones motores aprendidos para una determinada lengua son, a menudo, incompatibles con aquellos requeridos para la pronunciación de una segunda lengua, e interfieren con los esfuerzos para pronunciar la segunda lengua sin acento.

Con todo lo anterior pudieran remacharse tres puntos. Primero, una cuestión práctica; lingüistas y biólogos, junto con investigadores en las áreas de la psicología y de la antropología, deben ir más allá de un debate teórico improductivo consolidando un programa más colaborativo, de base empírica y comparada, enfocado a sacar a la luz componente compartidos (homólogos o análogos) unos y específicos otros, de la facultad del lenguaje. Segundo, la mayoría si no toda la «facultad de lenguaje en sentido amplio» se comparte con otras especies, mientras la «facultad de lenguaje en sentido restringido» es, seguramente, única a los humanos. Por último, una aproximación comparativa es más que probable que conduzca a nuevas hipótesis sobre las fuerzas evolutivas que condujeron al diseño de la facultad del lenguaje, y sugieren que la evolución de la FLN respondiera a otras razones ajenas al lenguaje. Por qué los humanos y no otras especies han desarrollado la capacidad de recursión para crear un sistema abierto e ilimitado de comunicación. La recursión en otros animales representa un sistema modular diseñado para una función particular (por ej., navegar) imposible de aplicar a otros sistemas, mientras que los humanos pueden aplicar la capacidad recursiva a otros problemas. Sin embargo, hay lenguas como el Pirahã, hablado por la tribu de igual nombre en la Amazonia, que aparentemente carecen de recursión aunque pueden construir y comunicar pensamientos recursivos ²².

¿Qué es el lenguaje?

A la vista de lo anterior, ¿qué es el lenguaje? Hay muchas definiciones que dependen de diferentes intereses ²³. Para el lego es un medio de expresar sus pensamientos y comunicarlos a otros. El humanista puede asumir que a través del lenguaje se construye la historia. El lingüista

puede contestar técnicamente: el lenguaje es un patrón de sonidos y significados que se relacionan según reglas establecidas. El evolucionista buscará una explicación neurobiológica; una especie de refinamiento del procesamiento de información polisensorial.

Robert C. Berwick y Noam Chomsky ²⁴ inician el primer capítulo —«Por qué ahora?»— de su reciente libro: «Nacemos llorando, pero aquellos gritos contienen los primeros esbozos del lenguaje. Los recién nacidos alemanes reproducen la melodía de la lengua alemana; los niños franceses balbucean el ritmo del francés aprendido aparentemente in útero. En sus primeros años el infante domina el sistema fonético de su lengua; pasados otros pocos años es capaz de mantener una conversación elemental. Esta sorprendente habilidad específica de la especie para adquirir cualquier lenguaje —la “facultad del lenguaje”— ha suscitado importantes preguntas biológicas [...] Siempre hubo interés en la evolución del lenguaje, en especial desde los orígenes de la gramática generativa a mediados del siglo XX. La gramática generativa buscó, desde el inicio, dar cuenta explícita de los lenguajes —gramáticas— de manera que pudiera explicar lo que llamamos Propiedad Básica del lenguaje: que un lenguaje es un sistema computacional finito que permite una infinitud de expresiones, y cada una tiene una interpretación definida en los sistemas semántico-pragmático y sensorio-motor (informalmente, pensamiento y sonido). Cuando esta propuesta fue planteada sus objetivos se considerados desmedidos [...] La teoría lingüística ha madurado. Los complejos sistemas de regulación lingüística inicialmente propuestos son cosa del pasado, y han sido reemplazados por aproximaciones más simples y evolutivamente plausibles. Desde entonces, ciertos componentes biológicos fundamentales asociados con el lenguaje, en particular el sistema “entrada-salida” —o *recepción-contestación*— de aprendizaje y producción vocal constituye parte del sistema que denominamos “externalización”, y que ha sido caracterizado biológica y genéticamente [...] Tenemos ahora buenas razones para creer que un componente clave del lenguaje humano —el mecanismo básico que dirige la sintaxis— es mucho más simple de lo que se había pensado hace apenas unas pocas décadas. Esto es una buena noticia para los estudiosos de la evolución de la biología y la lingüística [...] Cuanto más sepamos sobre como evolucionó el fenotipo y se estrechó la brecha entre nosotros y las especies que carecen de lenguaje, mejor resolveremos las dudas que plagaron la explicación darwiniana de la evolución del lenguaje: el problema Darwin-Wallace, tras el codescubrimiento de la evolución por selección natural. Alferd R. Wallace fue el primero en llamar la atención ante las dificultades de adaptar el convencionalismo darwiniano al lenguaje humano. Por un lado, Darwin sostiene una descendencia gradual a partir de un ancestro vía de una secuencia de modificaciones ponderadas; por otro lado, la inexistencia de otro animal que posea lenguaje viola el principio de Linneo-Darwin, *natura non facit saltum*: la selección natural obra solamente aprovechando pequeñas variaciones sucesivas; no puede dar nunca un gran salto bruco, sino que tiene que adelantar por pasos pequeños y seguros, aunque sean lentos» ²⁵.

El concepto del lenguaje como una clase de instinto fue propuesto por Charles R. Darwin en 1871. En *The Descent of Man* se contuvo con el lenguaje porque su confinamiento a los humanos parecía un reto a su teoría: «Tal como observa Horne Took, uno de los fundadores de la noble Ciencia de la filología, el lenguaje es un arte, como la fabricación de cerveza o de pan; pero la escritura hubiera sido un símil mayor. Ciertamente, no es un instinto verdadero, porque cada idioma debe aprenderse. Sin embargo difiere mucho de todas las artes ordinarias, porque el hombre tiene una tendencia instintiva a hablar, tal como vemos en el balbuceo de nuestros niños; pero ningún niño tiene la tendencia instintiva a elaborar cerveza, cocer pan o escribir. Además no hay en la actualidad ningún

filólogo que suponga que lenguaje alguno ha sido inventado de forma deliberada; ha sido desarrollado de forma lenta e inconsciente mediante muchos pasos [...] Los sonidos que emiten las aves, tal como Daines Barrington ha demostrado, “no son más innatos que el lenguaje en el hombre” [...] Con respecto al origen del lenguaje articulado, después de haber leído, por un lado, las interesantísimas obras de Mr. Hensleigh Wedgwood, el Rev. F. Farrar y el Prof. Schleicher, y por otro las célebres conferencias del Prof. Max Müller, no dudo de que el lenguaje debe su origen a la imitación y modificación de varios sonidos naturales, las voces de otros animales y los gritos instintivos del propio hombre, acompañados de signos y gestos [...] A medida que la voz era usada cada vez más, los órganos vocales se habrían reforzado y perfeccionado a través del principio de los efectos heredados del uso, y esto habría tenido su efecto sobre la capacidad de hablar. Pero la relación entre el uso continuado del lenguaje y el desarrollo del cerebro ha sido sin duda mucho más importante [...] La íntima conexión entre el cerebro, tal como ahora está desarrollado en nosotros, y la facultad de hablar, queda bien demostrada en aquellos casos curiosos de enfermedades cerebrales en las que el habla se halla especialmente afectada, como cuando se pierde la capacidad de recordar sustantivos, mientras pueden usarse correctamente otras palabras»²⁶.

Cualquier discusión sobre el origen del lenguaje estuvo censurada por la *Société de Linguistique de Paris* en 1866. En la década de 1950 las ciencias sociales estaban dominadas por el conductismo. La conducta se explicaba mediante unas pocas leyes de estímulo-respuesta aprendidas a partir de datos experimentales. En 1957, B.F. Skinner, en su libro *Verbal Behaviour*, propuso que el lenguaje, como cualquier otro comportamiento animal, se adquiere mediante aprendizaje, y se desarrolla durante la infancia como una función de estimulación externa continua, en especial la insistencia parental²⁷. En 1996 tuvo lugar la primera de una serie de conferencias bienales sobre evolución del lenguaje —*EvoLang*—, uno de los primeros intentos sistemáticos para introducir el lenguaje en el contexto neo-darwiniano de la moderna teoría evolutiva²⁸.

C.J. Cela-Conde y F.J. Ayala escriben: «A los efectos de evitar confusiones, repeticiones y precisiones inútiles, llamaremos en exclusiva lenguaje al de doble articulación. La comunicación humana, sea cual sea la lengua que elijamos, es de esa forma. El lenguaje de doble articulación implica el establecer una correspondencia fonético/semántica entre las palabras entendidas como sonidos y las mismas palabras entendidas como significados. Una primera articulación transforma series de sonidos simples, consonantes y vocales, en palabras; una segunda articulación transforma serie de palabras en frases, que son el resultado de la voluntad comunicativa [...] Las frases resultantes de la segunda articulación permiten generar una cantidad virtualmente infinita de mensajes, con la particularidad de que cualquier ser humano puede pronunciar, gracias a la lengua, un mensaje nuevo que no haya sido enunciado nunca antes [...] El estudio de tales constantes sintácticas ha sido la obra de Noam Chomsky»²⁹.

La biologicidad del lenguaje se aferró, desde el principio, en dos observaciones: las gramáticas generativa —conjunto de reglas, normalmente inconscientes, que nos capacita para comprender sentencias (lenguaje interno)— y universal —un conjunto de reglas inconscientes que nos permite decidir si una sentencia está correctamente formada— de Chomsky, y la proposición de Lenneberg sobre que el niño no aprende sino adquiere su idioma³⁰.

