

La evolución del lenguaje: algunos parámetros relevantes y un escenario lingüístico molecularmente plausible (y viceversa)*

Antonio Benítez-Burraco
Universidad de Oviedo

RESUMEN. La historia evolutiva de la facultad del lenguaje sigue sujeta a una gran controversia, a la que nos es ajena la escasez de evidencias capaces de atestiguar de forma concluyente los diferentes estadios atravesados en dicho itinerario evolutivo, así como el hecho de que parece tratarse de una capacidad cognitiva exclusivamente humana. La consideración de datos de carácter moleculares (y, en particular, de la historia evolutiva de los genes cuyos productos intervienen en la regulación del desarrollo y del funcionamiento de estructuras neuronales encargadas del procesamiento de estímulos lingüísticos) parece sugerir que algunos de los escenarios que se han propuesto a este respecto resultarían más plausibles que otros. Uno de ellos sería, en particular, el derivado del Programa Minimalista chomskiano. La idea de que la aparición del lenguaje habría precisado, en esencia, de la puesta en contacto de dispositivos cognitivos y de procesamiento previamente evolucionados casa cabalmente (y encuentra probablemente su fundamento biológico en) la constatación de que buena parte de los genes cuya mutación afecta al desarrollo y al funcionamiento del “órgano del lenguaje” que han experimentado una selección positiva durante la reciente historia evolutiva de nuestra especie codifican elementos transductores de información al interior de la célula y reguladores de la expresión génica, cuya alteración da lugar característicamente a cambios fenotípicos de mucha mayor entidad que la mera modificación de los componentes estructurales del sistema.

Palabras clave: evolución del lenguaje, evidencias fósiles, evidencias moleculares, Programa Minimalista

Data de recepción: 29.10.2007. Data de aceptación: 21.12.2007.

* Este trabajo ha sido realizado al amparo del proyecto de investigación “Biolingüística: fundamento genético, desarrollo y evolución del lenguaje” (HUM2007-60427/FILO), subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia, con financiación parcial FEDER.

ABSTRACT. The evolutionary emergence of language is a controversial issue. Two main reasons can account for this: (i) fossil evidences of this evolutionary itinerary are scarce and not particularly conclusive, and (ii) language seems to be an exclusively human capacity. Nevertheless, recent molecular evidences (mainly genetic data concerning the evolutionary history of the so-called “language genes”, i.e. genes involved in the ontogeny of the “language organ”) suggest that some of these evolutionary scenarios are more plausible than others. One of such scenarios derives from the Chomskyan Minimalist Program. In brief, language would have basically emerged from the contact between previously evolved performance systems (conceptual and sensorimotor). This account of language evolution satisfactorily match (and is probably explained by) the fact that most of the “language genes” that were positively selected along human evolution encode proteins involved in signal transduction and gene expression regulation: when these key elements are disrupted, usually arise phenotypic disturbances (or improvements) that are more prominent than those caused by mutations in genes that encode structural elements.

Keywords: language evolution, fossil evidences, molecular evidences, Minimalist Program

1. Introducción

Después de casi una centuria confinado en una suerte de limbo académico, el problema del origen del lenguaje ha vuelto a convertirse en una de las cuestiones que más interés están despertando dentro del propio ámbito de la Lingüística. De hecho, buena parte de las diversas hipótesis que se han planteado hasta la fecha acerca de la evolución de la capacidad lingüística en la especie humana se han basado, en gran medida, en evidencias aportadas por dicha disciplina, como es el caso, por ejemplo, de los datos resultantes de los estudios realizados acerca de las lenguas de contacto y de las lenguas criollas, así como los postulados de la teoría de la gramaticalización o los resultados obtenidos a partir de los modelos matemáticos generados por la Lingüística computacional. Si bien este tipo de evidencias constituye un material contrastivo imprescindible, que debe ser tenido en cuenta si se desea abordar de forma rigurosa el análisis de dicho problema, no cabe duda de que para ello también resulta imprescindible considerar el ciertamente heteróclito conjunto de evidencias relacionadas con la evolución de nuestra especie. Entre ellas, y como no podría ser de otro modo, ocupan un lugar preferente las de carácter paleoantropológico, fundamentalmente aquellas que, en principio, pueden correlacionarse satisfactoriamente con la evolución de la organización estructural y funcional del “órgano del lenguaje”, si bien en las últimas dos décadas también han comenzado a cobrar una importancia decisiva a este respecto otras de diferente índole, como pueden ser las procedentes de los campos de la Genética de poblaciones, la Psicología evolutiva, la Psicología cognitiva o la Primatología, y, desde luego, la Biología Molecular. En el presente artículo se caracterizarán en primer lugar, y de forma sucinta, los principales parámetros evolutivos que es preciso considerar a la hora de discutir de forma rigurosa el problema del origen del lenguaje. Seguidamente se sugerirá la necesidad y la conveniencia de tener en consideración los datos moleculares derivados del análisis de las secuencias génicas

para una mejor comprensión del proceso evolutivo seguido por el “órgano del lenguaje”. Se concluirá con una discusión en la que se planteará el grado en que las principales conclusiones derivadas de dicho análisis casan con algunos de los escenarios que, sobre la evolución del lenguaje, se han esbozado desde el campo de la Lingüística y, en particular, con el derivado del Programa Minimalista chomskyano.

