

# Plasticidad y evolución: Papel de la interacción cerebro- entorno

Mercedes Tubino  
The University of Arizona

## 1. Introducción

Muchas son las propuestas lanzadas en torno a la evolución del lenguaje en los homínidos. Algunas de ellas se han dedicado a estudiar la importancia de la encefalización en la evolución de esta especie con el objetivo de comprender qué sustrato neurológico justifica la gran ventaja cognoscitiva de los humanos con respecto del resto de las especies animales. Otras contribuciones a la evolución de los homínidos proponen el bipedalismo como pieza clave del “mosaico” evolutivo y, por tanto, como punto de partida de la encefalización. Este enfoque sostiene que el estrechamiento de las caderas del homínido para mejorar la locomoción bipedal y el acortamiento del período de gestación en la mujer tendría como consecuencia un alargamiento del período que comprende desde el nacimiento hasta la pubertad. Puesto que la noción de plasticidad cerebral está tradicionalmente asociada a los años anteriores a la pubertad, este alejamiento de la pubertad con respecto del nacimiento en los niños se percibe como principal responsable de la evolución del cerebro en los homínidos.

Este artículo investiga las repercusiones que un alargamiento de la infancia como resultado del bipedalismo puede haber tenido en la evolución del cerebro de los homínidos y reflexiona sobre el papel de la plasticidad cerebral en este proceso. Tras estudiar las distintas fases de desarrollo y funcionamiento del cerebro humano, y comparar la arquitectura de éste con la del de otras especies, este artículo corrobora que la plasticidad del cerebro es, en efecto, crucial tanto en el desarrollo como en la evolución del cerebro humano. Sin embargo, los datos aquí estudiados no evidencian un momento de término específico de la plasticidad (como las propuestas más tradicionales aseguran), sino que sugieren que, a pesar de ser más eficaz y evidente en la infancia, la plasticidad es un proceso gradual y está presente en todas las etapas de desarrollo, incluidos los años de madurez. Esta falta de certeza en cuanto al período de actuación de la plasticidad cerebral requeriría una revisión del argumento del bipedalismo como evento impulsor de la encefalización en el homínido, puesto que no sólo sería el cerebro plástico durante

estos años, sino también durante los años posteriores a la pubertad, y la idea principal que el argumento del bipedalismo propone es que esta prolongación de la infancia en el homínido como consecuencia de la aparición del bipedalismo es precisamente lo que impulsa el desarrollo cerebral en el *homo*, el cual acabará desarrollando nuevas habilidades en la especie, como, por ejemplo, la capacidad lingüística. En este artículo postulo que la evolución del cerebro en el homínido es consecuencia directa del drástico cambio de hábitat de esta especie, que además de provocar adaptaciones de tipo fisiológico al entorno – por ejemplo, el bipedalismo- conllevó la aparición de nuevas conexiones neuronales en el cerebro del homínido como respuesta a los nuevos estímulos y peligros inherentes al mismo hábitat.

Esta hipótesis se desarrolla en tres partes: la primera estudia el desarrollo del cerebro desde un punto de vista ontogenético, donde se describen algunos mecanismos como la neurogénesis, la citoarquitectura y la plasticidad y el papel de éstos en el desarrollo cerebral. También se presta atención al papel del entorno y sus cambios en el desarrollo cerebral. La segunda parte estudia la posible evolución del cerebro desde un punto de vista filogenético. En los últimos años se han experimentado tanto avances tecnológicos como también nuevos hallazgos fósiles que permiten alcanzar una mayor precisión en el estudio de estos datos. Sin embargo, muchos de los estudios incluidos en esta sección están basados en conjeturas y especulaciones hechos a partir de la observación y comparación de cráneos humanos con los de otras especies animales, sobre todo primates. El artículo concluye con especulaciones acerca de la aparición del lenguaje en la especie humana como resultado de la aplicación de lo descrito en las dos partes anteriores, sobre todo en lo que respecta a la interacción del cerebro con el entorno. Por último, propone esta interacción cerebro-entorno como principal impulsor del sustrato neurológico que nos permite, entre otras habilidades, la comunicativa.

## **2. El desarrollo del cerebro y la plasticidad**

Para intentar imaginar los cambios en la estructura y tamaño del cerebro hasta alcanzar el nivel de sofisticación actual, primero sería conveniente descubrir qué es exactamente lo que hace al cerebro humano tan sofisticado.

El desarrollo del cerebro está basado en información de tipo genético y también en un mecanismo de adaptación al entorno. Durante el período de gestación, puesto que el entorno uterino es muy similar en la mayoría de individuos, el cerebro parece formarse en gran medida de acuerdo con información genética; es decir, va sentando las bases para los mecanismos que le harán funcionar después. Según Deacon (2000), durante el período de embriogénesis, los genes son los que van a determinar la distribución de los distintos tejidos cerebrales, y también van a ser responsables de la coordinación de los procesos que después tendrán lugar en la formación del embrión, incluidas las estructuras básicas del cerebro. Después del nacimiento, la genética irá dando paso a otros mecanismos de estructuración del cerebro, que dependerán en gran medida del entorno – tanto el interno como también el externo a las mismas estructuras

cerebrales-. Esto explica, por ejemplo, la extrema inmadurez del cerebro del recién nacido, cuya fragilidad justifica la total dependencia paterna del neonato humano, que asimismo acentúa una drástica diferencia del hombre con respecto de la mayoría de los animales, que recién nacidos ya son capaces de ejecutar muchas de sus funciones básicas. Deacon es uno de los muchos autores que explica los procesos implicados en este período de desarrollo cerebral: al principio, todo parece estar organizado de manera difusa, con muchos axones superpuestos y compitiendo para encontrar una conexión; conforme se van recibiendo señales del exterior – información contextual sobre sistemas de unión e incluso señales del entorno exterior (Deacon 2000), a través de las neuronas, los axones de estas neuronas van estableciendo conexiones con las dendritas de otras neuronas que se hacen más o menos fuertes dependiendo de la intensidad de la señal. Las neuronas que no establecen ninguna conexión (o sinapsis) relevante mueren y son finalmente eliminadas por el sistema (Deacon 2000, Walsh y Diller 1981, Müller 1996).