R.C. Berbick y N. Chomsky recapitulan los principios de las gramáticas generativa y universal y las detalladas reglas de transformación de las estructuras sintácticas —hasta 26 de ellas se sugirieron en 1957— en un sistema, lo más simple o mínimo posible —«Programa Minimalista»—, que asume tres propiedades clave: la sintaxis del lenguaje humano es jerárquica; las estructuras jerárquicas particulares asociadas con sentencias afectan su interpretación, y la estructura jerárquica no tiene límite. Punto cardinal de la propuesta es que se requiere una única y simple operación para construir la estructura jerárquica exigida por la sintaxis del lenguaje humano: Merge; operación que toma cualquiera de dos elementos sintácticos y los combina en una nueva estructura expresiva jerárquicamente superior. En términos simples, Merge forma conjuntos mediante algoritmos que satisfacen la condición de computación mínima a modo de unidades de procesamiento central (*central processing unit*, CPU). Esta nueva expresión sintáctica incorpora lo que se llamó, inicialmente, «Propiedad Básica» del lenguaje humano y que fue esbozado líneas atrás: 1) un sistema computacional interno que construye expresiones estructuradas jerárquicamente con interpretaciones semánticas que conforma interfaces con otros dos sistemas internos, principalmente 2) un sistema sensorio-motor para externalización o análisis y 3) un sistema conceptual para inferencia, interpretación, planificación y organización de la acción denominado pensamiento. Es importante insistir en que la externalización va más allá del aprendizaje y producción vocal/motora, abarcando otros aspectos del lenguaje como la formación de palabras (morfología) y su relación con los sonidos hablados (fonología y fonética), reajustando la memoria a la producción y prosodia. Por su parte, la internalización relaciona las estructuras sintácticas jerárquicas construidas por Merge a sistemas de razonamiento, inferencia, planificación y, en especial, recursión (exclusivo de FLN) ³¹. Lo anterior parece quedar respaldado por la idea que las gramáticas de los lenguajes han evolucionado de tal modo que los usuarios de una lengua pueden comunicarse utilizando sentencias que son relativamente fáciles de producir y entender, siendo una hipótesis probable la minimización de las distancias de dependencia sintáctica (*dependency length minimization*, DLM), tal como se ha comprobado para 37 lenguas ³².

Evolución del lenguaje: genes candidatos.

Parece existir una proposición común respecto a que el lenguaje debe haber evolucionado por selección natural, siendo el aprendizaje vocal —la capacidad de imitar sonidos— un rasgo sometido a evolución convergente, aunque independiente, en diversos linajes de aves y mamíferos, que incluyen pájaros cantores y humanos, respectivamente. Todo ello exige una estructura cerebral y un aparato fonador competentes, conectados y genéticamente determinados.

Andreas R. Pfenning *et al.* ³³ inician su publicación afirmando que la capacidad para aprender a producir vocalizaciones mediante la imitación de un modelo es un rasgo complejo que evolucionó de manera convergente en unos pocos linajes de mamíferos y aves. Linajes que incluyen humanos, cetáceos, pinnípedos, murciélagos y elefantes, entre los mamíferos, y pájaros cantores, loros y colibríes entre las aves. Aunque los primates no humanos tienen una capacidad limitada para modificar sus vocalizaciones innatas, no existe evidencia de que puedan aprender nuevas vocalizaciones. Las especies que aprenden a vocalizar también comparten balbuceo, deterioro del aprendizaje vocal inducido por sordera y circuitos en el cerebro anterior que controlan el aprendizaje y producción de las vocalizaciones. Tales circuitos incluyen un tracto corticoestriado y conexiones directas entre áreas corticales motoras —corteza motora laríngea en el humano, (*human*

laryngeal motor cortex, LMC), y núcleo robusto del arqueado pálido en pájaros (*songbird robust nucleus of the arcopallium*, RA – similar a los núcleos basales del cerebro humano) al tronco motor vocal y neuronas respiratorias para la fonación. Un mecanismo potencial para explicar la evolución convergente de los sistemas cerebrales es un modelo jerárquico en el que grandes estructuras cerebrales —superregiones— se especializan en múltiples subregiones —modularidad— que llevan a cabo funciones diferentes pero integradas ³⁴.

Los autores antes indicados proponen que uno o más genes responsables de un rasgo complejo pueden mostrar evolución convergente entre especies separadas hace decenas o cientos de millones de años de un ancestro común. Examinan si ello se cumple en el caso del aprendizaje vocal entre pájaros y humanos, especies separadas de aquel ancestro hace aproximadamente 68 millones de años (entre pájaros), y 310 millones de años (entre pájaros y humanos). Sus estudios indican que comportamiento y convergencia neuroanatómica para el rasgo aprendizaje vocal se asocian con convergencia molecular de cambios en la expresión génica en los circuitos que controlan tal rasgo. Encontraron 288 genes que contribuyen significativamente a la especialización compartida del *striatum* por aves y humanos, y en un estudio de la jerarquización funcional fueron reduciendo el número de genes implicados a 78, 40 y 15. AL final seleccionaron cinco genes candidatos en el proceso específico de aprendizaje vocal: *ROBO1*, *SLIT1*, *FOXP2*, *NEUROD6* y *PVALB* ³⁵.

FOXP2 es una proteína miembro de la familia del factor de transcripción *Forkhead box* (FOX, FOX1-4). Solo los genes *FOXP1* y *FOXP2* han sido relacionados con trastornos cognitivos: el primero con trastornos del neurodesarrollo y el segundo con dispraxia verbal ³⁶. Mutaciones heterocigóticas del gen *FOXP2* fueron las primeras mutaciones génicas relacionadas de manera directa con trastornos del habla y del lenguaje. KE son las siglas médicas que identifican una familia británica en la que la mitad de sus miembros sufren dispraxia verbal grave. A finales de la década de 1980 varios niños de esa familia fueron atendidos en la unidad de educación especial de una escuela primaria londinense. El pedigrí familiar —cuatro generaciones— indica que se transmite como un rasgo monogénico autosómico dominante. La lingüista canadiense Myrna Gopnik ³⁷ sospechó que el trastorno era fundamentalmente un defecto en la generación de reglas morfosintácticas, un déficit gramatical, lo que condujo al concepto de «gen gramatical». Faraneh Vargha-Khadem *et al.* ³⁸ estudiaron 13 miembros afectados (edad media 24 años) y 8 no afectados (edad media 14 años), mediante test de producción y comprensión de lenguaje, que incluían gramática, fonología, lectura y escritura. Con excepción de una persona afectada, el resto fueron las mismas que las estudiadas por la lingüista canadiense. Las conclusiones fueron que el trastorno hereditario de la familia KE presenta un fenotipo complejo que trasciende la generación alterada de reglas sintácticas e incluye una evidente discapacidad intelectual, lingüística y de la función orofacial; conclusiones que no apoyan la existencia de un gen gramatical, aunque las dificultades lingüísticas constituyen una parte importante del fenotipo. El sujeto sabe lo que quiere decir pero es incapaz de articular la expresión oral. Pocos años después se llevó a cabo estudios mediante tomografía de emisión de positrones (*positron emission tomography*, PET) y e imagen mediante resonancia magnética (*magnetic resonance imaging*, MRI), señalando alteraciones funcionales en las áreas motoras corticales y subcorticales del lóbulo frontal y anomalías estructurales en varias de esas mismas áreas, en particular en un núcleo caudado anormalmente pequeño bilateralmente. Estudios parejos de ligamiento señalaron la región *SPCH1* en el brazo corto del cromosoma 7 (7q31) ³⁹. Los estudios culminaron con la identificación del gen *FOXP2* como uno de los

protagonistas implicados en el proceso de desarrollo que culmina en el lenguaje y su expresión hablada. La comparación de las secuencias de *FOXP2* humano con las de primates y ratón muestra, como se indicó anteriormente, que el gen humano contiene un patrón de polimorfismo nucleotídico que sugiere haber sido objeto de selección positiva durante la reciente evolución humana ⁴⁰.

El grupo de S.E. Fisher ha estudiado en profundidad el papel de *FOXP2* en la modulación de la formación del entramado de conexión interneuronal. *FOXP2* regula la expresión de otros factores de transcripción implicados en el crecimiento y maduración de neuritas, y han logrado modelos para el papel de *FOXP2* en la función y disfunción del lenguaje y habla humana en pájaros cantores. En resumen, la forma humanizada de *FOXP2* es el principal candidato para desarrollar competencia lingüística. La transgénesis *FOXP2*^{hum/hum} al ratón afecta al aprendizaje declarativo —información consistente en hechos o conceptos— y procedimental —ejecución de tareas para resolver problemas—, y a la neuroplasticidad del estriado. El fenotipo humanizado de *FOXP2* refleja una sintonización especial del sistema corticoestriado implicado en los aprendizajes declarativo y procedimental, una capacidad que contribuye a adaptar el cerebro humano para la adquisición de lenguaje y su expresión oral ⁴¹.

Se ha propuesto que algunos de los trastornos hereditarios del neurodesarrollo apoyan la hipótesis que, en general, algunas capacidades cognitivas pueden estar intactas y solo el lenguaje afectado (por ej., SLI), o que módulos funcionales selectivos están afectados mientras otros, como el lenguaje, se muestran normales (por ej., síndrome de Williams-Beuren). Tales interpretaciones se utilizan en apoyo de una preservación modular del lenguaje o de restricciones atípicas del desarrollo cognitivo; sin embargo, en ninguno de los casos hay evidencia de focalización funcional. En el primer caso suele haber algún grado de afectación cognitiva y un incremento de sustancia blanca que influye en las conexiones interhemisféricas y córtico-corticales; además, las contribuciones independientes de numerosos genes y loci génicos y la implicación de múltiples mecanismos patológicos, algunos solapantes con dislexia, no apoyan una tesis modular del SLI. Por otro lado, como el lenguaje emerge de múltiples atributos (atención compartida, detección de patrones de habla, discriminaciones fonéticas y fonémicas o velocidad de procesamiento del lenguaje), una discreta disminución en cualquiera de esas capacidades puede contribuir al fenotipo SLI. La capacidad lectora se adquiere a través de enseñanza y entrenamiento. La discapacidad para leer (*reading disability*, RD) o dislexia afecta una proporción significativa de jóvenes en edad escolar (5 % - 10 %), incapaces en mayor o menor grado de desarrollar tal aptitud a pesar de una inteligencia y oportunidad educativa normales; es más frecuente en lenguajes no transparentes (por ej., inglés) que en aquellos transparentes (por ej., español o italiano) en los que el diagnóstico se realiza sobre la base de la velocidad de lectura. Tal dificultad para aprender a leer y, sobre todo, deletrear se atribuye a disfunciones cerebrales específicas mal comprendidas. Se acepta que las bases neurológicas de la dislexia se deben, en gran parte, a factores genéticos que incluyen poligenicidad —dos o más genes contribuyen al fenotipo— y heterogeneidad —similar fenotipo puede tener múltiples orígenes en individuos diferentes ⁴².