2. Principales parámetros en la evolución del lenguaje

A pesar de la falta de consenso que existe realmente acerca de su naturaleza biológica exacta, la cual se ha tratado de caracterizar de muy diversas maneras (un aspecto más del comportamiento, una habilidad humana, un rasgo específico de la especie humana, una competencia, un comportamiento exclusivamente grupal propio de seres sociales, una aplicación de la inteligencia social o un fenómeno social y/o cultural [Botha, 2000]), lo cierto es que, si atendemos exclusivamente a las evidencias de tipo neuroanatómico y neurofisiológico (*vid.* Benítez-Burraco, 2005a para una revisión), parece fundamentada la existencia de un mecanismo de procesamiento de estímulos lingüísticos que descansaría en la actividad coordinada de diversos circuitos neuronales circunscritos a determinadas áreas cerebrales. Ciertamente, y a menos que se acepte una estructura modular estricta del cerebro, separar radicalmente los procesos neuronales que intervienen en la cognición general y en el lenguaje puede resultar cuestionable, como pone de manifiesto el hecho de que hasta la fecha no se haya podido demostrar de forma concluyente la existencia de una disociación completa entre el lenguaje y otras capacidades cognitivas, ni, de forma más precisa, entre los hipotéticos módulos (o componentes funcionales) del primero, cuyo paradigma sería la disociación que se ha establecido tradicionalmente entre sintaxis y semántica en las afasias de Broca y Wernicke (Kaan y Swaab, 2002). Dicho de otro modo: por el momento, y en lo que atañe específicamente al lenguaje, no se ha logrado establecer una correlación plenamente concluyente entre la organización funcional del cerebro y una especialización histológica correlativa, de modo que lo que se observa en la práctica es la existencia de patrones recurrentes de activación neuronal en respuesta a las demandas de procesamiento de tipo lingüístico. En todo caso, la facultad del lenguaje surge de forma recurrente a lo largo de la ontogenia merced, en buena medida, a un programa de desarrollo específico de naturaleza innata. La culminación de este proceso de adquisición es la consecución de una gramática individual (o fenotipo lingüístico), es decir, de una entidad psicológica que expresa el desarrollo pleno de la capacidad lingüística de cada individuo, entidad que, para Anderson y Lightfoot (2000), posee las propiedades de un órgano, desde el momento en que parece constituir una estructura especializada diseñada para satisfacer una función determinada. En atención a las evidencias discutidas anteriormente, este “órgano lingüístico” no tendría una localización anatómica específica o fácilmente discernible, sino que revestiría un carácter eminentemente fisiológico o funcional. La idea más generalizada en relación con su ontogenia es que el patrón inicial de organización general de

los centros neuronales que lo integran estaría prefijado desde antes del nacimiento, si bien dicho patrón sería, al mismo tiempo, bastante flexible, en el sentido de que la localización anatómica del “órgano” cambiaría (i) durante el desarrollo del individuo, (ii) en respuesta a los daños físicos producidos en las supuestas áreas convencionalmente asociadas al lenguaje, (iii) en función de las modificaciones que tienen lugar en las condiciones ambientales (lingüísticas) en que se desenvuelve dicho individuo, y (iv) como resultado del reclutamiento recurrente de diversas regiones corticales en función de las demandas computacionales que requiere la complejidad de los mensajes lingüísticos que debe interpretar o generar (para una revisión, *vid.* Benítez-Burraco, 2005a).

Ahora bien, conviene tener presente que existe una indudable controversia acerca de la extensión y del alcance de este innatismo lingüístico, así como en lo que se refiere al propio proceso de adquisición del lenguaje (para una revisión *vid.* Benítez-Burraco, en prensa 1). En lo que atañe a la primera cuestión, las reservas nacen del carácter ciertamente elusivo del término “innato” desde el punto de vista biológico (*cf.* Wimsatt, 1999), lo que ha llevado a plantear que, en lo que concierne específicamente al lenguaje, este término (i) puede hacer referencia a formas particularmente disímiles de regulación del desarrollo y de la organización de las estructuras cerebrales y, por inclusión, de los centros asociados al procesamiento lingüístico, de modo que son concebibles cerebros “lingüísticos” más generalistas (como los que implican el Sistema Funcional del Lenguaje [Lieberman, 2000; 2002] o la hipótesis de la Facultad del Lenguaje en sentido Amplio [Hauser *et al.*, 2002; *vid. infra* y nota 2], o más compartimentalizados (como los que se derivan de las diferentes hipótesis modularistas [Fodor, 1983; Ramus, 2006]); (ii) su consideración obliga a tener en cuenta mecanismos hereditarios de diversa naturaleza, incluyendo la codificación genética, la epigénesis, la herencia materna e, incluso, el aprendizaje social y la cultura (Avital y Jablonka, 2000; Jablonka y Lamb, 2005); y (iii) no está claro en qué medida el tipo de información que consideramos “innata”, y que determina en último término las características y las propiedades más significativas de la facultad del lenguaje, no se genera también como consecuencia del propio proceso de desarrollo (*cf.* Oyama, 2000)¹. En lo que atañe a la segunda cuestión, las diferentes propuestas acerca del modo en que se produce la adquisición del lenguaje se diferencian, en último término, y como apuntan Longa y Lorenzo (en prensa), en función de su mayor o menor maximalismo, en el sentido de considerar (i) como más o menos específica la

1 En el propio pensamiento chomskyano la conceptualización del término “innato” en relación con el lenguaje ha experimentado una evidente evolución: de una concepción inicial de la facultad de lenguaje como un sistema de conocimiento basado en principios composicionales altamente específicos y sin correspondencia con los que gobiernan otros dominios cognitivos (Chomsky, 1980; 1986), se ha pasado, tras la adopción del Programa Minimalista, a la idea del lenguaje como una interfaz entre los sistemas responsables de la percepción y la motricidad, por un lado, y los encargados del pensamiento, por otro, de modo que los recursos específicamente lingüísticos habrían quedado reducidos al mínimo, idealmente a una capacidad de combinación ilimitada (recursividad) (Chomsky, 1995; 2000; 2005) (*vid.* también *infra* y nota 2).

naturaleza de los principios de los que hace uso el lenguaje a la hora de imponer una forma (gramatical) al pensamiento; (ii) a la Gramática Universal, como una suerte de estado inicial más o menos articulado y con un carácter y una estructura más o menos modular; y (iii) a la propia adquisición, como un proceso más o menos disposicional, en el sentido de postular que el lenguaje surgiría de un modo obligado como resultado de la interacción de los sistemas encargados del pensamiento y los responsables de la exteriorización del mismo (*vid.* nota 2), o, por el contrario, como consecuencia del recurso a una información gramatical relevante no derivable de la experiencia (y, por consiguiente, innata) durante el procesamiento de un input lingüístico deficiente.