Deacon explica que existe una cierta predisposición que se establece desde el principio y que favorece el que una conexión previamente establecida se mantenga. Müller (1996) también explica que entre estas neuronas existe una relación trófica que mantiene y refuerza esta relación. Lo importante, señala Deacon, no es de dónde provenga la señal, sino que acabe en el sitio adecuado, idea que se retomará más adelante. Pero entonces, ¿cómo se explica el mecanismo de adaptación del topo recogido en Deacon (2000)? El topo es un animal cuyos ojos son sólo un residuo de una anterior función visual. Son mera consecuencia de una adaptación al entorno. Sin embargo, estos topos no sólo conservan los ojos, sino también el núcleo genicular lateral, estructura que típicamente procesa las señales visuales procedentes del exterior. Como los ojos no registran ninguna señal, el núcleo genicular lateral se ha habilitado para procesar información auditiva. En lugar de la corteza visual, estos topos tienen corteza auditiva y somatosensorial. Deacon atribuye este comportamiento a la competición de las neuronas por el espacio cortical. Otro dato interesante relacionado son las mutaciones experimentales en animales, que recogen en su artículo Kandel, Jessell y Sanes (2000). Estos autores relatan cómo un mono con uno de los párpados cosidos desde el momento de su nacimiento mostró tanto una retina normal como un buen funcionamiento del núcleo genicular lateral, aunque también una ausencia de respuestas corticales. Más interesante aún es el caso de una rana (típicamente dotadas de visión monocular) a la cual se le implantó un nuevo ojo junto a uno de los que ya tenía. La superposición de campos visuales del estilo de la existente en animales con visión binocular tuvo como consecuencia la creación de columnas de visión, normalmente inexistentes en la rana. Este dato podría derivar conclusiones que explicarían ciertos fenómenos de tipo lingüístico, ya que una mayor precisión en la percepción de estímulos provocaría que el mismo sistema habilitara nuevas estrategias de procesamiento y almacenamiento basados en la sistematización y jerarquización de la información recibida para así facilitar su análisis y quizá sacar un mayor partido de esta información.

Los ejemplos que se acaban de describir sirven para ilustrar en qué consiste la plasticidad

del cerebro y el papel que esta plasticidad tiene a la hora de adaptar los mecanismos que coordinan el funcionamiento de las distintas partes del cuerpo al entorno interno (los mismos órganos disponibles) como también a las señales provenientes del entorno exterior al organismo (la luz o la falta de ella, en el caso del topo). A pesar de que Deacon insiste en la idea de que la plasticidad no equivale a los demás mecanismos de reconstrucción de los que dispone el cuerpo (por ejemplo, la reconstrucción de un hueso después de romperse), muchos de los estudios clásicos sobre plasticidad cerebral están íntimamente relacionados con lesiones <sup>1</sup>cerebrales, sus consecuencias y la posterior recuperación de los enfermos. Una definición clásica de plasticidad en este contexto sería “la manera en que el cerebro se reorganiza a sí mismo después de una lesión, al menos durante la infancia” (Obler y Gjerlow 1999). En efecto, los estudios realizados con pacientes afásicos demuestran que el cerebro es capaz de reorganizarse en gran medida después de una lesión cerebral, especialmente –aunque no necesariamente- cuando éste se encuentra en una fase de desarrollo. En concreto, pacientes con lesiones en áreas lingüísticas específicas suelen habilitar otras áreas para estas funciones; normalmente, aquellas áreas homólogas a las lesionadas del hemisferio no dañado. Los estudios tradicionales señalan que en el caso de los adultos, esta “rehabilitación” de áreas cerebrales no se produce con tal rapidez o sistematicidad, lo cual sería una prueba del descenso de la plasticidad cerebral en los adultos, aunque no de su total desaparición. También apuntan a la plasticidad como mecanismo de reconstrucción similar al de otras partes del cuerpo, como ya se ha adelantado. Deacon, sin embargo, no está totalmente de acuerdo con esta conclusión. Indica que la plasticidad existe como mecanismo de desarrollo, y no de reconstrucción, y que este papel en la rehabilitación de funciones sería más bien una función adicional de este recurso natural. Su segunda objeción a estas interpretaciones más clásicas se basa en el hecho de que ni los niños disfrutan de una recuperación total de sus funciones (ver, por ejemplo, Obler y Gjerlow 1999), ni los adultos sufren una carencia absoluta de esta recuperación, lo cual desequilibraría la clásica relación entre infancia y plasticidad, que tradicionalmente se extiende hasta el comienzo de la pubertad, y que sirve como principal argumento para explicar la evolución del cerebro dentro del contexto de la aparición del bipedalismo en el homínido y sus consecuencias. Este dato, sin embargo, apoya el punto de vista tomado en este artículo, ya que si los pacientes adultos se recuperan de las afasias, eso significa, en primer lugar, que el lenguaje tiene valor adaptativo, puesto que el cerebro es capaz de regenerarse para recuperarlo; en segundo lugar, este dato revela que ni la pubertad es tan clave en el desarrollo del cerebro, ni el alargamiento de la infancia hasta la época de la pubertad es tan decisivo a la hora de adquirir habilidades como el lenguaje. Es, más bien, esta plasticidad intrínseca al cerebro la que influye en los procesos de adaptación del cerebro a estímulos tanto internos como provenientes del exterior durante toda la vida de un animal y la que sería responsable de la misma evolución.

Particularmente interesantes son los casos de ciegos y sordos que habilitan su cerebro de acuerdo a las modalidades que tienen disponibles fisiológicamente. Así Gannon, Kheck y

Hof (2001) ilustran cómo un ciego procesa las señales provenientes de la lectura mediante el sistema Braille en la zona occipital de la corteza y cómo un sordo procesa el lenguaje gestual en las zonas corticales normalmente habilitadas para señales lingüísticas auditivas. Lo que estos datos ponen en relieve es lo que Deacon ya indica en su artículo: que no importa de dónde provengan las señales; lo que realmente importa es que vayan al sitio indicado. Muchos ejemplos de distintos tipos<sup>2</sup> ilustran esta teoría que es especialmente relevante para explicar el paso del lenguaje gestual al auditivo; es decir, que distintos tipos de señales externas al organismo puedan asumir funciones equivalentes y ser recogidas y reguladas como tales por las distintas áreas del cerebro. La pregunta a formular en este momento sería: ¿y qué determina el lugar en el que estas señales serán procesadas? Esta pregunta es relevante, puesto que para entender la plasticidad, hay que entender primero qué es exactamente plástico en el cerebro.