El aprendizaje de la correspondencia grafema-fonema y como consecuencia el proceso completo de lectura se compromete si los sonidos están pobremente representados, almacenados o recordados. Aunque hay un consenso generalizado en reconocer el déficit fonológico en individuos disléxicos, se considera a menudo como un efecto secundario a un contexto más amplio. De hecho, otras tres

teorías relacionan las causas de la dificultad lectora a disfunción auditiva, procesamiento visual y perturbaciones en el control motor. La teoría magnocelular es un intento para integrar todas esas observaciones, postulando que el fracaso en la vía magnocelular afecta facetas sensoriales —visual, auditiva y táctil— tanto como a la regulación cerebelosa conducente a un déficit del control motor. El cuadro es más complicado por la concurrencia de RD con otros trastornos, en particular con trastorno déficit de atención/hiperactividad (*attention déficit/hyperactivity*, ADHD) y SLI ⁴³.

Se acepta que la emergencia del comportamiento humano moderno hace, aproximadamente, 200.000 años requirió algún cambio biológico específico desencadenado por una o más mutaciones génicas. Se ha sugerido que el amanecer de la cultura humana se debió a un único cambio genético que «favoreció la singular capacidad moderna para adaptarse a un amplio marco de circunstancias naturales y sociales» ⁴⁴. Numerosos matices dan cuenta de que la evolución humana asume implícitamente que los cambios biológicos deben preceder a los cambios culturales ⁴⁵. Variaciones en el tamaño, circuitería y fisiología del cerebro humano confluyeron en una cognición avanzada que transformó los repertorios de comportamiento que abarcan desde el lenguaje al uso de herramientas, la ciencia y el arte: «Los cambios genéticos que subyacen potencialmente en la evolución del cerebro humano abarcan desde mutaciones puntuales a modificaciones genómicas a gran escala. Paralelamente, las consecuencias funcionales de tales cambios genéticos varían en intensidad e incluyen modificaciones en las secuencias aminoacídicas en las proteínas, cambios en los reguladores-cis e incluso la emergencia de nuevos genes o la extinción de otros existentes» ⁴⁶.

A partir de estudios de los cambios evolutivos que se traducen en diferentes tipos de mutaciones génicas que implican factores de transcripción o de microARN y elementos de regulación proximal, se han sugerido dos fases en la trayectoria evolutiva del cerebro humano. Una prolongada de incremento gradual en el tamaño del cerebro acompañada por reorganización cortical, seguida de una más corta de remodelación de regiones específicas. Esta segunda fase, que condujo a la emergencia de rasgos cognitivos que hicieron posible la explosión cultural humana —*big-bang* cultural— hace, aproximadamente, 200.000 años, pudo deberse a unas pocas mutaciones que afectaron la expresión y/o la estructura primaria de reguladores del desarrollo. Sin embargo, la emergencia de habilidades cognitivas que permiten a los humanos crear, acumular y transmitir conocimiento cultural entre generaciones puede que haya tenido un coste: «Una rápida y corta fase de evolución cognitiva puede que no haya proporcionado el tiempo suficiente para afinar el proceso y dotarlo de los recursos suficientes para enfrentarse con eficacia a perturbaciones ambientales e incluso las naturales de la evolución genética, lo que puede haber resultado en la alta frecuencia de trastornos psicológicos humanos asociados con alteraciones del desarrollo cerebral; por ej. esquizofrenia» ⁴⁷.

La comparación entre los genomas humanos y de primates muestra algunos cambios genéticos que pueden haber sido de crucial importancia en la evolución del linaje humano tras su separación del ancestro común con el chimpancé aproximadamente seis millones de años atrás. Una estrategia se ocupa de la pérdida de genes que se siguen de consecuencias funcionales. En humanos se inactiva uno de los genes que codifican cadena pesada de miosina; la isoforma codificada por ese gen se expresa en los músculos masticadores, por lo que su ausencia puede haber contribuido a la reducción del aparato masticador en los ancestros humanos. Otras dos delecciones afectan, una al desarrollo de espinas peneanas o peniles características de los primates; y otra a un potenciador, que

puede limitar la división celular en la zona subventricular durante el desarrollo del cortex cerebral; un hecho que puede estar asociado con la expansión del tamaño del cerebro humano. Otras diferencias génicas afectan diferentes receptores celulares del sistema inmunológico ⁴⁸. Otra fuente de información para identificar cambios funcionales relevantes ocurridos en la especie humana tras su separación del tronco común con el chimpancé, ha sido el descubrimiento inesperado de «regiones humanas aceleradas» (*human accelerated regions*, HARs). La conservación de las secuencias HAR a lo largo del árbol evolutivo de los vertebrados y aún más en los mamíferos, sugiere su relación con compromisos funcionales de capital importancia, mientras que el incremento en la tasa de sustituciones en el linaje humano sugiere que tales funciones han cambiado o incluso suprimido en los humanos. De las HAR estudiadas pueden destacarse: una codifica un ARN que se expresa en una subclase de neuronas de la corteza cerebral humana y, al parecer, responsable de su estructura laminar y columnar e implicada en síndromes neurológicos; otras están implicadas en la estructura de los miembros como la capacidad opositora del pulgar y la adaptación de los dedos de los pies para facilitar la posición bípeda y la marcha erguida, y en el desarrollo ocular ⁴⁹. En tercer lugar, determinados genes pueden ganar eficiencia funcional bien mediante sustituciones de nucleótidos específicos o por duplicaciones/delecciones incompletas. Sirvan de ejemplo los genes *SRGAP2* y *FOXP2*; el primero presente una vez en el genoma del primate y que se ha duplicado tres veces en el humano; una de las duplicaciones codifica una proteína responsable de la densidad y longitud de espinas neuronales, y el segundo involucrado en la ontogénesis de diferentes órganos y que la inactivación de una copia en el humano resulta en severas alteraciones del lenguaje y del habla. Se especula que *SRGAP2* y *FOXP2* son los primeros miembros de un conjunto de genes que cambiaron su función hace 2-3 millones de años, cuando el cerebro de nuestros ancestros creció y les permitió abordar tareas complejas. Una mutación del gen *FOXP2* sucedió tras la divergencia de la línea humanoide del chimpancé; mutación compartida por humanos arcaicos y modernos. Pero tras la divergencia entre hombres arcaicos y modernos se produjo, en estos últimos una segunda mutación que afecta un sitio de acoplamiento de un factor de transcripción único de los humanos modernos ⁵⁰.

El sistema oral.

Para algunos investigadores, el hallazgo de las primeras herramientas de piedra, datadas hace 2,4 millones, sugiere la capacidad de hablar. Otro posible mojón puede situarse hace 2 millones de años, cuando el cerebro de los homínidos comenzó un periodo de rápida expansión; el estudio de moldes endocraneales en calotas sugirió la existencia de las áreas asociadas al lenguaje en la corteza frontal y lóbulo temporal izquierdos. Pero el lenguaje y su expresión oral, cómo otras finas actividades motoras, requieren un control motor extraordinariamente preciso. Movimientos elaborados de respiración, laringe, lengua y musculatura facial deben sincronizarse con la actividad cognitiva. Varios investigadores sugieren que el lenguaje y el habla debieron evolucionar hace 100.000-50.000 años; sin embargo, la bibliografía no recoge una opinión unánime ⁵¹. Los descubrimientos recientes sobre la datación de las pinturas en diversas cuevas del norte de España complica el panorama: los primeros artistas europeos fueron Neandertales. ¿Fue esta creatividad artística de los Neandertales equivalente al arte y simbolismo de los humanos modernos? Si fuera así, habría que retroceder alrededor de 100.000 años en la aparición de las habilidades cognitivas del hombre moderno. La brecha entre ambos humanos se estrecharía, pero aun no se ha cerrado ⁵².

En humanos y otros mamíferos, la laringe es una estructura compleja construida con cartílago, músculos y otros tejidos blandos. Las cuerdas vocales, situadas en el cartílago tiroideo, actúan a modo de válvula con extraordinaria capacidad de respuesta que se abre y cierra, durante la fonación, liberando soplos de aire con una frecuencia determinada por la tasa de flujo pulmonar espirado y el grado de tensión de los músculos laríngeos. La tasa a la que los soplos de aire son liberados se denomina frecuencia fundamental de fonación. En humanos, las vocalizaciones son modificadas en la vía aérea por encima de las cuerdas vocales —tracto vocal supralaríngeo, *supralaryngeal vocal tract*, SVT— mediante el posicionamiento de la lengua, labios, músculos faciales y laringe. Todo ello altera el perfil del SVT que permite filtrar los soplos de aire al atravesarlo. Como resultado el SVT actúa sobre la señal acústica de manera similar a como un tubo de órgano de una longitud y perfil particulares determina la frecuencia de la energía acústica de una nota musical; sin embargo, mientras todas las notas producidas por los tubos de un órgano corresponden a múltiplos de frecuencia inferiores, el SVT humano es extremadamente maleable y cambia constantemente su perfil. El tracto vocal de los primates se divide en dos secciones, una porción horizontal (SVT_H) en la cavidad oral, que incluye boca y orofaringe, y otra vertical (SVT_V) en la garganta o faringe, localizada detrás de la lengua y por arriba de la laringe y que se extiende desde el paladar blando a las cuerdas vocales. En los humanos adultos las dos porciones del SVT forman un ángulo recto siendo de igual longitud: $SVT_H / SVT_V = 1/1$. Ello permite pronunciar vocales (sonido emitido con el tracto vocal abierto) y consonantes (sonido emitido mediante constricción del tracto vocal); también, tal configuración paga el precio de problemas de incompatibilidad entre habla y deglución⁵³.