Son todas éstas cuestiones que condicionan indefectiblemente cualquier intento riguroso por intentar determinar el origen del lenguaje, puesto que ello implica, en último término, tratar de establecer la procedencia evolutiva de este “órgano” de modo semejante a como se ha hecho en el caso de otras estructuras biológicas y de otros organismos (Gould, 1991).

Un primer parámetro que es preciso considerar a la hora de analizar la evolución del lenguaje concierne al proceso evolutivo seguido en su aparición. En este sentido, numerosos autores sostienen que el “órgano del lenguaje” (o, cuando menos, el lenguaje en sí mismo, si se trata de quienes no asumen la existencia de dicho “órgano”) tendría un carácter adaptativo y que habría evolucionado como fruto de la selección natural (Brandon y Hornstein, 1986; Pinker y Bloom, 1990; Hurford, 1992; Dunbar, 1993; Newmeyer, 1998; Donald, 1999). Esta hipótesis, desarrollada en un artículo seminal de Pinker y Bloom (1990), considera al lenguaje como un sistema biológico especializado, caracterizado por un diseño complejo que sólo puede ser el resultado de la selección natural (Pinker y Bloom, 1990), de manera que las diversas características del mismo (y de cada uno de sus componentes) se habrían seleccionado de forma paulatina hasta definir un código comunicativo estandarizado común a la estructura cerebral de una masa crítica de hablantes (Pinker y Bloom, 1990).

El problema surge, sin embargo, a la hora de precisar el tipo de entidad sujeta a la selección natural, puesto que podría tratarse de (i) la facultad lingüística humana *per se*; o de modo más específico, y en consonancia con las ideas iniciales de Chomsky, (ii) la Gramática Universal, entendida como un mecanismo complejo diseñado para la transmisión de estructuras proposicionales a través de una interfaz seriada (Pinker y Bloom, 1990); o acaso, y de acuerdo con las ideas más recientes de Chomsky a este respecto, (iii) la facultad del lenguaje en sentido amplio y/o estricto (Hauser *et al.*, 2002)². Otra cuestión no menos

2 Como es bien conocido, según el Programa Minimalista defendido en los últimos años por Chomsky (1995; 2000; 2005), las propiedades formales y funcionales del lenguaje dependen fundamentalmente de las características de los sistemas cognitivos con los que entra en contacto y/o de principios generales de organización y funcionamiento de los mismos (el denominado “tercer factor”). La propuesta chomskyana (Hauser *et al.*, 2002) distingue, consecuentemente, entre una facultad del lenguaje en sentido amplio (FLA), que abarca todos los aspectos del mismo relacionados con los contenidos que se van a expresar y a interpretar, así como

significativa, y relacionada con la anterior, estriba en determinar hasta qué punto pueden considerarse adaptativos la propia capacidad lingüística y los distintos elementos que la integran, habida cuenta de que no resulta evidente que el lenguaje satisfaga una función definida (antes bien, parece servir para casi todo), mientras que, simultáneamente, determinados aspectos del mismo podrían considerarse afuncionales, inespecíficos o disfuncionales (Piatelli-Palmarini, 1990; Lightfoot, 1999). En relación con la primera cuestión, se ha señalado, por ejemplo, que la inespecificidad funcional del lenguaje vendría determinada por la existencia de una multiplicidad de construcciones sintácticas que comunican, de hecho, un mismo tipo de instrucción, de forma que la Gramática Universal podría considerarse un mal sistema para detectar el engaño. Del mismo modo, se ha sugerido que el principio de dependencia estructural de las reglas gramaticales propuesto por Chomsky (1988: 46-47) tendría un carácter afuncional, de manera que un lenguaje basado en reglas no dependientes de la estructura, que habría resultado mucho más sencillo, podría haber satisfecho con una solvencia semejante la función comunicativa a la que parece estar destinado. Por otro lado, y en lo concerniente a la cuestión de la disfuncionalidad, se han puesto como ejemplos particularmente relevantes de la misma (i) el hecho de que existan construcciones gramaticales que no pueden utilizarse en la práctica, debido a que sobrecargan en exceso la memoria de trabajo verbal implicada en su procesamiento (el caso paradigmático sería el de las oraciones con múltiples cláusulas incrustadas), o (ii) la circunstancia de que haya numerosas estructuras agramaticales que sean, sin embargo, interpretables y, por consiguiente, satisfagan una función comunicativa (Lorenzo, en prensa), así como (iii) la existencia de restricciones formales (impuestas, en principio, por la Gramática Universal) que limitan las posibilidades comunicativas de los hablantes, por lo que difícilmente pueden considerarse adaptativas, como ocurre con la asimetría que se advierte en la extracción de los objetos (permitida) y los sujetos (no permitida) de cláusulas incrustadas en las que el verbo se flexiona (Lightfoot, 1999: 239-245); de hecho, las lenguas recurren a diversas estrategias *ad hoc* para tratar de soslayar esta disfunción del