Lo que sí está más delineado es la influencia que tienen las señales del entorno ajeno al organismo<sup>3</sup>. Los casos de niños como Genie o los sordos congénitos que aprenden una lengua de adultos son prueba de ello. Estos niños comparten una característica esencial, que es la incapacidad de llegar a hablar su primera lengua a la perfección, al contrario de lo que les ocurre a los niños que disfrutan de un desarrollo normal en el proceso de adquisición de su primera lengua. La causa de este déficit parece estar ligada a la plasticidad; es decir, debido a la falta de señales, el cerebro no ha habilitado las zonas destinadas al lenguaje y el mecanismo se ha atrofiado a la hora de adquirirlo. El hecho de que estos niños sean capaces de adquirir cierto nivel de competencia en su lengua demuestra que, en efecto, el cerebro tiene cierta facilidad para adaptarse a su entorno incluso después de cambios bruscos, como también ilustran ejemplos como la recuperación de adultos afásicos, la organización cerebral del topo o los trasplantes de Deacon (2000), anteriormente ilustrados. El dato de que la lengua es aprendida aunque con déficits específicos evidencia un nuevo aspecto de esta plasticidad, también sugerido por Deacon (2000): no sólo parece existir cierta distribución preestablecida para las estructuras procesadoras cerebrales, sino que también el orden de desarrollo de las distintas funciones o estructuras cerebrales, es decir, el momento en el que cada estructura termina su proceso de desarrollo, parece estar preprogramado, posiblemente de manera genética.

Las razones por las que la distribución de estructuras y su orden de desarrollo están prefijadas no están muy claras, pero puede deberse a la naturaleza o complejidad de las funciones que manejan<sup>4</sup> y, por tanto, a una “programación” genética seleccionada quizás por obedecer las leyes físicas que rigen otros procesos naturales. Terrence Walsh y Karl Diller (1981) entienden la madurez cerebral como una progresión del desarrollo neuronal. Tras una descripción del desarrollo lingüístico en el bebé, consistente con lo que este artículo ha venido ilustrando hasta ahora, estos autores establecen una clara diferenciación entre dos tipos de neuronas, que según ellos determinará el tipo de conexiones neuronales que se acaban estableciendo entre estructuras. Así, las neuronas de tipo piramidal (también llamadas macroneuronas) se diferencian de las de tipo local en que las primeras se desarrollan mucho antes, estableciendo conexiones tempranas

que luego serán más difíciles de restaurar por un niño después de haber sufrido una lesión cerebral. Según Walsh y Diller, estas neuronas vienen prediseñadas genéticamente y ya se encuentran a disposición del niño en el momento del parto; se encargarán de establecer las funciones de orden menor, como es, según estos autores, el análisis de sonidos y su representación fonológica. Las neuronas de tipo local, por su parte, disfrutarán de un período más largo de “libertad” y serán las encargadas de establecer nuevas conexiones en períodos de desarrollo más avanzados. De acuerdo con estos autores, este tipo de neuronas serán las implicadas en los procesos de orden mayor, que se van consolidando de manera más progresiva y que participan en funciones como, por ejemplo, el procesamiento semántico. Para ilustrar esta hipótesis, Walsh y Diller citan como ejemplo los pacientes de “aislamiento del área del habla” (técnicamente conocida como afasia transcortical, predominantemente sensorial) con síntomas de ecolalia, los cuales repiten lo que oyen pero no lo llegan a comprender. La explicación a esto sería que mientras que estos pacientes mantienen los procesos de orden menor, han perdido aquéllos de orden mayor, lo cual, si se traslada al contexto de este artículo, impondría un orden de actuación a la plasticidad. Esto también podría explicar por qué los niños con afasia en el área de Wernicke expresan síntomas característicos de afasia de Broca (Obler y Gjerlow 1999), pues todavía estarían adquiriendo los procesos de orden menor –articulación-, y quizás por eso, aun siendo afásicos de Wernicke, presentan problemas al articular y su actuación lingüística tiende a ser forzada. Esto también explicaría por qué la mayoría de los adultos que aprenden una segunda lengua son capaces de adquirirla hasta niveles muy elevados aunque con acento (al empezar a aprender esta segunda lengua después de haber desarrollado los procesos de orden menor). En general, esta teoría tendría repercusiones relacionadas con el tema de la plasticidad, puesto que ayuda a ilustrar el hecho de que, aunque algunas estructuras maduran antes que otras, la plasticidad no termina necesariamente en el momento de la pubertad.

Con respecto a la evolución, algo ha quedado claro. Debido a su interacción con el entorno, la plasticidad cerebral sí que parece ser clave en la evolución de la especie humana desde especies menos avanzadas hasta el *Homo Sapiens Sapiens*. Los ejemplos ilustrados hasta ahora señalan, por un lado, una cierta contribución genética al desarrollo del cerebro en humanos actuales, al menos, en lo que compete a su estructura básica y al orden de madurez de las distintas estructuras y funciones. Por otro lado, esta sección ha sugerido el papel esencial que el entorno tiene tanto dentro como fuera del organismo en la creación de estructuras y funciones. La plasticidad sería como el mediador entre el entorno y las estructuras. Si se coloca esta plantilla en el contexto de la evolución, varias hipótesis salen a la luz. En primer lugar, la adaptación al ambiente por parte de los homínidos se ha podido hacer de manera gradual y precisa gracias al mismo sistema encargado de regular el funcionamiento del cerebro, aunque no hay pruebas que especifiquen un momento límite en este período de adaptación; en segundo lugar, el hecho de que la genética se encargue de determinar tanto el tipo de estructuras implicadas en el proceso de desarrollo como el número de etapas de madurez que este proceso

experimentará y el momento exacto de conclusión de dichas etapas puede ser un reflejo del mismo proceso evolutivo que ha culminado en el cerebro actual. A continuación se hará un estudio comparativo del cerebro humano con respecto del cerebro de los primates y demás especies animales, con el objetivo de buscar datos que apoyen la línea argumentativa adoptada en este artículo.