Neuroanatomía funcional.

El estudio del cerebro, orientado a comprender los mecanismos neurales de las funciones cognitivas, comenzó a finales del siglo XVIII, cuando el neuroanatómico alemán Franz Joseph Gall⁵⁴ propuso que las diferentes funciones mentales se localizaban en unidades cerebrales discretas. Los detalles de las bases neurales del lenguaje se hicieron aparentes en el estudio de trastornos adquiridos del lenguaje denominados afasias, causadas por lesiones vasculares (hemorragias o trombosis), traumatismos craneoencefálicos o enfermedades neurodegenerativas como Alzheimer, Parkinson o Pick. En la segunda mitad del siglo XIX, tras los estudios pioneros de Paul Broca⁵⁵, el estudio de pacientes con afasia revelaron que la lesión de dos áreas cerebrales, área de Broca —en la región fronto-lateral izquierda— y área de Wernicke —en la porción postero-superior del lóbulo temporal izquierdo— se asociaban con distintos tipos de trastornos del lenguaje: afasia de Broca y afasia de Wernicke. Sobre la base de aquellos estudios, Carl Wernicke⁵⁶ formuló un modelo del procesamiento neural del lenguaje que, en sus aspectos generales, ha resistido la prueba del tiempo: dos áreas especializadas del procesamiento del lenguaje área, siendo el hemisferio izquierdo dominante para el lenguaje (lateralización o asimetría anatómico-funcional cerebral)⁵⁷. En la década de 1960, a la vista de nuevas observaciones, el modelo fue revisado. En el modelo denominado Wernicke-Geschwind, el área de Wernicke analiza las señales acústicas —palabras—, mientras la de Broca organiza la articulación del habla; el fascículo arqueado —*fasciculus arquatus*— representa una vía de comunicación unidireccional desde Wernicke a Broca, y ambas áreas interactúan con otras de asociación. El hecho de la dominancia del hemisferio izquierdo en el procesamiento fonémico y gramatical no significa que el hemisferio derecho quede excluido. Lesiones en este hemisferio provocan un discurso emocionalmente plano y tienen dificultad en ordenar las frases en

un discurso coherente. Por su parte, el modelo Wernicke-Geschwind también es válido para la capacidad de leer y escribir. Un hecho a tener en cuenta es que las hipótesis sobre el lenguaje comenzaron a construirse a partir de estudios de lesiones cerebrales que afectaban tal capacidad, en especial afasias secundarias a tumores o accidentes cerebrovasculares ⁵⁸.

En los últimos 20 años, técnicas funcionales de imagen, tractografía, registros directos de potenciales eléctricos en la corteza expuesta por cirugía cerebral en pacientes despiertos y avances en psicolingüística, han obligado a revisar el modelo. Se ha llegado a proponer «la muerte de Broca y Wernicke» ⁵⁹. Esta tesis defiende que ni el modelo clásico Wernicke-Lichtheim-Geschwind ni la terminología asociada, revolucionarios en su momento son adecuados para estudiar la neurobiología del lenguaje actual. Para los autores el modelo clásico se construye sobre una anatomía obsoleta —las denominadas áreas de Broca y de Wernicke son tan amplias que no son citoarquitectónica ni mieloarquitectónica homogéneas—; no representa adecuadamente la conectividad relevante para el lenguaje; ofrece una perspectiva modular y linguocéntrica del lenguaje, y se ocupa de estructuras corticales obviando regiones subcorticales y conexiones relevantes.

Las nuevas evidencias indican que, al menos, tres sistemas conectan funcionalmente los centros de percepción y producción del lenguaje con la red que soporta el conocimiento conceptual. Las áreas de Broca y Wernicke, sectores del cortex insular y ganglios basales forman un sistema: «sistema de implementación lingüística» que analiza las señales auditivas recibidas, activa el conocimiento conceptual, soporta las construcciones fonémica y gramatical, y controla el habla. Este sistema está rodeado anatómicamente por un segundo: «sistema de mediación» formado por numerosas regiones separadas situadas en las áreas de asociación temporal, parietal y frontal. Tales regiones actúan a modo de bróker entre el sistema de implementación y un tercer sistema —«sistema conceptual»— formado por una colección de regiones distribuidas por las áreas de asociación ⁶⁰.

Especificidad neuronal.

Hace siglos, Ibn Jaldún ⁶¹ planteó que la lengua es una habilidad técnica (¿antecedente de E.H. Lenneberg); es decir, que se aprende por repetición imitativa, como los oficios que consisten en destrezas para expresar las ideas. Aprendizaje vocal es la capacidad de aprender a producir vocalizaciones mediante imitación de un modelo. Este rasgo complejo ha evolucionado en unos pocos linajes de mamíferos y aves. Incluyen humanos, cetáceos, pinnípedos, murciélagos y elefantes, entre los mamíferos, y pájaros cantores, loros y colibríes, entre las aves. Aunque los primates no humanos tienen una capacidad limitada para modificar sus vocalizaciones innatas no existen pruebas ciertas de que puedan aprender vocalizaciones nuevas. Las especies capaces de aprendizaje vocal comparten el desarrollo de balbuceo, deterioro del aprendizaje vocal inducido por sordera, aparición de dialectos y circuitos prosencefálicos que controlan el aprendizaje y producción de vocalizaciones.

A comienzos del siglo pasado, Korbinian Brodmann (1868-1918) subdividió el cortex agranular del lóbulo frontal de los primates en dos extensas áreas citoarquitectónicas: área 4 (contiene células piramidales gigantes), y área 6 (escaso contenido en dichas células piramidales). Tan simple subdivisión anatómica implica pareja división funcional que delimita dos áreas motoras principales. El «área motora primaria» —formada por el área 4 y la mayor parte del área 6— localizada en la

convexidad cerebral lateral, y el «área motora suplementaria» formada por el sector del área 6 ubicado en la superficie mesial cerebral. El resto del área 6 conforma el «área premotora». Diversos estudios posteriores mostraron un cortex frontal agranular más complejo, formado por un mosaico de áreas con diferencias distintivas en estructura y conectividad. Entre ellas, la denominada F5 tiene particular interés por sus funciones complejas, entre otras está implicada en los movimientos de las manos —parte dorsal— y boca —parte rostral⁶².

Michael C. Corbalis iniciaba un artículo: «Ramachandran comentó que las neuronas especulares/espejo significarían para la psicología lo que el ADN significó para la biología». La clase de neuronas referidas se activan cuando un individuo ejecuta un acto motor específico o cuando observa una acción igual o similar por otro individuo— fue descrita por vez primera por el grupo de Giacomo Rizzolatti en 1992: «Movimientos de la mano dirigidos hacia un objeto como agarrar, sostener o desgarrar, activan neuronas de la parte rostral del cortex premotor inferior del macaco. Muchas de esas neuronas también se activan cuando el animal observa movimientos similares realizados por el experimentador». El nombre definitivo tuvo que esperar⁶³.

El grupo antes citado profundizó en el grupo particular del grupo dorsal que se activaban cuando el mono realizaba movimientos activos con las manos y cuando observaba movimientos similares realizados por el experimentador. Registraron la actividad de medio centenar de neuronas del área F5, que descargaron cuando el mono realizaba movimientos activos y cuando observaba acciones con significado específico realizadas por el experimentador. «Nos referiremos a esas neuronas como «neuronas espejo» o «neuronas especulares» (*mirror neurons*)». Las neuronas especulares responden a la observación de una acción determinada. A) respuesta visual: mover la mano para agarrar algo, colocar algo sobre un soporte, tocar y mover un objeto para asirlo, aproximar ambas manos o tener algo en la mano; también hubo respuesta de algunas neuronas a la preferencia de mano y a la dirección de la acción. B) La respuesta motora fue indistinguible respecto a las acciones descritas desde el punto de vista observacional. De ello, los autores concluyeron que dos propiedades principales caracterizan las neuronas especulares: responden a la observación de acciones con sentido y a la realización de movimientos activos; y no existe selectividad para la significación del objeto. Las neuronas F5 solo se activan ante movimientos transitivos (por e.j., alzar la mano para coger un plátano), pero no intransitivos (por e.j., alzar la mano). F5 no recibe señales directas desde las áreas visuales occipitales; su proveedor principal cortical se ubica en el lóbulo parietal inferior, en particular del área anterior intraparietal (AIP) 7b; aunque la práctica totalidad —pero no todas— de sus neuronas no responden como las especulares de F5. Sin embargo, neuronas con propiedades similares a las especulares son numerosas en la región más caudal del surco temporal superior; tanto que ambas poblaciones neuronales parece que codifican las mismas acciones. A la vista de la distinción entre mapas corticales pragmáticos y semánticos, el grupo de postula que el surco temporal superior se ocupa de la representación semántica de las interacciones mano-objeto, mientras F5 lo hace desde el lado pragmático⁶⁴.