con las señales empleadas en su transmisión (y que, por consiguiente, estarían a cargo de los sistemas de conceptualización y de procesamiento, esto es, de los dispositivos “periféricos” o “externos”), y una facultad del lenguaje en sentido estricto (FLE), reducida a lo que Chomsky ha señalado como la principal innovación del lenguaje humano en términos biológicos, a saber, la recursividad (Hauser *et al.*, 2002); para Chomsky, esta FLE estaría además relacionada principalmente con el “tercer factor” y haría uso fundamentalmente de la propiedad *merge*, la cual está sujeta a los principios de simplicidad y economía característicos del mismo, teniendo como propiedades fundamentales el binarismo, la asimetría, la extensión y la recursividad (Lorenzo, en prensa). La autonomía de la facultad del lenguaje se vería así reducida en gran medida, en el sentido de que la mayor parte de sus propiedades no presentarían una especificidad de dominio, ni consistirían en principios relacionados exclusivamente con la producción e interpretación de unidades lingüísticas, como se ha venido sugiriendo reiteradamente (*cf.* Thornton y Wexler, 1999 o Guasti, 2002), sino que dichas propiedades serían también características de otros sistemas cognitivos (Chomsky, 2005) o, cuando menos, podría afirmarse que la facultad del lenguaje se ajustaría a las propiedades formales de los sistemas a los que sirve como puente cognitivo (Longa y Lorenzo, en prensa), lo que simplificaría evidentemente su aparición en términos ontogénicos y evolutivos, de ahí el interés que presenta en el contexto de este trabajo.

lenguaje (Lightfoot, 1999: 245-249). Sea como fuere, el interés que desde el punto de vista evolutivo posee este tipo de planteamientos estriba en la circunstancia de que sugerirían que el diseño del lenguaje no podría explicarse como el resultado de un proceso adaptativo *stricto sensu*, guiado por el principio de la funcionalidad óptima³. En esencia, esta venía a ser tradicionalmente la tesis fundamental del pensamiento chomskyano con respecto a la cuestión de la evolución del lenguaje, si bien es evidente que la nueva propuesta minimalista ha permitido reexaminar con mayor productividad este tipo de planteamientos (*vid.* nota 2 y apartado 3). De todos modos, conviene dejar constancia de que para otros autores, como Newmeyer (1998), serían precisamente la peculiar asimetría que caracteriza a la Gramática Universal, su propia idiosincrasia, su irregularidad o los diferentes principios de organización de los componentes que la constituyen, las razones que determinarían su autonomía y que justificarían que su origen evolutivo fuese el resultado de la adaptación y la selección darwiniana.

Por otro lado, conviene precisar igualmente que los escenarios evolutivos no estrictamente adaptacionistas no son, en modo alguno, privativos del pensamiento chomskyano. En este sentido, Pesetsky y Block (1990), por ejemplo, consideran que, como resultado del principio de paridad, que establece que cualquier sistema de comunicación tan sólo precisa para mantenerse de un protocolo de comunicación compartido, que puede ser, sin embargo, arbitrario e incluso no óptimo (Lieberman y Mattingly, 1989), sería concebible un lenguaje construido a partir de elementos adaptativos y no adaptativos. Este hecho ha dado pie a diversas propuestas relativas al origen del lenguaje, según las cuales éste podría haber surgido mediante un proceso evolutivo distinto, a saber, como resultado de la reutilización de elementos que se habrían seleccionado inicialmente para satisfacer fines diferentes y que posteriormente habrían sido sometidos a un proceso de remodelación secundaria de tipo adaptativo, siguiendo el modelo general propuesto por Gould (Gould y Lewontin, 1979; Gould, 1991) y que, en el caso concreto del lenguaje, ha sido defendido, entre otros, por Chomsky (con anterioridad, incluso, a la adopción del Programa Minimalista [*cf.* 1982; 1988]), el propio Gould (1991), Lieberman (1984), Piatelli-Palmarini (1989), Wilkins y Wakefield (1995), Calvin y Bickerton (2000) o Jenkins (2002). Sin embargo, y más allá de las discusiones de carácter teórico, en el contexto de este artículo lo realmente pertinente serían las diferentes propuestas que se han realizado acerca, específicamente, del origen neurológico de las estructuras encargadas en nuestra especie del procesamiento lingüístico. Así, por ejemplo, se ha sugerido la posibilidad de que entre los procesos evolutivos que condujeron a la aparición del lenguaje

3 Es cierto, no obstante, que la disfuncionalidad de determinados componentes del lenguaje podría explicarse por el hecho de que las propiedades de un determinado órgano seleccionadas a lo largo de cualquier proceso evolutivo son simplemente las que resultan más adecuadas, en un momento concreto, de entre varias alternativas posibles, lo que no implica que sean las óptimas en términos de diseño (Newmeyer, 1998); por otro lado, determinadas características disfuncionales pueden conservarse, siempre que no supongan una desventaja adaptativa, puesto que la selección natural actúa sobre el organismo como un todo, que es el que sobrevive o perece en último término.

se encontrase una reutilización y una remodelación de los circuitos córtico-estriato-corticales de carácter motor, con objeto de generar un sustrato neuronal capaz de realizar las tareas secuenciales asociadas a la sintaxis⁴. Según esta idea, desarrollada fundamentalmente por Lieberman (1984; 1991), los mecanismos cerebrales involucrados en la organización de un dispositivo de procesamiento sintáctico rudimentario de tipo secuencial habrían surgido del cambio de función de circuitos neuronales encargados del control de los movimientos y de la planificación motora. Por su parte, Wilkins y Wakefield (1995) han propuesto que el lenguaje podría haber aparecido como consecuencia de un cambio de función del área de Wernicke y, sobre todo, del área de Broca, que estaría integrada en nuestros antepasados homínidos por circuitos que se encargarían presumiblemente del control motor de los movimientos secuenciales necesarios para la manipulación de objetos (aunque también se activarían durante la contemplación de dicha manipulación) (Rizzolatti *et al.*, 1996; Rizzolatti y Arbib, 1998)⁵. En un momento que estos investigadores identifican con el de la aparición del *Homo habilis*, hace aproximadamente dos millones de años, estas dos áreas corticales habrían pasado a ocuparse del procesamiento de estímulos sensoriales y de su transformación en estructuras conceptuales amodales y jerárquicamente ordenadas (Wilkins y Wakefield, 1995), un prerrequisito para el lenguaje que habría evolucionado posteriormente por efecto de la selección natural. En último término, este tipo de hipótesis sugeriría que los mecanismos neuronales implicados en