### **3. Evolución del cerebro**

Muchos han sido los intentos de comparar el cerebro humano al del resto de los primates y demás especies en busca de respuestas a muchas preguntas acerca de la exclusividad de ciertas funciones sólo atribuibles al hombre. En alguno de esos intentos, se ha llegado a comparar el cerebro de ciertos primates con el de los niños humanos, y hasta se ha llegado a la conclusión de que ambos compartían características de carácter cognitivo, aunque no de tipo lingüístico (Corballis 1992). Gannon et al. (2001) también sugieren que el cerebro del hombre podría constar de aquellas estructuras propias de los animales que le preceden en la evolución de las especies, además de aquellas estructuras más complejas que la especie humana ha desarrollado como resultado de la evolución. Hallazgos como éste podrían apoyar la teoría del bipedalismo, ya que eso sugeriría que los niños se siguen desarrollando hasta alcanzar la plena madurez cerebral –y, por tanto, disfrutan de un mayor potencial cognitivo a largo plazo- mientras que los primates alcanzan su punto de madurez al llegar a una etapa del desarrollo más temprana, o lo que es igual, que la diferencia entre los humanos y el resto de los animales radica en el número de etapas que cada especie debe completar hasta que su cerebro alcance la plena madurez. Sin embargo, al no especificarse el tiempo ni número de etapas en que el humano aventaja al primate, esta relación no sería exclusivamente aplicable a este argumento, lo cual terminaría debilitándolo. Por supuesto, los déficits lingüísticos de los primates adultos se podrían explicar recurriendo a la falta de datos lingüísticos de esta especie tanto en la evolución como en su desarrollo. Puesto que las explicaciones que se acaban de dar son de naturaleza meramente intuitiva, sería conveniente a este punto ilustrar qué es lo que los cerebros humanos comparten exactamente con los del resto de los animales y en qué varían.

De acuerdo con Pasko Rakic y David Kornack (2001), lo que diferencia a los mamíferos del resto de las especies es la expansión que sólo aquéllos experimentaron en la neocorteza, curiosamente la parte del cerebro que regula los procesos cognoscitivos. Las razones que estos autores utilizan para explicar esta expansión radican en el proceso de neurogénesis para las distintas partes del cerebro y también en el proceso de heterocronia (el tiempo establecido para el desarrollo de cada estructura cerebral). El proceso de neurogénesis y su papel en el desarrollo de la neocorteza lo explican más claramente Peter Kaskan y Barbara Finlay (2001) en su artículo sobre la encefalización. Según estos autores, cuanto más tardío es el nacimiento de neuronas para una estructura, mayor número de éstas se producirá como resultado. Como ilustración ofrecen el gran contraste existente entre el cerebro de las ratas y el de los monos en que, mientras

las ratas dedican más tiempo a la generación de células destinadas al sistema límbico, los monos destinan menos tiempo a generar células para este sistema y más tiempo para la neurogénesis de las células de la neocorteza. El comienzo de generación de células para el sistema límbico es temprano en ambas especies, pero el tiempo extra que las ratas dedican a la generación de células para este sistema presumiblemente lo dedica el mono a la generación de células para su neocorteza. Al comenzar esta neurogénesis más tarde, mayor número de células se producirán, y más rica se hará la estructura a la cual estas células están destinadas. Esto también es consistente con la idea introducida en el apartado anterior sobre la diferencia entre procesos de orden menor (más tempranos y básicos) y los de orden mayor (más tardíos y complejos), con lo que parecen atender a los mismos mecanismos de generación. Volviendo al contraste entre ratas y monos, si el contraste es entre mamíferos y no mamíferos, la diferencia sería más radical, ya que sólo los mamíferos disponen de neocorteza. Aparte de este dato, estos autores también especifican el número de días que cada especie dedica a la generación de neuronas corticales (6 días en ratones y 60 días en monos), lo cual podría explicar el contraste en cuanto al tamaño de esta estructura en cada una de estas especies. A este punto hay que recordar el hecho de que la neurogénesis se produce durante el desarrollo embrionario. Si se traspaesa este dato al contexto de este artículo, es decir, a la ventaja evolutiva que supone tener períodos más cortos de gestación, y teniendo en cuenta la sistematicidad que hasta ahora todos los procesos generativos parecen respetar, entonces se podría decir que este dato no corroboraría el hecho de que el cerebro humano sea el más elaborado de entre las demás especies desde un punto de vista genético. Si se tiene en cuenta el hecho de que los procesos de orden mayor se retrasan en el desarrollo post-embionario<sup>5</sup>, entonces la evolución de la especie humana se podría explicar aun sin necesidad de recurrir a mutaciones drásticas como la aparición del bipedalismo para justificar las diferencias. Como bien recogen Rakic y Kornack, citando a Medawar (1953): “una pequeña modificación de un gen regulador puede haber tenido un papel significativo en la expansión evolutiva de la neocorteza, como presumiblemente ha ocurrido también en otros sistemas corporales” (Rakic y Kornack 2001: 46). Está claro que la evidencia de carácter fisiológico que refleja el bipedalismo sería una prueba visible de una posible mutación genética en un punto determinado de la evolución de los homínidos, pero no supondría una causa clara de esta mutación, por ser el bipedalismo en sí el producto de una adaptación. Lo que está claro es que no hay evidencia clara acerca de la mutación genética que llevó a separar a los primates del resto de los mamíferos. Aunque la elaboración de una respuesta a esta pregunta está fuera del ámbito de este artículo, no sería mala idea explorar esta cuestión en el futuro.

Acabamos de ver cómo algunos estudios proponen como argumento evolutivo que el período crítico en los monos debería ser más corto que el de los hombres, el de otros mamíferos más corto que el de los monos, y así sucesivamente. Aunque esto es sólo una hipótesis<sup>6</sup>, sería conveniente tenerla en cuenta para interpretar ciertos estudios, ya que de otra manera los datos encontrados en dichos estudios podrían llevar a la confusión. Así, en el artículo de Rakic y

Kornack, una serie de datos sobre el desarrollo de la retina en el mono son especialmente interesantes con relación a este tema. A pesar de haber recalcado el hecho de que los datos provenientes de receptores sensoriales del exterior no tienen por qué ser cruciales para el establecimiento de conexiones básicas específicas de la especie (2001: 48), estos autores sitúan el desarrollo completo del sistema visual del mono hacia la pubertad. De especial interés es la nota que señala que un retraso o interrupción de exposición a la luz durante el período de desarrollo de la visión en el mono produciría “una cascada de reacciones que afectarían a clases heterogéneas de células, lo cual conduciría a una organización anormal de todo el sistema y, en consecuencia, a una función también anormal” (2001: 49). Este dato es consistente con aquéllos que documentan a niños con dificultad para discriminar fonemas en su lengua tras haber sufrido otitis media en repetidas ocasiones durante la infancia (Obler y Gjerlow 1999). Ahora bien, el hecho de que la madurez visual en los monos coincida con el momento de su pubertad no quiere decir necesariamente que todas las estructuras en el mono llegarán a su plena madurez en este momento. Es cierto que la pubertad es un momento asociado con un gran número de cambios fisiológicos encaminados hacia la madurez reproductiva. También lo es, sin embargo, que el hecho de que el hombre tenga la pubertad más tardía supondría una desventaja evolutiva, ya que retrasaría la edad reproductiva. Según Rakic y Kornack, este dato proporcionaría una justificación más para el desarrollo cognitivo, puesto que un cerebro más desarrollado dotaría a la especie de mayor número de recursos (e.g. cognitivos) para así alargar la vida y con ella el período reproductivo (2001: 49). Lo que no parecen apreciar estos autores es el hecho de que estos recursos cognitivos –supuestamente utilizados durante los años reproductivos, se podrían estar gradualmente adaptando al entorno, incluso en el transcurso de estos años posteriores a la pubertad. Por otro lado, el enfoque de que a mayor período de desarrollo mayor capacidad cognitiva podría llevar también a conclusiones de tipo racista y sexista, ya que es sabido que la mujer y las razas que viven en climas más cálidos tienden a llegar a la pubertad a edades más tempranas (ver Gould 1981). Puesto que no hay pruebas de la existencia de alguna desventaja cognoscitiva en estas mujeres o los habitantes de climas más cálidos, la aparición de la pubertad más temprana no debería tomarse como equivalente de un menor desarrollo cerebral.