Se ha sugerido que la función de las neuronas especulares sea generar una incorporación mental del movimiento; representación con diferentes funciones complementarias, como el aprendizaje motor y la comprensión del significado del movimiento. Ello permite reconocer una acción de otras análogas y utilizar tal información en beneficio propio para actuar correctamente. Se admite que adultos y niños aprenden por imitación, proceso que puede estar basado en un mecanismo de

complementariedad observación/ejecución similar al representado por las neuronas especulares. Tal mecanismo puede, también, extraer los elementos esenciales que describen el agente de la acción —brazo, mano, cara, labios...— y, por otro lado, codificarlos en conjuntos específicos de neuronas con propiedades motoras como un «vocabulario motor» F5.

Un estímulo de la máxima importancia para los primates, los humanos en particular, es el formado a expensas de acciones realizadas por otros individuos. Si queremos sobrevivir, debemos comprender las acciones de los otros; más aún, sin comprensión de las acciones es imposible la organización social. Cuando un individuo emite una acción, conoce o predice sus consecuencias. Ello es el resultado de una asociación entre la representación del acto motor, codificado en centros motores, y la consecuencia de la acción. En el caso de la especie humana hay otra facultad que depende de la observación de otros: el aprendizaje por imitación. A diferencia de la mayoría de las especies, la humana aprende por imitación, facultad que es básica de la cultura humana. Las neuronas especulares pueden ser el medio por el que este tipo de conocimiento puede aplicarse a acciones realizados por otros.

Sin embargo persiste la polémica sobre la existencia de células idénticas a las del macaco en el cerebro humano ⁶⁵. En resumen, un sistema neuronal capaz de integrar y procesar vocalización y gestos puede proporcionar un medio para compatibilizar comprensión e imitación. ¿Existe tal sistema en la especie humana? Estudios mediante estimulación magnética transcranial del cortex motor en sujetos sanos, fMRI y PET parecen confirmar la activación del surco temporal superior y la parte posterior del giro frontal inferior. Se acepta que la parte caudal del giro frontal inferior del cerebro humano es el homólogo cortical del área F5 del cerebro del mono. Sin embargo, mientras que en F5 están representados mano y boca, la parte caudal del giro frontal inferior se considera clásicamente un área de lenguaje (área de Broca). Si se acepta la homología entre el área F5 de la corteza del primate y el área de Broca humana, puede especularse que neuronas del tipo especular en esta última pueden codificar gestos fonéticos y representar el sustrato neurofisiológico para la percepción del habla.

Con todo ello, palabras, gramática y fonología son entidades lingüísticamente diferentes, y sus correspondientes sustratos neurales son difíciles de distinguir en las áreas macroscópicas cerebrales. Sin embargo, utilizando electrofisiología endocraneal separan en tiempo y espacio los correspondientes componentes del circuito «intención articulación» en el proceso del habla. Situando sondas intramononeuronales en el área expandida de Broca, registran distinta actividad neuronal para la secuencia de los procesamientos léxico (selección de lema, ~200 ms), gramatical (recuperación de códigos morfémicos, ~320 ms) y fonológico (decodificación fonológico-fonética, ~450 ms). Ello sugiere la implementación de una secuencia de procesamiento lingüístico preestablecida computacionalmente ⁶⁶.

En resumen,

Recuerda David lo que Ayala nos enseñó: «los humanos hablan; las hormigas y las abejas se comunican. Como otros animales, los humanos gritan y gesticulan para comunicarse, pero solo nuestra especie es capaz de conectar sonidos definidos con ideas precisas, y esto depende del desarrollo de facultades mentales. El lenguaje, remacha Ayala, es uno de los rasgos del comportamiento más distintivos de nuestra especie. Ningún otro animal habla como nosotros, por

medio de lenguajes creativos simbólicos. Cuando nos enfrentamos con la evolución del lenguaje, nos topamos con la cuestión de cómo y cuando tuvo lugar esta evolución. La facultad del lenguaje requiere un sustrato previo único de los humanos: una inteligencia avanzada como existe en el *Homo sapiens*, y solo en el *Homo sapiens* entre las especies vivientes. Otro rasgo es que la competencia lingüística se logra con rapidez y sin un sistema de aprendizaje estructurado, lo que exige la existencia de alguna predisposición genética innata. También podemos asumir que las capacidades cognitivas necesarias para elaborar objetos con un alto contenido simbólico, como el arte y otras formas de representación, no deben ser muy diferentes de aquellas que nos permiten hablar. Sin duda, David, las próximas décadas incrementarán nuestros conocimientos sobre todas estas cuestiones»⁶⁷.

Notas

1-Ayala, F.J. (2014), «Introducción», en: *Evolución para David*, Pamplona: UPNA-Editorial Laetoli, S.L.; pg. 9-13.

2-Avise, J.C., Ayala, F.J. (2007), «Preface to the *In the Light of Evolution Series*», en: G.F. Striedter, J.C. Avise, F.J. Ayala, eds., *In the Light of Evolution*, vol. VI: *Brain and Behaviour*, Arthur M. Sackler Colloquia of the National Academy of Sciences, Washington, D.C.: The National Academies Press, 2013; pg. xiii-xiv. <http://nap.edu/13462>.

3-Dobzhansky, T. (1973), «Nothing in Biology makes sense except in the light of Evolution», *American Biology Teacher* 35: 125-9.

4-Cela-Conde, C.J., Marty, G. (1998), «Beyond biological evolution: mind, morals, and culture», en: R.J. Russell, W.R. Stoeger, F.J. Ayala, eds., *Evolutionary and Molecular Biology. Scientific Perspectives on Divine Action*, Vatican City State: Vatican Observatory Publications – Berkeley, CA: Center for Theology and Natural Sciences; cap. IV. Biology, Ethics, and the Problem of Evil, pg. 445-62.

5-Ayala, F.J. (2015), «Lenguaje», en: *¿De Dónde Vengo? ¿Quién Soy? ¿A Dónde Voy? Ensayos sobre la Naturaleza Humana, la Ética y la Religión*, Madrid: Alianza Editorial, S.A.; pg. 252-8. *Ibidem* (2014), «El lenguaje», en: *Evolución para David*, Pamplona: UPNA-Editorial Laetoli, S.L.; cap. 9, pg. 129-43.

6-Shannon, C.E. (1948), «A mathematical theory of communication», *The Bell System Technical Journal* 1948; 27 (July, October): 379-423, 623-56. Shannon, C.E., Weaver, W. (1949), *The Mathematical Theory of Communication*, Urbana, IL: University of Illinois Press (contiene un capítulo adicional —«Una panorámica de la teoría para un público general»— escrito por W. Weaver; resumen que publicó como artículo ese mismo año: «*The mathematics of communication. An important new theory is base on the statistical character of language. In it the concept of entropy is closely linked with the concept of information*», *Scientific American* 181 (1): 11-5.

7- John von Neumann indicó que el físico austriaco Ludwig Boltzmann sugirió, en el siglo XIX, que algunos conceptos de la mecánica estadística eran aplicables al concepto de información. Otros científicos, en especial Norbert Wiener realizaron importantes contribuciones, y el trabajo de Claude Shannon estuvo precedido por los de Ralph V.L. Hartley (Teorema de Shannon-Hartley) y Harry Nyquist (Teorema de muestreo de Nyquist-Shannon), de la misma organización (*Bell Telephone Laboratories*). Ben-Naim, A. (2008), *A Farewell to Entropy: Statistical*

Thermodynamics Based on Information. $S = \log W$, New Jersey: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. Gleick, J. (2011), *The Information: A History, a Theory, a Flood*, New York: Pantheon Book-Random House. Wiener, N. (1956), «What is Information Theory?» *IRE Transaction on Information June*: 48. Hartley, R.V.L. (1928) «Transmission of information», *Bell System Technical Journal* 7 (3): 535-63. Nyquist, H. (1928), «Certain topics in telegraph transmission theory», *Transaction of the A.I.E.E.* Feb: 617-44.

8-Holodowsky, J., Mahto, M., Raynor, M.E., Cotteller, M. (2017), *Inside the Internet of Things (IoT). A Primer on the Technologies Building the IoT*, Deloitte University Press. https://www2.deloitte.com/content/dam/insights/us/articles/iot-primer-iot-technologies-applications/DUP_1102_InsideTheInternetOfThings.pdf. CISCO, Internet Of Everything, <http://ioeassessment.cisco.com/see>.

9-Stamets, P. (1999) «Earth's natural internet», *Whole Earth*, Fall; <http://www.wholeearth.com/issue/2098/article/86/earth's.natural.internet>.

10-Fleming, N. (2014), «Plants talk to each other using an internet of fungus», *BBC* 11 November. Cameron, J. (2009), *Avatar*, «Dr. Grace Augustine: *I'm talking about something real and measurable in the biology of the forest. Selfridge: Which is what exactly? Dr. Grace Augustine: What we think we know - is that there's some kind of electrochemical communication between the roots of the trees. Like the synapses between neurons*», Quotes – Avatar; <http://www.imdb.com/title/tt0499549/quotes/qt1131653>.

11-Simard, S. (2001), «Do trees communicate? », *TED Talk*; <https://www.youtube.com/watch?v=iSGPNm3bFmQ>.

12-Barbieri, M. (2008), «Biosemiotics: a new understanding of life», *Naturwissenschaften* 95 (7): 577-99.

13-Pattee, H.H. (2005) «The physics and metaphysics of biosemiotics», *Journal of Biosemiotics*; 1 (1): 281-301.

14-Baluška, F. (2010), «Recent surprising similarities between plant cells and neurons», *Plant Signalling & Behaviour* 5 (2): 87-9.

15-Miller, M.B., Bassler, B.L. (2001) «Quorum sensing in bacteria», *Annual Review of Microbiology* 55: 165-99.

16- Solé, R., Moses, M., Forrest, S. (2017), «Liquid brains / solid brains», Workshop, *Santa Fe Institute*, Dec. 4th-5th.