-
- 4 De forma simplificada, mediante los circuitos córtico-estriato-corticales la información cortical es reprocesada por los ganglios basales y reenviada nuevamente al córtex a través del tálamo (Cummings, 1993), permitiendo una modulación de diversos tipos de procesos motores y cognitivos (incluyendo los relacionados con el lenguaje). Los ganglios basales, en particular, se encargan del procesamiento de acciones secuenciales para permitir tareas rutinarias, pero también de su modificación en respuesta a cambios ambientales que demandan una alteración de dichos procesos (Marsden y Obeso, 1994). Una vez más, la naturaleza de estas acciones no sería únicamente motora, sino también cognitiva (Monchi *et al.*, 2001), y en lo que atañe estrictamente al lenguaje, esta estructura subcortical intervendría fundamentalmente en el procesamiento de las tareas secuenciales necesarias para la fonación o la sintaxis.
- 5 Las implicaciones (proto)lingüísticas de este sistema son evidentes, desde el momento en que supondría la existencia de una paridad entre actor y espectador, al tener cualquier secuencia de hechos el mismo “significado” para ambos (Arbib, 2003). En gran medida, este tipo de hipótesis se basa en la constatación de que los primates superiores presentan un área cerebral homóloga al área de Broca humana, si bien contiene neuronas especulares implicadas en el control motor manual, las cuales no sólo se descargan durante la manipulación, como sería esperable, sino también durante la observación de la misma (Rizzolatti y Arbib, 1998). Además, la asimetría existente en la organización del área de Broca, que se ha correlacionado en la especie humana con la dominancia funcional del hemisferio izquierdo en el desarrollo y el funcionamiento del lenguaje, aparece igualmente en las tres especies de primates superiores más cercanas filogenéticamente al ser humano (chimpancé, bonobo y gorila), de manera que se ha estimado que la antigüedad del sustrato neuroanatómico para dicha dominancia ya existía hace al menos 5 millones de años (Cantalupo y Hopkins, 2001). Por otro lado, conviene tener en cuenta, asimismo, que en determinados trastornos cognitivos en los que se advierte un déficit en el componente pragmático del lenguaje y/o en la capacidad de construir correctamente una “teoría de la mente” (el caso paradigmático sería el del autismo) se ha observado una correlación inversa entre la gravedad de los mismos y la actividad de las neuronas especulares, en concreto, de las que forman parte del giro frontal inferior (*pars opercularis*) (Dapretto *et al.*, 2006).

el procesamiento lingüístico podrían haber aparecido mediante una modificación funcional de estructuras ya presentes en los primates, lo que para Deacon (2000) habría sido posible merced a la plasticidad neuronal que caracteriza el desarrollo del sistema nervioso⁶. Por lo demás, esta circunstancia habría permitido que una adaptación altamente inusual como es el lenguaje humano hubiese surgido sin necesidad de modificar sustancialmente la información genética necesaria para el desarrollo del cerebro⁷. Todas estas hipótesis plantean, en último

-
- 6 La plasticidad neuronal es la propiedad inherente a la mayoría de los circuitos que integran el cerebro humano de responder estructural y funcionalmente, una vez que se han establecido los contactos iniciales entre las neuronas, a los cambios producidos en el ambiente (Hofmann, 2003). Su objetivo es la consecución de un ajuste lo más exacto posible de dichos circuitos a las demandas de procesamiento generadas por el medio externo en que se desenvuelve el individuo, pero sin recurrir para ello a una alteración de los programas encargados de la regulación del desarrollo y el funcionamiento de los centros neuronales (y, en particular, a la mutación de los genes que forman parte de los mismos), sino fundamentalmente a una modificación de los parámetros fisiológicos de la función neuronal (Deacon, 2000: 289). Por lo demás, esta propiedad hace que la organización definitiva de cualquier centro cerebral dependa, en último término, de la experiencia, y en el caso concreto del lenguaje, se encuentra en la base de las conspicuas reorganizaciones neuronales a las que se aludió anteriormente y que se producen durante la adquisición del lenguaje, con ocasión del aprendizaje de nuevas lenguas y, desde luego, durante el proceso de recuperación (eminentemente funcional) tras algún daño cerebral (Dehaene *et al.*, 1997; Thomas *et al.*, 1997), si bien esta plasticidad ha de considerarse una propiedad inherente de los sistemas lingüísticos y no un simple mecanismo compensatorio de hipotéticos daños que afecten a su integridad. Ahora bien, el hecho de que la arquitectura precisa de una estructura neuronal dependa en último término del ambiente (y que, por consiguiente, la base neuronal del lenguaje sea ligeramente diferente en cada individuo desde un punto de vista anatómico y funcional, del mismo modo que nunca son tampoco exactamente idénticas las gramáticas mentales que emplean [Anderson y Lightfoot, 2000]), no supone que dicha estructura pueda remodelarse por completo por efecto de un cambio en las condiciones ambientales, sea cual sea la naturaleza del mismo (Ramus, 2006), por cuanto la plasticidad es uno de los procesos neuronales sometidos a un control genético más estricto, de forma que no debería confundirse, sin más, con “aprendizaje” o “modulable por la experiencia en sentido laxo”, de ahí que tampoco implique necesariamente la existencia de una *tabula rasa* o de un cerebro generalista. En todo caso, lo que interesa realmente en el contexto de este trabajo es la constatación de que esta plasticidad en la organización y el desarrollo del sistema nervioso es un rasgo ontogenético común a todos los mamíferos, presente incluso en los grupos filogenéticamente más primitivos, como los marsupiales (Krubitzer y Huffman, 2000).
- 7 Deacon (2000), sugiere, asimismo, que la plasticidad neuronal podría contribuir a resolver en parte el importante problema planteado por la falta de correlación directa que se observa dentro de los vertebrados entre la cantidad de información genética disponible para la construcción de la arquitectura neuronal y la complejidad final del sistema nervioso que surge al término del desarrollo, una cuestión a la que se suele aludir como “la paradoja de la escasez de genes”. Es cierto que una parte de la información (innata) necesaria para la construcción del “órgano del lenguaje” podría ser de tipo epigenético (sobre esta cuestión *vid.* también Benítez-Burraco, 2007), pero Deacon sostiene, en particular, que tendría un carácter fundamentalmente ontogenético, dado que los mecanismos responsables del desarrollo de determinadas regiones cerebrales recurrirían durante el proceso a información proveniente del resto del cerebro e incluso del medio externo, haciendo uso de la extraordinaria capacidad comunicativa que caracteriza a las neuronas. De todos modos, a la refutación de la supuesta “paradoja de la escasez de genes” también contribuye decisivamente (i) la constatación de que la mayoría de los genes que intervienen en la regulación del desarrollo y el funcionamiento de los circuitos neuronales implicados en el procesamiento lingüístico (y, en general, en el desarrollo y el funcionamiento del cerebro) son capaces de desempeñar funciones diferentes en momentos y lugares distintos a lo largo de la ontogenia (para una discusión más detallado, *vid.* Benítez-Burraco, 2007); (ii) la circunstancia de que una parte de dichos genes codifica, asimismo, factores transductores de información y, especialmente, factores