Ya se dijo en el apartado anterior que el mapa arquitectónico del cerebro debe estar regulado genéticamente, como también parecen estarlo las etapas de madurez de las distintas áreas. Los datos presentados hasta ahora demuestran que la genética debe de tener alguna influencia en la regulación cronológica de las etapas de madurez<sup>7</sup>. En el caso de los mapas arquitectónicos, parece haber una correspondencia en distintas especies en cuanto al número de áreas corticales; sin embargo, Michel Hofman y Todd Preuss (2001) recalcan que dependiendo de los estímulos, las distintas especies desarrollarán un nuevo número de áreas neocorticales.<sup>8</sup> Es más, Hofman señala que el principal cambio cortical que tuvo lugar durante la evolución de las especies estuvo más relacionado con el número que con el tamaño de las

áreas. De acuerdo con esta línea argumentativa, Preuss (2001) apoya la teoría de la reorganización por encima de la mera encefalización y sostiene que esta encefalización (evidente en los fósiles encontrados hasta el momento) es un “síntoma de los cambios en la organización interna” (2001: 154). Al papel que el número de áreas corticales tienen en la evolución del cerebro Preuss agrega la importancia de las conexiones entre estas áreas corticales a la hora de producir tareas cognitivas de primer orden. Según este autor, algo que marcaría una diferencia entre las cortezas de animales de distinta especie sería el nivel de sofisticación y especialización, como también la nueva habilitación de estas conexiones corticocorticales, idea que también sostienen Aboitiz y García (1997) y que parece tener repercusiones decisivas en cuanto a la aparición del lenguaje en la especie humana. Volviendo al tema de la arquitectura del cerebro, Müller (1996) hace aportaciones muy interesantes al respecto. Por ejemplo, en su apartado sobre neurogénesis describe todo el proceso de “construcción” ilustrando sus explicaciones con ejemplos de diversas deficiencias alcanzadas por los pacientes en distintas etapas del desarrollo embrionario.<sup>9</sup> Esto supondría, en primer lugar, que no todo lo que determina el desarrollo de las estructuras es post-parto, sino que el desarrollo del embrión también debería tenerse en cuenta en este contexto. En cuanto a la causa de estas malformaciones o, más concretamente, al determinante de las diversas estructuras cerebrales, Müller recurre a principios epigenéticos; es decir, las cadenas de interacción de las neuronas que acaban formando las estructuras cerebrales “tienen su base en, pero no están fuertemente determinadas por, el genoma” (629). Esta conclusión es relevante a este punto, en cuanto al papel de la plasticidad en la formación de estructuras cerebrales y explicaría por qué, como muchos autores han señalado anteriormente, el hombre dista genéticamente tan poco de los primates. También dotaría de un papel muy importante a las exigencias del entorno en cuanto al factor más decisivo a la hora de crear estructuras cerebrales, lo cual es relevante para el contexto de este artículo, aunque de nuevo, no determina ningún momento de conclusión de este período de plasticidad.

En cuanto a la lateralización, muchos estudios (como Calvin (1982)) han resaltado la repercusión que en la aparición o consolidación de ésta tuvo el que los homínidos (como resultado del bipedalismo) empezaran a utilizar la mano derecha para lanzar o realizar otro tipo de actividades de precisión, al igual que la repercusión que la misma lateralización homínida tuvo tanto en la encefalización como en la aparición del lenguaje. A pesar de las convincentes pruebas presentadas por Calvin, no estaría de más preguntarse si el mismo argumento no se podría hacer a la inversa, es decir, que la ya presente lateralización cerebral causada como consecuencia del proceso de redistribución de las áreas corticales, ya iniciado en los mamíferos, favoreciera el uso de la mano derecha y la lateralización del lenguaje en el hemisferio izquierdo. Los datos presentados por estudios recientes (Gannon et al. 2001) así lo demuestran. En estos estudios se aprecia una asimetría hemisférica gradual a partir de monos de tipo mediano (gibones) que es particularmente visible en gorilas y chimpancés. Esta asimetría se debería a la gran concentración de neuronas y circuitos neuronales en esta zona de control muscular,

posiblemente determinado, como ya se ha apuntado anteriormente, por las exigencias impuestas por el entorno. Müller (1996) añade a este dato el hecho de que incluso los pájaros parecen estar lateralizados a la izquierda para producir sus canciones. Lo que sí parece ser cierto, de acuerdo con Müller, es el número de neuronas destinadas para cada región cortical, idéntico o continuo en los mamíferos, que sólo se hace discontinuo, particularmente en la zona visual, a partir de los primates. Este dato sería relevante a la hora de estudiar la aparición de áreas como las dedicadas al lenguaje, aunque Müller subraya que tal discontinuidad todavía no se ha localizado para estas zonas.