17-Kuhl, P.K., Damasio, A.R. (2013), «Language», E.R. Kandel, J.H. Schwartz, T.M. Jessel, S.A. Siegelbaum, A.J. Hudspeth, eds., *Principles of Neural Science*, 5th. ed., New York: McGraw Hill Medicine; part IX, cap. 60, pg. 1353-72.

18-Eimas, P.D., Siqueland, E.R., Jusszyk, P., Vigorito, J. (1971), «Speech perception in infants», *Science* 171 (3968): 303-6.

19-Mampe, B., Friederici, A.D., Christophe, A., Wermke, K. (2009), «Newborn's cry melody is shaped by their native language», *Current Biology* ; 19 (23): 1994-7.

20- Hepper, P.G., Scott, D., Shahidullah, S. (1993), «Newborn and fetal response to maternal voice», *Journal of Reproductive and Infant Psychology* 11 (3): 147-53. Saffran, J.R., Senghas, A., Trueswell, J.C. (2001), «The acquisition of language by children», *Proceedings of the National Academy of Science USA* 98 (23): 12874-5.

21-Lenneberg, E.H. (1967), *Biological Foundations of Language*, New York: John Wiley.

22-Hauser, M.D., Chomsky, N Fitch, W.T. (2002), «The faculty of language: What is it, Who has it, and How did it evolve? », *Science* 298 (5598): 1569-79. *Faculty of language-broad sense*, FLB (incluye un sistema interno de computación, combinado con al menos otros dos sistemas internos denominados sensorio-motor y conceptual-intencional, y excluye otros sistemas necesarios pero no suficientes para el lenguaje como memoria, respiración, deglución, circulación, etc.) se comparte con otras especies. *Faculty of language-narrow sense*, FLN (sistema computacional lingüístico abstracto, independiente de los otros sistemas con los que interactúa e interfaces; FLN es un componente de FLB) es, seguramente, único a los humanos. Coolidge, F.L., Overmann, K.A., Wynn, T. (2011), «Recursion: what is it, who has it, and how did it evolve?», *Wires Cognitive Science* 2 (Sept.-Oct.): 547-54. Kirby, S. (1998), «Learning, bottlenecks and the evolution of recursive syntax», E. Briscoe, ed., *Linguistic Evolution Through Language Acquisition: Formal and Computational Models*, Cambridge: Cambridge University Press; pg. 25-9. Everett, D.L. (2005), Cultural constraints on grammar and cognition in Pirahã, *Current Anthropology* 46 (4): 621-5.

23-Maxwell, M. (1984), *Human Evolution. A Philosophical Anthropology*, London & Sydney: Croom Helm; part III, 8, 243.

24-Berwick, R.C., Chomsky, N. (2017), *Why Only Us. Language and Evolution*, Cambridge, Mass., London, Eng.: The MIT Press.

25-Darwin, C.R. (1859), *On the Origin of Species*, London: John Murray; chap. VI, pg. 194. Traducción al español —*El Origen de las Especies*— por Antonio de Zulueta para Espasa - Colección Austral-Ciencias/Humanidades, núm. 16, Madrid 1988; cap. VI, pg. 245.

26-Darwin, C.R. (1871), *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, London: John Murray, in two volumes. «On the descent on man»; II. «Comparison of the mental powers of man and the lower animals », part 3. Traducción castellana —*El Origen del Hombre*— por Joandomènec Ros para Crítica - Colección Clásicos de la Ciencia y la Tecnología, Fundación Jorge Juan, Barcelona 2009; Lenguaje, pg. 108-18. Pinker, S. (1994), *The Language Instinct. How the Mind Creates Language*, New York: William Morrow and Company, Inc.

27-Watson, J.B. (1941), «Psychology as the behaviorist views it», *Psychological Review* 20: 158-77. Skinner, B.F. (1957), *Verbal Behaviour*, Acton, MA: Copley Publishing Group.

28-Knight, C., Hurford, J.R. (1996) *First International Conference on the Evolution of Language (EvoLang)*, *University of Edinburgh*. La última se celebró en marzo 2016 en la *University of Southern Mississippi*. EvoLang XII está previsto celebrarla en abril 2018, en Torun, Polonia

29-Cela-Conde, C.J., Ayala, F.J. (2001), *Senderos de la Evolución Humana*, Madrid: Alianza Editorial , S.A. - Alianza Ensayo núm. 188; cap. 10 («El origen del lenguaje»), pg. 483-515.

30-El lenguaje como un tipo de instinto se debe a Noam Chomsky, el lingüista que desenmascaró lo intrínseco del sistema y, quizás, la persona responsable de la moderna revolución del lenguaje y de la ciencia cognitiva. Chomsky, N. (1957), *Reflections on Language*, New York: Pantheon Books, Random House, Inc. Traducción castellana —*Reflexiones sobre el Lenguaje*— por Joan A. Argente y

Josep M.^a Nadal para Editorial Ariel – Col. Letras e Ideas, núm. 12, 1979. *Ibidem* (1957)), «Appendix II», *Syntactic Structures*, The Hage: Mouton. *Ibidem*. (1995), *The Minimalist Program*, Cambridge, MA: The MIT Press. *Ibidem* (2011), «Language and other cognitive systems. What is special about language? », *Language Learning and Development* 7 (4): 263-78.

31-Coolidge, F.L., Overmann, K.A., Wynn, T. (2010), «Recursion: what is it, who has it, and how did it evolve? », *WIREs Cognitive Science* 2 (Sept.-Oct.): 547-54. Corballis, M.C. (2011), *The Recursive Mind: The Origins of Human Language, Thought, and Civilization*, New Jersey: Princeton University Press.

32-Futrell, R., Mahowald, K., Gibson, E. (2015), «Large-scale evidence of dependence length minimization in 37 languages», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 112 (33): 10336-41.

33-Pfenning, A.R., Hara, E., Whitney, O., Rivas, M.V., Wang, R., Roulhac, P.L. *et al.* (2014), «Convergent transcriptional specializations in the brains of human and song-learning birds», *Science* 346 (6215): 1256846/1-13.

34-Barrett, H.C. (2012) «A hierarchical model of the evolution of human brain specializations», G.F. Striedter, J.C. Avise, F.J. Ayala, eds. In the Light of Evolution. Vol. VI: Brain and Behaviour, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109 (suppl. 1):10733-40.

35- *ROBO1* (*roundabout guidance receptor 1*, en cromosoma 3p; implicado en migración neuronal y guía axónica); *SLIT1* (*SLIT guidance ligand 1*, en cromosoma 10q; participa en el proceso de neurogénesis y lateralización cerebral); *FOXP2* (*Forkhead box protein P2*, en cromosoma 7q; codifica un factor de transcripción implicado en modulación y plasticidad de circuitos neuronales, así como en el desarrollo de corazón, pulmones e intestino); *NEUROD6* (*NEURONal Differentiation 6*, en cromosoma 7p; implicado en desarrollo y diferenciación neuronal), y *PVALB* (*ParVALBumin*; en cromosoma 22q; codifica una proteína con muy alta afinidad por calcio, similar a calmodulina y troponina C, implicada en relajación muscular).

36-Bacon, C., Rappold, G.A. (2012), «The distinct and overlapping phenotypic spectra of *FOXP1* y *FOXP2* in cognitive disorders», *Human Genetics* 131 (11): 1687-98.

37- Gopnik, M (1990) «Feature blind grammar and dysphasia», *Nature* 344 (6268): 715. *Ibidem*. (1990), «Genetic basis of grammar defect», *Nature* 347 (6288): 26.

38- Vargha-Khadem, F., Watkins, K., Alcock, Fletcher, P., Passingham, R. (1995) «Praxic and nonverbal cognitive deficits in a large family with a genetically transmitted speech and language disorder», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 92 (3): 930-3. Vargha-Khadem, F, Watkins, K, Price, C.J., Ashburner, J., Alcock, K.J., Connelly, A. *et al.*, (1998) «Neural basis of an inherited speech and language disorder», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95 (21): 12695-700.

39-Fisher S.E., Marcus, G.F. (2006), «The eloquent ape: genes, brains and the evolution of language», *Nature Reviews Genetics* 7 (1): 9-20. Fisher, S.E., Scharff, C. (2009), «FOXP2 as a molecular window into speech and language», *Trends in Genetics* 25 (4): 166-77. Fisher, S.E., Vargha-Khadem, F., Watkins, K.E., Monaco, A.P., Pembrey, M.E. (1998), «Localisation of a gene implicated in a severe speech and language disorder», *Nature Genetics* 18 (3): 168-70. Fisher, S.E. & Vernes, S.C. (2015), «Genetics and the language sciences», *Annual Review of Linguistics* 1: 289-310.

40- Como factor de transcripción regulador, la proteína FOXP2 se acopla a un intrón regulador del gen *CNTNAP2* (*CoNTactiN-Associated Protein-like 2*) que codifica un miembro de la superfamilia neurexina, proteínas transmembranares neuronales implicadas en la adhesión celular. Las neurexinas son receptores sinápticos polimórficos, mientras que las contactinas se han implicado en las interacciones entre neuronas y glía. *CNTNAP2* está involucrado en reconocimiento neuronal, adhesión y localización celular y mantenimiento de los canales de potasio dependientes del voltaje. Ambos genes se expresan en el cortex durante el desarrollo donde muestran patrones complementarios; las láminas corticales con mayor expresión de *FOXP2* tienen los niveles más reducidos de *CNTNAP2*; el primero reprime la expresión del segundo. Por su parte, *CNTNAP2* es un buen candidato para participar en trastornos del lenguaje. Variantes alélicas en exones de este gen influyen en la adquisición temprana del lenguaje como parte de la variación normal en la población general, o en el incremento de susceptibilidad a trastorno específico del lenguaje (*specific language impairment*, SLI) o autismo cuando ocurren junto con otros factores de riesgo. Deleciones y reagrupamientos del gen se han identificado en trastornos complejos que incluyen tartamudez, dismorfismo facial, retraso mental, epilepsia, retraso en el desarrollo motor o incluso síndrome del espectro autista. En resumen, variantes alélicas del gen comprenden un extenso abanico de situaciones, desde trastornos del neurodesarrollo a variaciones en la población normal. Otros genes candidatos en el abanico de alteraciones del habla-lenguaje: *FOXP1*, cromosoma 14q, síndrome de Rett, asociado a alteraciones en *MECP2*, o sin asociación en el síndrome *FOXP1*; *CYP19A1* (miembro de la superfamilia citocromo P450), cromosoma 15q, lectura, habla y lenguaje; *CMIP* (*c-maf-inducing protein*) y *ATP2C2* (*calcium-transporting ATPase type 2C*), cromosoma 16q, memoria fonológica a corto plazo, y *PCDH11X/Y* (*protocadherin*), cromosomas X e Y, capacidad lingüística.