término, que una nueva función cognitiva, por muy compleja que sea, no precisa ser creada desde cero en términos biológicos (ni, de hecho, podría realmente serlo), sino que puede aparecer rápidamente desde el punto de vista evolutivo mediante el reciclado de elementos ya presentes en un momento dado en un organismo como resultado de la historia evolutiva de la especie a la que pertenece. Esta idea resultará igualmente válida en términos moleculares y se discutirá más adelante con relación a los “genes del lenguaje”, constituyendo la tesis fundamental que vertebrará el presente trabajo.

Dos cuestiones adicionales, necesariamente relacionadas con las tratadas hasta el momento, las constituyen el patrón evolutivo que habría caracterizado la aparición del lenguaje y el *tempo* que habría seguido dicho proceso. En relación con la primera cuestión, se han propuesto dos tipos de modelos evolutivos generales ciertamente diferentes. Por un lado se encuentran los partidarios de las tesis continuistas, quienes defienden la existencia de un desarrollo continuo del lenguaje, lo que presupone que derivaría de la cognición animal y no de la comunicación animal (Ulbaek, 1998)⁸. Por otro lado se encuentran las tesis discontinuistas, que parten, en cambio, de la premisa de que ninguna otra especie animal dispone de una capacidad comunicativa de naturaleza combinatoria capaz de utilizar simultáneamente como unidades combinables elementos que posean un valor simbólico. Al margen de los casos

transcripcionales, capaces éstos últimos de regular el momento y el lugar en que se expresan los genes responsables del establecimiento de la conectividad intersináptica: dado que permiten que una misma instrucción se pueda emplear en lugares diferentes del cerebro y en distintos momentos de la ontogenia cerebral, contribuirían a reducir significativamente la “carga de codificación genética” necesaria para su desarrollo (Ramus, 2006 y nota 22).

- 8 En relación con esta cuestión conviene tener presente que se ha sugerido que el incremento (alométrico) del cerebro que se ha producido a lo largo de la evolución de nuestra especie no sólo habría tenido importantes consecuencias en lo que atañe a la organización global del córtex (en el sentido de proporcionar la base computacional y la capacidad de almacenamiento necesarias para soportar un incremento de las habilidades de carácter léxico, incluyendo las de aprendizaje y de disponibilidad de nuevas palabras) y a las relaciones existentes entre éste y las estructuras subcorticales (las cuales parecen ser cruciales para el procesamiento lingüístico [Lieberman, 2002]), sino que habría permitido, asimismo, el cambio de inervación necesario para conseguir un control consciente del aparato fonador durante el habla. En este sentido, y a diferencia de lo que sucede todavía hoy en día en el resto de los primates, en nuestra especie dicho control tiene lugar fundamentalmente mediante proyecciones nerviosas que provienen directamente del córtex y que, de forma novedosa desde el punto de vista evolutivo, complementan la inervación motora autónoma que controla la vocalización refleja (sollozos, risas), la cual sólo puede considerarse mínimamente unida a los centros cerebrales superiores que permiten el aprendizaje. En el proceso evolutivo que conduce hacia el lenguaje, la tendencia habría sido, por tanto, la de consolidar un control único y cortical de los músculos orales, faciales y vocales implicados en el habla y, por ende, la de reducir la dependencia de las vocalizaciones de la esfera emocional, de manera que, en último término, la emoción acabara incorporándose al habla a través de la prosodia (Deacon, 2000). En todo caso, lo relevante en este contexto es el hecho de que el reclutamiento del canal acústico como medio de transmisión de información habría sido un proceso posterior al desarrollo de un sistema de representación secundaria como el que implica el lenguaje (Bickerton, 2004), idea que, además, con las propuestas chomskyanas más recientes a este respecto (*vid. infra* y nota 2); se ha sugerido, por lo demás, que en aquella transición podría haber existido una etapa intermedia en la que la transmisión de información se habría producido mediante gestos (Corballis, 2002).