De acuerdo con lo visto hasta ahora, se pueden “aventurar” varias conclusiones. Primero, hemos visto que, aunque visible y funcionalmente diferentes, las regularidades descritas entre los cerebros de los humanos y los de otras especies animales son especialmente relevantes para el estudio comparativo de estos cerebros, sobre todo a la hora de deducir el sustrato neurológico de funciones exclusivamente humanas como es el caso del lenguaje. La primera sección de este artículo ilustró cómo los principios básicos que regulan las funciones y conexiones cerebrales coinciden en todos los organismos animales. Esta sección también ha intentado hacer una distinción entre las funciones que parecen tener una naturaleza genética y aquéllas que dependen de agentes externos. Si algo ha quedado más o menos claro hasta ahora es la idea de que la mayoría de los procesos que toman parte en el desarrollo del cerebro tienen una naturaleza plástica, siendo de origen genético sólo aquéllas que determinan el “patrón” a seguir, como también lo son el tipo de neuronas y tejidos y posiblemente una orientación sobre el lugar de formación de las distintas estructuras. Este dato (la dicotomía sustrato genético-plasticidad) evidencia, por un lado, el hecho de que los procesos básicos coincidan en todas las especies animales, y por otro, el que una especie como la humana haya llegado a la sofisticación que actualmente la distingue. Sin embargo, y como se ha venido viendo, pocos datos subrayan que esta plasticidad termine en el momento de la pubertad y que sea éste el motivo por el cual el bipedalismo sea el causante de la distinción entre el cerebro humano y el del resto de las especies. La última sección de este artículo utilizará los datos hasta ahora descritos para delinear una explicación más o menos coherente de las bases neuronales que originaron el lenguaje en la especie humana.

#### **4. El lenguaje y su origen neurológico**

Muchos han sido los intentos (algunos más convincentes que otros) de encontrar un homólogo de las áreas típicas del lenguaje en los primates. Esta sección revisará los datos más relevantes de estudios recientes de neuroanatomía comparativa entre primates y humanos con el propósito de ofrecer una explicación aproximada de dónde y cómo se originó el lenguaje en la especie humana y si la aparición del bipedalismo estaría relacionado con este suceso.

Como dato relevante y consistente con lo visto hasta ahora, en general los procesos implicados en la formación de estructuras tienden a ser los mismos en todas las especies. Lo

que cambia de una especie a otra es el tiempo prefijado para cada uno de los procesos de desarrollo (tiende a ser proporcional con el grado de sofisticación de la estructura a desarrollar), como también el número de neuronas implicadas en cada proceso, que también parece estar relacionado con el grado de sofisticación de la estructura. En la sección anterior ya se vio cómo el tamaño del cerebro en sí no es determinante a la hora de justificar su grado de sofisticación,<sup>10</sup> sino más bien la reestructuración de las áreas del cerebro y la creación de otras nuevas (Gibson et al. 2001, Preuss 2001, Aboitiz y García 1997) y, sobre todo, la confluencia de unas áreas con otras por medio de conexiones cada vez más complicadas (Gibson et al. 2001, Preuss 2001, Gannon et al. 2001, Müller 1996, Aboitiz y García 1997). Esta sección justificará cómo la aparición del lenguaje en el *homo* se puede haber debido a la habilitación de nuevas conexiones entre estructuras ya existentes en el cerebro de nuestros ancestros como consecuencia de los requerimientos propios de cambios en el entorno, anteriormente mencionado como el principal mecanismo implicado en los procesos de formación de estructuras cerebrales en general.

En primer lugar, los estudios más recientes sobre el tema coinciden en señalar que la habilitación de nuevas estructuras o divisiones en las áreas corticales ya existentes en primates y demás mamíferos puede tener un papel crucial en la aparición del lenguaje en la especie humana. Este dato es particularmente relevante si se tienen en cuenta las estructuras que en los humanos se encargan de procesar tareas lingüísticas<sup>11</sup> y sus homólogos en los primates. Preuss (2001) explica que es justamente el hecho de que aparezcan estos homólogos en primates lo que hace pensar que el lenguaje haya surgido en algunos casos como una reorganización de áreas ya existentes para otras tareas no lingüísticas, y en otros a causa de una habilitación de nuevas conexiones entre estas áreas. Como evidencia de esto, Preuss asegura que los humanos, al contrario de lo que se creía, se diferencian de los primates en su capacidad para analizar estímulos en movimiento, y hasta se atreve a proponer que esta agudeza en la percepción visual puede derivarse de la necesidad del *homo* de decodificar los rápidos movimientos de la boca de su interlocutor al hablar, como también de la necesidad de interpretar los gestos que acompañan a las conversaciones orales. Aunque prematura, esta conclusión no es del todo desacertada, ya que otros estudios (Gannon et al. 2001) indican que la corteza visual de una persona se estimula al hablar con alguien. Como bien dice Preuss, una nueva habilitación de funciones en ciertas zonas corticales desencadenaría una serie de nuevas conexiones en cascada que haría el sistema cada vez más sofisticado y complejo. En el caso de la apreciación de estímulos visuales, quizás las exigencias del entorno<sup>12</sup> podría haber agudizado la percepción visual. En otras palabras, el sustrato cerebral se ha ido agudizando mientras que el estímulo visual sigue siendo el mismo. Está claro que la aparición del lenguaje no se ha podido dar del mismo modo, ya que el sistema lingüístico no se encontraba a la espera de ser descubierto por el hombre tras agudizar éste su percepción. Lo que sí puede estar claro tras lo visto hasta ahora es que esta agudeza visual sí que habilitaría un sistema en el cerebro destinado a analizar

estímulos visuales como los gestos y quizás convertirlos en significativos. Según Gannon et al. (2001), los sordos activan ciertas zonas de la corteza auditiva primaria destinadas a procesar el lenguaje hablado. Este dato es muy significativo en este contexto y puede tener varias explicaciones. Por un lado, puede tener relación con lo que ya se explicaba anteriormente sobre la plasticidad y cómo ésta hace que la corteza normalmente destinada a la realización de ciertas funciones se habilite para otras ante la falta de estímulos relacionados con la función original. Por otro lado, este fenómeno se puede explicar como consecuencia de la misma complejidad del sistema de conexiones que se ha habilitado para la decodificación de signos, que favorece la multi-modalidad en la recepción de estímulos.<sup>13</sup> Algo que Gannon et al. no sugieren pero que podría ser relevante para este contexto es que el hecho de que zonas visuales se activen mediante el lenguaje oral puede ser un rastro del protolenguaje gestual que ha ido añadiendo a la percepción las nuevas áreas habilitadas para procesar lenguaje hablado, aunque también habría que estudiar si esta activación también ocurre en casos de comunicación telefónica, por ejemplo, en los que no es posible percibir visualmente ningún movimiento del interlocutor.