41- Schreiweis, C., Bornschein, U., Buruière, E., Kerimoglu, C., Schreiter, S., Dannemann, M., *et al.* (2014), «Humanized Foxp2 accelerates learning by enhancing transitions from declarative to procedural performance», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 111 (39): 14253-8.

42- Carrion-Castillo, A., Franke, B., Fisher, S.E. (2013), «Molecular genetics of dyslexia: an overview», *Dyslexia – Wiley Online Library* 19 (4): 214-40. Fisher, S.E., DeFries, J.C. (2002), «Developmental dyslexia: genetic dissection of a complex cognitive trait», *Nature Review Neuroscience* 3 (10): 767-80. Paracchini, S., Scerri, T., Monaco, A.P. (2007), «The genetic lexicon of dyslexia», *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 8: 57-79. Scerri, T.S., Schulte-Körne, G. (2010), «Genetics of developmental dyslexia», *European Child & Adolescent Psychiatry* 19 (3): 179-97.

43- El hallazgo más precoz de una conexión entre dificultad lectora y marcadores genéticos se localizó en el cromosoma 15. El primer gen candidato en la denominada región DXY1 se denominó *DYX1C1*, siendo identificado en una familia finlandesa. El gen se expresa en un subgrupo de células neuronales y gliales humanas. El ortólogo en muridos de la proteína *DYX1C1* interacciona con receptores estrogénicos, conociéndose la importancia de la vía estrogénica en el desarrollo cerebral; además interacciona con *LISI*, una proteína implicada en lisencefalia, un raro trastorno cerebral causado por trastornos severos en la migración neuronal. También puede estar implicado en el crecimiento y funcionamiento ciliar, habiéndose identificado en pacientes humanos con disquinesia ciliar primaria, una enfermedad caracterizada por enfermedad pulmonar crónica, defectos de lateralidad e infertilidad en el varón. A mediados de la década de 1990 se describió la participación del cromosoma 6 (6p21; locus *DYX2*). De los cinco genes identificados en *DYX2* —*KIAA0319*, *DCDC2*, *VMP*, *TTRAP* y *THEM2*—, dos de ellos, *KIAA0319* y *DCDC2*, se asociaron a dislexia. El primero, identificado en familias de UK y USA, produce heterotopias periventriculares, producidas por problemas en la migración neuronal que forman grumos alrededor de los ventrículos laterales. El segundo de ellos codifica una proteína que contiene dos dominios doblecortina —doblina o lisencefalina-X—, implicada en lisencefalia. Años después se identificó, en familias

noruegas, un nuevo locus candidato —DYX3— en el cromosoma 2 (2p12), siendo los genes propuestos para DYX3: *SEMA4F*, *OTX1* y *TACR1*, todos ellos asociados con alteraciones en la sustancia blanca en la parte posterior del cuerpo calloso y en el cíngulo, regiones que conectan secciones de las cortezas parietal, occipital y temporal. A principios de la década de los años 2000, el estudio de una familia plurigeneracional noruega permitió identificar un cuarto locus en 3p12 —DYX5—, siendo *ROBO1* el gen candidato; codifica una proteína que actúa como receptor de una molécula guía de la migración neuronal y navegación axonal. Otros loci adicionales asociados a dislexia son DYX4 en 6q11; DYX6 en 18p11, con cuatro candidatos potenciales (*MC5R*, *DYM*, *NEDD4L* y *VAPA*); DYX7 en 11p15; DYX8 en 1p34, y DYX9 en Xq27, donde se han señalado cuatro genes candidatos: *FMRI*, *TMEM257*, *DKFZp574M2010* y *SLITRK2*. Dado que muchas personas con dislexia muestran problemas subyacentes, más o menos aparentes, con diversos aspectos del procesamiento lingüístico, debe considerarse si comparten algún o algunos mecanismos genéticos. SLI, una de las formas más comunes de dificultades del lenguaje, presenta una significativa comorbilidad con dislexia. Se han propuesto a *CMIP* (16q23) y *ATP2C2* (16q.24) candidatos que modulan memoria fonológica a corto plazo. Otro gen asociado con repetición de palabras sin sentido es *CNTNAP2* (7q35), que codifica una neurexina y es reprimido por FOXP2.

44- Klein, R.G. (1999), *The Human Career. Human Biological and Cultural Origins*, 2nd. ed., Chicago and London: The University of Chicago Press.

45- Fisher, S.E Ridley, M. (2013), «Culture, genes, and the human revolution», *Science* 340 (6135): 929.

46- Vallender, E.J., Mekel-Bobrov, N., Lahn, B.T. (2008), «Genetic basis of human evolution», *Trends in Neurosciences* 31 (12): 637-44. C. Boeckx, M^a.C. Horno-Chéliz, J.L. Mendívil-Giró, eds. (2012), *Language from a Biological Point of View: Current Issues in Biolinguistics*, Cambridge: Cambridge Scholars Publishing.

47- Somel, M., Liu, X., Khaitovich, P. (2013), «Human brain evolution: transcripts, metabolites and their regulators», *Nature Review Neuroscience* 14 (2): 112-27.

48- Pääbo, S. (2014), «The human condition – A molecular approach», *Cell* 157 (1): 216-26. Por ej., los primates son inmunes a la infección por VIH.

49- Doan, R.N., Bae, B., Cubelos, B., Chang, C., Hossain, A.A., Al-Saad, S., *et al.* (2016), «Mutations in Human Accelerator Regions (HARs) disrupt cognition and social behavior», *Cell* 167 (2): 341-54.e12. Hubisz, M.J., Pollard, K.S. (2014), «Exploring the genesis and functions of Human Accelerated Regions sheds light on their role in human evolution», *Current Opinion in Genetics & Development* 29 (Dec.): 15-21. Pollard, K.S. (2016), «Decoding Human accelerated regions. Do the portions of our genomes that set us apart from other animals hold the secret to human evolution?», *The Scientist* 30 (8): <https://www.the-scientist.com/?articles.view/articleNo/46643/title/Decoding-Human-Accelerated-Regions/>. Pollard, K.S. Salama, S.R., King, B.K., Kem, A.D., Dreszer, T., Katzman, S., *et al.* (2006), «Forces shaping the fastest evolving regions in the Human genome», *PLoS Genetics* 2 (10): e168. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020168>. Pollard, K.S., Salama, S.R., Lambot, M.A., Coppens, S., Pedersen, J.S., Katzman, S., *et al.* (2006), «An RNA gene expressed during cortical development evolved rapidly in humans», *Nature* 443 (7108): 167-72.

50- Hillert, D.G. (2015), «On the evolving biology of language», *Frontiers in Psychology* 6: art. 1796. Dennis, M.Y., Nuttle, X., Sudmant, P.H., Antonacci, F., Graves, T.A., Nefedov, M., *et al.* (2012), «Human-specific evolution of novel SRGAP2 genes by incomplete segmental duplication», *Cell* 149 (4): 912-22. Martins, P.T., Marí, M., Boeckx, C. (2017) «SRGAP2 and the gradual evolution of the modern human language faculty», Cold Spring Harbor Laboratory bioRxiv:

<https://doi.org/10.1101/143248>. O’Bleness M., Searles, V.B., Varki, A., Gagneux, P., Sikela, J.M. (2012) «Evolution of genetic and genomic features unique to the human lineage», *Nature Reviews Genetics* 13: 853-66.

51-Appenzeller, T. (1998), «Evolution or revolution?», *Science* 282 (5393): 1451-4. Holden, C. (1998), «No last word on language origins», *Science* 282 (5393): 1455-8. Lieberman, P. (1973), «On the evolution of language: A unified view», *Cognition* 2 (1): 59-94. *Ibidem* (2007), «The evolution of human speech. Its anatomical and neural bases», *Current Anthropology* 48 (1): 39-66. *Ibidem* (2016), «The evolution of language and thought», *Journal of Anthropological Sciences* 94: 127-46. Lieberman, P., McCarthy, R. (2007), «Tracking the evolution of language and speech», *Expedition* 49 (2): 15-20. Tobias, P.V. (1987), «The brain of *Homo habilis*: A new level of organization in cerebral evolution», *Journal of Human Evolution* 16 (7-8): 741-61. *Ibidem* (1990) «Some critical steps in the evolution of the hominid brain», en: J.C. Eccles & O. Creutzfeldt, eds., *The Principles of Design and Operation of the Brain* (Pontificiae Academiae Scientiarum Scripta Varia, 78 – Study on: Oct. 19-24, 1988), Città del Vaticano: Pontificia Academia Scientiarum; pg. 1-16. *Ibidem* (2009) «*Homo habilis* – A premature discovery. Remembered by one of its founding fathers 42 years later», en: F.E. Grine, J.G. Fleagle, R.E. Leakey, eds., *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo* (Contributions from the third Stony Brook Human Evolution Symposium and Workshop), New York: Springer; cap. 2, pg. 7-15.