evidentes de analogía (parcial), como el que entrañan, por ejemplo, la “danza de las abejas” (integrada por elementos de carácter simbólico, pero que no se combinan unos con otros) o las llamadas de determinadas especies de aves capaces de aprender sus cantos (de naturaleza combinatoria, pero formados por elementos no simbólicos), que carecerían de validez en un proceso reconstructivo de esta naturaleza (Gould, 1991), lo cierto es que tampoco entre las distintas especies de primates resulta posible encontrar un sistema de comunicación semejante al humano, puesto que, o bien están integrados por elementos simbólicos no combinables, como sucede con los monos vervet (Cheney y Seyfarth, 1990) o con los chimpancés (Slocombe. y Zuberbuhler, 2005; Pika y Mitani, 2006); o bien lo están por elementos fónicos que sí se combinan, pero que carecen de valor simbólico, como ocurre con los gibones (Geissman, 2000) (aunque *vid.* Zuberbühler [2002] para un hipotético caso de sintaxis léxica en determinados primates). En general, las propuestas discontinuistas, al distinguir entre diferentes constituyentes del lenguaje en función de los distintos grados de continuidad que caracterizan a su desarrollo (mecanismos auditivos, de gran continuidad; mecanismos cerebrales, de menor continuidad; mecanismos articulatorios, de máxima discontinuidad), apuestan por una evolución en mosaico (Aitchison, 1998). Las tesis defendidas por el propio Chomsky son, en un principio, netamente discontinuistas, vindicando además la inespecificidad funcional del lenguaje, en una postura que ha sido considerada tradicionalmente como antiadaptacionista (para una discusión pormenorizada de esta cuestión, *vid.* Lorenzo, en prensa). De todos modos, conviene precisar que la matización del discontinuismo, que, como se discute a continuación, caracteriza la última etapa del pensamiento chomskyano, ha hecho que para Chomsky la aparición de la facultad del lenguaje sólo sea posible tras el surgimiento de un sistema de pensamiento interno.

En lo que atañe a la segunda cuestión, una parte de los investigadores, como Newmeyer (1998), defiende la existencia de un patrón de evolución gradual, de forma que el lenguaje habría sido el resultado de una serie de cambios menores, pero acumulativos, consecuencia de un mecanismo selectivo que habría actuado sobre cada uno de los componentes que lo integran. Sin embargo, para otros investigadores, como Berwick (1998), la propia naturaleza de la Gramática Universal, al menos tal como ha sido descrita por Chomsky (1965; 1972), impediría la existencia de estadios intermedios entre una sintaxis no combinatoria y el lenguaje humano, por lo que el paso clave en la aparición del mismo habría sido necesariamente único. En esta línea merece la pena comentar el modelo evolutivo propuesto por Calvin y Bickerton (2000), quienes han sugerido que el lenguaje podría haber comenzado siendo una suerte de protolenguaje desestructurado, a la manera de un protosabir, constituido por gestos y palabras aislados. De forma imprevista, se habría producido una reapropiación de las categorías del cálculo social (agente, tema y objeto), utilizadas ya presumiblemente por los homínidos primitivos (anteriores seguramente al *Homo ergaster*) con objeto de recordar la naturaleza y la frecuencia de los intercambios e interacciones sociales, como base para una sintaxis primitiva (Calvin y Bickerton, 2000), que habría aparecido como consecuencia de

un mecanismo de análisis θ , que asigna los papeles temáticos de agente, tema y objeto a los participantes de un hecho cualesquiera. De la conjunción de este análisis θ y los elementos del protolenguaje no sólo se habría originado una estructura sintáctica básica, sino que se habría desencadenado asimismo toda una cascada de procesos concomitantes que habría determinado, en último término, la conformación del lenguaje tal como lo conocemos actualmente (Bickerton, 1998). De todos modos, según el modelo de Calvin y Bickerton, para la evolución del lenguaje también habrían sido necesarias determinadas innovaciones adicionales, como, por ejemplo, su asociación con los mecanismos encargados de la regulación de determinados procesos secuenciales, en particular, con determinados sistemas motores evolucionados supuestamente con anterioridad para permitir el lanzamiento preciso de objetos (Calvin y Bickerton, 2000), de ahí que la evolución del lenguaje en su conjunto, antes que como un suceso evolutivo único, debería caracterizarse realmente como una secuencia de sucesos exaptativos, los cuales habrían sufrido ajustes ulteriores mediante un mecanismo adaptativo “convencional”. Ciertamente, y como se discutirá en el siguiente apartado, la naturaleza, la función y el patrón evolutivo de los genes cuya mutación afecta al lenguaje permite aportar evidencias adicionales a este tipo de debates, sugiriendo que determinados escenarios evolutivos podrían ser más plausibles que otros.

Una última cuestión, directamente ligada también a las anteriores, sería la de la determinación de la naturaleza exacta de la presión selectiva responsable de la fijación de los rasgos innatos que son fundamentales en el lenguaje (Hornstein, 1990). No es ésta una cuestión baladí, por cuanto, como se apuntó al comienzo de este apartado, no existe un consenso claro acerca de en qué medida (y en qué sentido) el lenguaje puede considerarse una facultad innata. Conviene tener presente, por otro lado, que el concepto de presión selectiva sólo resulta lícitamente aplicable en el caso de rasgos complejos y especializados surgidos mediante un proceso netamente adaptativo. Por consiguiente, la asunción de una hipotética inespecificidad funcional del lenguaje y/o de la disfuncionalidad de algunos de sus componentes, a la que se aludió anteriormente, permitiría dibujar un escenario legítimo en el que el lenguaje surgiría en ausencia de una presión selectiva evidente, como sucederá, en particular, con la denominada facultad del lenguaje en sentido estricto en el caso del modelo evolutivo derivado del Programa Minimalista chomskyano (*vid. infra* y nota 2). No obstante, esta posibilidad no excluye tampoco que determinados componentes de la facultad lingüística (en dicho modelo, el sistema de pensamiento interno y el sistema sensorimotor encargado de la exteriorización de las señales comunicativas) pudieran haber seguido una trayectoria evolutiva más “convencional”, de modo que en este caso sí resultaría relevante la cuestión de la presión selectiva. Sea como fuere, entre las supuestas ventajas adaptativas que habría tenido la adquisición de una capacidad lingüística como la que posee actualmente nuestra especie se han propuesto las siguientes: (i) una optimización de las capacidades cazadoras-recolectoras (Cziko, 1995); (ii) una optimización de la capacidad tecnológica (Gibson, 1990; Ambrose, 2001); (iii) una optimización de las estrategias de cortejo y apareamiento (selección sexual)