En segundo lugar, las conexiones entre distintas zonas de la corteza parecen ser desencadenantes de esta aparición y posterior consolidación del lenguaje, como ya se ha venido adelantando. Aboitiz y García (1997) explican y apoyan esta hipótesis partiendo del sustrato neurológico y conexiones existentes en los primates. En su comparación del cerebro humano con el de los simios, estos autores explican cómo los prosimios no registran ningún homólogo al área de Broca mientras que los macacos ya tienen el área 45<sup>14</sup>. La zona 44 en el humano correspondería a la 6 en el macaco que está destinada a realizar rutinas de coordinación motora, obviamente necesarias para la articulación de sonidos en el hombre. Algunos estudios (Preuss 2001) han señalado que la zona de Broca en sí, aunque esencial a la hora de la articulación en los humanos, sólo es un requisito de orden menor para el lenguaje y puede haberse habilitado debido a una mera reestructuración, de ahí que los monos no puedan llegar a articular incluso después de haber recibido entrenamiento para ello. Los datos relacionados con el homólogo del área de Wernicke son aún más interesantes. Según Aboitiz y García, la zona Tpt ya se encuentra en prosimios. Esta es una zona multimodal en el macaco que recibe proyecciones de las distintas áreas de asociación auditiva que rodean la zona como también somatosensorial de la zona parietal. En el mono esta zona parece ser la responsable de localizar tanto el origen de sonidos tales como las llamadas de aviso, como también de los giros que el mono hace con la cabeza como reacción a dichos sonidos. Lo que estas descripciones parecen indicar es que la agudeza perceptiva y motora está relacionada con el número de conexiones establecidas entre las distintas áreas cerebrales. Estos autores no hacen mucho hincapié en las proyecciones de la zona visual en la zona Tpt, aunque admiten que esto se debe a la falta de investigación. Sin embargo, sí que se refieren a una proyección desde la zona visual hacia la zona de Broca, más concretamente hacia la zona inferior del fascículo arcuado. Esto parece indicar que la aparición

del lenguaje se debió a una combinación de bases neuronales que se irían haciendo cada vez más sofisticadas de acuerdo con las exigencias medioambientales, gracias al mecanismo de plasticidad cerebral del que las especies disponen. Desde el punto de vista perceptivo, conforme se fueran afinando los mecanismos de percepción tanto visual como auditiva mayor discriminación se haría entre los objetos percibidos y mayor sería la necesidad de analizarlos y “ordenarlos”, quizás debido a restricciones internas del mismo sistema de procesamiento, para su correcto procesamiento o incluso almacenamiento en la memoria a corto plazo que Aboitiz y García (1997) investigan. Quizás este sea el origen de la discriminación de sonidos y la posterior creación de un sistema jerárquico en el lenguaje. En cuanto a la producción, parece estar claro que la misma percepción de estímulos cada vez más precisa fue la principal impulsora de la creación de un sistema lingüístico cada vez más complejo. Por otro lado, parece no haber duda en que esta capacidad para discriminar entre sonidos a la hora de procesarlos estaría ligada al aumento de la precisión a la hora de producirlos.<sup>15</sup> Lo que no está tan claro es el origen de esta producción. Se han hecho muchas especulaciones al respecto, y la mayoría relacionan el origen del lenguaje hablado con las vocalizaciones de control subcortical de tipo emocional registradas tanto en simios como en humanos.

Aunque son muchos los que han ofrecido argumentos en contra de esta posibilidad, el contexto de este trabajo no la desfavorece del todo. Si se adopta la hipótesis de que el lenguaje surgió mediante el uso de la modalidad gestual, lo cual sería consistente con los argumentos de lateralización (Calvin 1982)<sup>16</sup>, entonces se podría explicar cómo la corteza cortical motora se especializaría cada vez más en producir signos lingüísticos mediante el movimiento de las extremidades superiores.<sup>17</sup>

Estas producciones lingüísticas serían apoyadas pragmáticamente mediante vocalizaciones emotivas, y este uso gradual de vocalizaciones para apoyar los gestos se iría especializando cada vez más mediante la adquisición de control cortical motor de estas vocalizaciones (quizás habilitado por una nueva conexión entre áreas corticales). El resto, de acuerdo con el contexto propuesto en este artículo, sería cuestión de establecer nuevas conexiones relevantes a la información recibida, como bien ilustraría el fenómeno de la creación de columnas visuales en la rana como consecuencia de un aumento en la complejidad de recepción de estímulos, que se describió en la primera sección.

Al aumentar la recepción o, más bien, la cantidad o calidad de la información como consecuencia del mismo perfeccionamiento de los órganos receptores, el cerebro desarrollaría nuevos mecanismos que se encargarían de ordenar y jerarquizar esta información. Esto podría tomarse como analogía de la aparición de la sintaxis, aunque esta idea no se desarrollará en este artículo por falta de espacio. Lo que sí parece claro es que la creación de mecanismos como éste causados por el gradual aumento de la conectividad en los cerebros de los *homos* posiblemente haya dado lugar al sistema lingüístico complejo del que disponemos en la actualidad.

## 5. Conclusión

El propósito de este artículo ha sido explorar el desarrollo y funcionamiento del cerebro tanto en el hombre como en las demás especies animales, con el fin de poder esbozar una explicación de la evolución que las capacidades cognoscitivas en los humanos parecen evidenciar. Más concretamente, este artículo se ha escrito con el fin de especular qué bases neurológicas han tomado parte en la aparición de habilidades como el lenguaje exclusivamente en la especie humana y si sucesos como el bipedalismo han sido los factores causantes de la evolución. Para ello, un primer apartado se dedicó a la descripción del proceso de formación de estructuras neuronales en general. Ahí se delineó el papel que el entorno y la plasticidad tienen en la formación de estructuras. En un segundo apartado se comparó el sustrato neurológico del hombre con el de otras especies relacionadas, sobre todo los primates. En este apartado se recalcó la estrecha relación entre la precisión y especialización en la realización de diversas tareas y el nivel de conectividad y número de circuitos neuronales implicados en su realización. También se especuló sobre el papel de la genética en el desarrollo de estructuras cerebrales, concluyendo que el papel de ésta es mínimo comparado, de nuevo con el de la plasticidad y adaptación al entorno, aunque no se trazó ningún límite para la interacción de entorno y plasticidad, como estudios anteriores habían sugerido. Por último, la tercera sección de este artículo tuvo como propósito explicar el origen del lenguaje en la especie humana como resultado de los mismos procesos de adaptación descritos en las secciones anteriores, es decir, de un aumento de la conectividad neuronal en ciertas regiones implicadas como consecuencia de las exigencias del entorno.