52. Appenzeller, T. (2018), «Europe’s first artists were Neandertals», *Science* 359 (6378): 852-3. Hoffman, D.L., Standish, C.D., García-Diez, M., Pettit, P.B., Milton, A.J., Zilhão, J., Alcolea-González, J.J., Cantalejo-Duarte, P., Collado, H., de Balbín, R., Lorblanchet, M., Ramos-Muñoz, J., Weniger, G.-Ch., Pike, A.W.G. (2018) «U-Th dating of carbonate crust reveals Neanderthal origin of Iberian cave art», *Science* 359 (6378): 912-5. McGrew, W.C. (2011) «Pan symbolicus. A cultural primatologist’s viewpoint», C.S. Henshilwood & F. d’Errico, eds., *Homo Symbolicus. The dawn of language, imagination and spirituality*, Amsterdam/ Philadelphia: John Benjamins Publishing Company; Cap. 1, pg. 1-12. Savage-Rumbaugh, E.S., Fields, W.M. (2011), «The evolution and the rise of human language. Carry the baby», C.S. Henshilwood & F. d’Errico, eds., *Homo Symbolicus. The dawn of language, imagination and spirituality*, Amsterdam/ Philadelphia: John Benjamins Publishing Company; Cap. 2, pg. 13-48. Wilson, D.S. (2011) «The human major transition in relation to symbolic behavior, including language, imagination, and spirituality», C.S. Henshilwood & F. d’Errico, eds., *Homo Symbolicus. The dawn of language, imagination and spirituality*, Amsterdam/ Philadelphia: John Benjamins Publishing Company; Cap. 7, pg. 133-39. Zilhão, J. (2011) «The emergence of language, art and symbolic thinking. A Neanderthal test of competing hypotheses», C.S. Henshilwood, F. d’Errico, eds., *Homo Symbolicus. The dawn of language, imagination and spirituality*, Amsterdam/ Philadelphia: John Benjamins Publishing Company; Cap. 6, pg. 111-31.

53-Lieberman, P., McCarthy, R (2007), «Tracking the evolution of language and speech», WWW.MUSEUM.UPENN.EDU/Expedition 49 (2): 15-20.

54-Gall, FG. (1806) *Exposición de la doctrina del doctor Gall, ó nueva teoría del cerebro, considerado como residencia de las facultades intelectuales y morales del alma*. Madrid: Imprenta de Villalpando. Kandel, E.R. y Hudspeth, A.J. (2013) «The brain and behaviour», E.R. Kandel, J.H. Schwartz, T.M. Jessel, S.A. Siegelbaum, A.J. Hudspeth, eds., *Principles of Neural Science*, 5th. ed., New York: McGraw Hill Medicine; part I, 1: 5-18.

55-Broca, P. (1865), «Sur le siège de la faculté du langage articulé», *Bulletins de la Société d’anthropologie de Paris*, 1^o Série, 6: 377-93.

- 56-**Wernike, C. (1908), «The symptom-complex of aphasia» Archibald Church, ed., *Modern Clinical Medicine: Diseases of the Nervous System*, (*Die Deutsche Klinik*, Julius L. Salinger, Trans.), New York: D. Appleton & Co., pp. 265-324.
- 57-**Cela Conde, C.J., Ayala, F.J. (2001) «Lenguaje y lateralización cerebral», *Senderos de la Evolución Humana*, Madrid: Alianza Editorial, S.A. / Alianza Ensayo, núm. 188; pg. 508-512.
- 58-** Geschwind, N. (1965), «Disconexion syndromes in animals and man», *Brain* 88: 237-294 (part I), 585-643 (part II). Geschwind, N. (1971), «Aphasia», *The New England Journal of Medicine* 284 (12): 654-656. Damasio, A.R. (1992), «Aphasia», *The New England Journal of Medicine* 326 (8): 531-539. Ver: 59.
- 59-**Tremblay, P., Dick, A.S. (2016), «Broca and Wernike are dead, or moving past the classic model of language neurobiology», *Brain & Language* 162: 60-71.
- 60-**Damasio, H., Damasio A. (1992), «Brain and language», *Scientific American* 267: 89-95. Kuhl, P.K., Damasio A.R. (2013), «Language», E.R. Kandel, J.H. Schwartz, T.M. Jessel, S.A. Siegelbaum, A.J. Hudspeth, eds., *Principles of Neural Science*, 5th. ed., New York: McGraw Hill Medicine; part IX, 60, 1353-72. Petridis, M. (2014), *Neuroanatomy of Language Regions of the Human Brain*, Amsterdam: Elsevier-Academic Press.
- 61-**Jaldún, I. (2008), *Introducción a la Historia Universal*, edición y traducción de Francisco Ruiz Girela, Fundación Biblioteca de Literatura Universal, Córdoba: Editorial Almuzara, S.L.; lib. 1º, cap. 6º [45], pág. 1125. La obra de Ibn Jaldún (Túnez, 1332-El Cairo, 1406) no es especialmente amplia pero sí extraordinariamente relevante. La *Introducción (al-Muqaddima)* referida a esa Historia Universal (*Los Prolegómenos*), es su creación más valiosa. «El autor era del todo consciente de la importancia de su creación y de la novedad que representaba en el panorama intelectual de su época».
- 62-** Amaral, D.G., Strick, P.L. (2013), «The organization of the central nervous system», E.R. Kandel, J.H. Schwartz, T.M. Jessel, S.A. Siegelbaum y A.J. Hudspeth, eds., *Principles of Neural Science*, 5th. ed., New York: McGraw Hill Medicine; part IV, 15, 1353-72. Amunts, K., Schleicher, A., Zilles, K. (2007), «Cytoarchitecture of the cerebral cortex-More than localization», *NeuroImage* 37: 1061-5. Buxhoeveden, D.P., Casanova, M.F. (2002), «The minicolumn hypothesis in neuroscience», *Brain* 125: 935-51. Mientras las regiones macroanatómicas son problemáticas a la hora de delimitar áreas funcionales, los mapas citoarquitectónicos ofrecen una herramienta más fiable para su localización. Sin embargo, desde el punto de vista funcional la opinión es dispar; para algunos la citoarquitectura columnar solo tiene un valor anatómico (J.C. Horton, D.L. Adams (2005), «The cortical column: a structure without a function», *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 360: 837-62), mientras que para otros representa la unidad básica de computación cerebral (Kurzweil, R. (2013), *How to Create a Mind: The Secret of Human Thought Revealed*, Berlin: Lola Books GbR; traducción al español —*Cómo Crear Una Mente. El Secreto del Pensamiento Humano*— por Carlos García Hernández para Lola Books.
- 63-**Corballis, M.C. (2010), «Mirror neurons and the evolution of language», *Brain & Language* 112 (1): 25-35. Ramachandran, V. (2000), «Conversation: Mind. Mirror neurons and imitation learning as the driving force behind the great leap forward in human evolution», *Edge* 5. 31. Pellegrino, G. di, Fadiga, L. Fogassi, L., Gallese, V., Rizzolatti, G. (1992), «Understanding motor events: a neurophysiological study», *Experimental Brain Research* 91 (1): 176-80. [Vilayanur S. «Rama» Ramachandran es director del *Center for Brain and Cognition*, Univ. California-San Diego; apodado por Richard Dawkins: «Marco Polo de las neurociencias»].

64-Gallese, V., Fadiga, L., Fogassi, L., Rizzolatti, G. (1996), «Action recognition in the premotor cortex», *Brain* 119 (2): 593-609. Rizzolatti, G., Craighero, L. (2004), «The mirror-neuron system», *Annual Review of Neurosciences* 27: 169-92. Rizzolatti, G., Fogassi, L. (2014), «The mirror mechanism: recent findings and perspectives», *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 369 (1644): 20130420. Jeannerod, M. (1994), «The representing brain: neural correlates of motor intention and imagery», *Behavioral and Brain Sciences* 17 (2): 187-245.

65-Hickok, G. (2010), «The role of mirror neurons in speech and language processing», *Brain & Language* 112 (1): 1-4. Hickok, G. (2014), *The Myth of Mirror Neurons: The Real Neuroscience of Communication and Cognition*, New York: W. W. Norton & Company, Inc. Romanski, L.M. (2012), «Integration of faces and vocalizations in ventral prefrontal cortex: Implications of the evolution of audiovisual speech», G.F. Striedter, J.C. Avise, F.J. Ayala, eds., In the Light of Evolution VI: Brain and Behaviour, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 109 (suppl. 1), part IV-15, 273-91.

66-Hagoort, P., Levelt, J.M. (2009), «The speaking brain», *Science* 236 (5951): 372-3. Sahin, N.T., Pinker, S., Cash, S.S., Schomer, D., Halgren, E. (2009), «Sequential processing of lexical, grammatical, and phonological information within Broca's area», *Science* 326 (5951): 445-9. Indefrey, P. (2011), «The spatial and temporal signatures of word production components: a critical update», *Frontiers in Psychology* 2 (Oct.): art. 255.

67-Ayala, F.J. (2012), «Is language a uniquely human attribute? Humans speak; ants and bees communicate», F.J. Ayala, *The Big Questions: Evolution* (Series editor: Simun Blackburn), London. Quercus Publishing Plc.; pg. 179-89. Edición española —*Grandes Cuestiones. Evolución*— por Juandomènec Ros, Barcelona: Ariel, 2016.

Pedro R. García Barreno

Madrid, 20 febrero 2018

[1862: Ángel de Saavedra, III Duque de Rivas, es nombrado director de la RAE].

Publicado en:

Diego Bermejo (ed., coord.), *Pasión Por La Vida – Passion For Life*. Homenaje a Francisco J. Ayala en su 85 cumpleaños – Homage to Francisco J. Ayala on his 85th Birthday. Madrid: Alianza Editorial, 2019. Pg. 441-69.