Este artículo partió del argumento del bipedalismo como causante principal de todo este proceso. El modelo aquí planteado evidencia el hecho de que esta evolución se debe, sobre todo, a la naturaleza plástica del cerebro (también presente en otras especies), y al mismo sistema natural de desarrollo del organismo. El bipedalismo puede haber sido una pieza clave en acelerar el proceso de evolución, debido al papel que la exposición al entorno tiene en la creación de estructuras cerebrales. Sin embargo, puesto que estas mismas exigencias del entorno parecen ser las responsables de los cambios que tienen lugar en la estructura cerebral –y por tanto en las consecuencias visibles de estos cambios-, el mismo cambio medioambiental que tuvo como consecuencia el bipedalismo en la especie, y no el bipedalismo en sí, es lo que aquí se propone como único factor determinante en la separación de la especie humana de la simia y el primer paso hacia la adaptación del lenguaje en el hombre.

### Notas:

<sup>1</sup> Todas las traducciones son propias.

<sup>2</sup> Por ejemplo, los trasplantes hechos en animales, donde las neuronas acabarán haciendo conexiones con las zonas homólogas a las estructuras para las que estaban originariamente destinadas

- <sup>3</sup> La luz, las frecuencias de sonido, los rayos ultravioleta para la piel, o la cultura en el caso del lenguaje y aprendizaje.
- <sup>4</sup> Las de naturaleza más básica madurarán antes que las de naturaleza más compleja.
- <sup>5</sup> Este sería el caso de mecanismos como la mielinación que no se completan hasta bien entrada la etapa adulta.
- <sup>6</sup> Esta hipótesis carece de precisión de tipo científico, con lo cual habría que comprobar hasta qué punto es válida.
- <sup>7</sup> Esto explica que tanto monos como humanos tengan pubertad o que ambas especies tengan neurogénesis embrionaria y, según Müller (1996), el máximo número de neuronas es alcanzado en el hombre tras aproximadamente 100 días de gestación (617).
- <sup>8</sup> La rata, por ejemplo, tiene 15 frente a las 50 del hombre (Hofman 2001).
- <sup>9</sup> Una ilustración a este dato sería el caso de pacientes sordos o ciegos tempranos que registran anomalías en la estructura de ciertas partes de su cerebro causadas por una pérdida neuronal anormal durante el desarrollo debido a la falta de estímulos como resultado de un déficit originado durante el período de gestación.
- <sup>10</sup> Por ejemplo, según Gibson, Rumbaugh y Beran (2001) los Neanderthales tenían un cerebro mayor que el del hombre actual.
- <sup>11</sup> Tradicionalmente, las áreas de Broca y Wernicke.
- <sup>12</sup> Funciones como, por ejemplo, la necesidad de detectar depredadores al haber cambiado de contexto medioambiental.
- <sup>13</sup> Como bien demuestran los ejemplos de los mismos Gannon et al. sobre la lectura de los labios como facilitador de la comprensión o incluso de la activación de áreas corticales auditivas y también articulatorias en el caso de alucinaciones o voces interiores.
- <sup>14</sup> El área de Broca (responsable de la producción del lenguaje en los humanos) abarca las zonas 44 y 45 en la nomenclatura propuesta por Brodmann, mientras que el área de Wernicke (procesa la comprensión lingüística) corresponde a la número 22.
- <sup>15</sup> Puesto que un homólogo de Broca ya existe en algunos primates, todo sería cuestión de entrenar el sistema motor articulatorio.
- <sup>16</sup> Ya se ha apuntado anteriormente que la lateralización no es necesariamente exclusiva de humanos.
- <sup>17</sup> Esta hipótesis dotaría al argumento del bipedalismo de una mayor validez, por dejar las manos y el campo visual libres.

## **Obras citadas**

Aboitiz, F. & Ricardo García V. (1997). The evolutionary origin of the language areas in the human brain. A neuroanatomical perspective. *Brain Research Reviews* 25, 381-396.

Calvin, W. (1982). Did Throwing Stones Shape Hominid Brain Evolution? *Ethology and Sociobiology*, 3, 115-124.

Corballis, M. (1992). On the evolution of language and generativity. *Cognition*, 44: 197-226.

Deacon, T. (2000). Evolutionary perspectives on language and brain plasticity. *Trends in Cognitive Science*, 28.

Gannon, P. J., N. M. Kheck, y P. R. Hof. (2001). Language areas of hominoid brain: a dynamic communicative shift on the upper east side plannum, en Dean Falk y Kathleen R. Gibson (Ed.) *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*, 216-141. Cambridge: Cambridge University Press.

Gibson, K. R., D. Rumbaugh, y M. Beran. (2001). Bigger is better: primate brain size in relationship to cognition, en D. Falk y K.R. Gibson (Ed.) *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*, 79-98. Cambridge: Cambridge University Press.

Gould, S. J. (1981). *The Mismeasure of Man*. New York: Norton.

Hofman, M. A. (2001). Brain evolution in hominids: are we at the end of the road?, en D. Falk y K.R. Gibson (Ed.) *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*, 113-131. Cambridge: Cambridge University Press.

Kandel, E. C., T. M. Jessell, & J. R. Sanes. (2000). Sensory Experience and the Fine-Tuning of Synaptic Connections. En E. C. Kandel, J. H. Schwartz, y T. M. Jessell (Ed.), *Principles of Neural Science*. 4. 1115-1130. New York: McGraw Hill.

Kaskan, P. M., y B. L. Finlay. (2001). Encephalization and its developmental structure: how many ways can a brain get big?. En D. Falk y K. R. Gibson (Ed.) *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*, 14-30. Cambridge: Cambridge University Press.

Müller, R. (1996). Innateness, autonomy, universality? Neurobiological approaches to language, *Behavioral and Brain Sciences*, 19 (611-675).

Obler, L. K. and K. Gjerlow. (1999). *Language and the Brain*. Cambridge: Cambridge University Press.

Preuss, T. M. (2001). The discovery of cerebral diversity: an unwelcome scientific revolution. En D. Falk y K. R. Gibson (Ed.) *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*, 138-165. Cambridge: Cambridge University Press.

Rakic, P., y D. R. Kornack. (2001). Neocortical expansion and elaboration during primate evolution: a view from neuroembryology. En D. Falk y K. R. Gibson (Ed.) *Evolutionary Anatomy of the Primate Cerebral Cortex*, 30-57. Cambridge: Cambridge University Press.

Walsh, T. M., & K. C. Diller. (1981). Neurolinguistic Considerations on the Optimum Age for Second Language Learning. En K. C. Diller (Ed.), *Universals in Language Learning Aptitude*, 3-21. Rowley: Newbury House Publishers.