(Aiello, 1998; Miller, 1999; Wildgen, 2004); (iv) una optimización del cuidado de la prole y del aprendizaje intergeneracional (King, 1996); y, lo que parece la hipótesis más plausible, (v) una optimización de las interacciones sociales (en el contexto del desarrollo de la denominada “inteligencia maquiavélica” [Byrne y Whiten, 1988]) en el seno de grupos cada vez mayores (los cuales habrían surgido, a su vez, en respuesta a la mayor presión de los predadores y a la necesidad de defender un territorio de alimentación más amplio y con unas características ecológicas distintas a las del medio selvático en el que habrían vivido nuestros antepasados más distantes); dentro de estos grupos de gran tamaño, en los que las relaciones jerárquicas no son estáticas ni transitorias, resultarían rentables el establecimiento de coaliciones, la prestación de favores y la negociación; en suma, la política social, para la cual el lenguaje constituiría una herramienta particularmente valiosa (Dunbar, 1996; Dunbar, 1998; Dessalles, 2000; Tomasello *et al.*, 2005)⁹.

3. El escenario (lingüístico)

En relación con la cuestión del origen del lenguaje tienen un indudable interés las intuiciones desarrolladas por el propio Chomsky, así como el escenario evolutivo que sobre el particular esboza en algunos de sus trabajos más recientes. Como se apuntó en el apartado precedente, con anterioridad a la adopción del Programa Minimalista Chomsky concibe el lenguaje como un sistema autónomo de conocimiento (hipótesis que se ha llegado a caracterizar como “modularismo neocartesiano”) cuya evolución (i) podría no haber estado sujeta a los mecanismos habituales de selección darwiniana, de modo que, como afirma Lorenzo (en prensa), la selección natural habría funcionado, a lo sumo, a modo de filtro, limitándose a “sancionarlo” por sus indudables y numerosas ventajas de orden práctico; (ii) podría no haberse producido necesariamente de forma gradual, teniendo en cuenta (a) su inespecificidad funcional, en el sentido discutido anteriormente, (b) los desajustes que en él existen entre forma y función (la probabilidad de que aparezca de modo repentino en términos evolutivos una estructura perfectamente funcional puede considerarse nula [Dennett, 1999: 75]), y (c) el hecho de que no existan sistemas de comunicación o representación semejantes en otros

9 De hecho, desde el campo de la Antropología evolutiva se ha sugerido que este tipo de factores de orden social podría haber desempeñado un papel preeminente en el propio proceso de incremento de la capacidad cerebral que ha tenido lugar durante nuestra especiación y cuyas implicaciones en lo concerniente a la aparición del lenguaje se apuntaron anteriormente (*vid.* nota 8). Así, en particular, Aiello y Dunbar (1993) han sugerido la existencia de una correlación positiva entre el tamaño del neocórtex, el tamaño de los grupos sociales de los homínidos primitivos y el tiempo dedicado a la interacción social. La aparición de estos grupos de mayor tamaño y complejidad se habría producido plausiblemente en respuesta al cambio en las condiciones ecológicas del medio al que se aludió anteriormente, si bien el mantenimiento de su cohesión sólo habría sido posible merced al desarrollo de un sistema efectivo de comunicación (vocal o gestual) entre sus miembros y cuyo exponente más elaborado sería el lenguaje.

organismos (Lorenzo y Longa, 2003b: 136-141 y *supra*). Con la adopción del Programa Minimalista Chomsky matiza su tesis de la discontinuidad formal y de la inespecificidad funcional del lenguaje como eje fundamental de su postura supuestamente antiadaptacionista, aunque sin llegar a desmentirla (Lorenzo, en prensa), y pasa a concebir el lenguaje como un sistema cuya función es la de conseguir, en palabras de Lorenzo (2006: 95), “la exteriorización del pensamiento propio y la interiorización del ajeno”, lo que no constituiría, en todo caso, “la satisfacción de ningún tipo de necesidad impuesta por el ambiente sobre el organismo, sino la satisfacción de una necesidad interna al propio organismo” (*idem*), de forma que su evolución no habría consistido “en el desarrollo de una serie de recursos específicamente lingüísticos [...] sino en el contacto y acomodación más o menos directos entre los sistemas de actuación [esto es, entre los sistemas cognitivos responsables del pensamiento y los encargados de la percepción y la motricidad, a los que también suele hacerse referencia convencionalmente como “sistemas externos”], independientemente evolucionados” (Lorenzo, 2006: 95-96), de ahí que pueda afirmarse que el antiadaptacionismo seguiría siendo “un rasgo definitorio de la explicación minimalista sobre el origen y evolución de la facultad del lenguaje” (Lorenzo, 2006: 95). Continuamos estando, por tanto, ante un panorama fundamentalmente exaptacionista y agradualista.

En todo caso, y como quiera que para Chomsky la relación entre los sistemas externos y el sistema computacional recursivo encargado de la generación de la estructuras lingüísticas es asimétrica (en el sentido de que los rasgos de éste último dependen de las propiedades de los primeros), el estado de partida en la evolución del lenguaje habría sido una suerte de lenguaje del pensamiento, encargado de la formulación interna de representaciones conceptuales (Lorenzo, en prensa). Las etapas que, según Chomsky, y tal como las sintetiza Lorenzo (en prensa), habría seguido el lenguaje en su evolución habrían sido las siguientes: (i) una fase inicial en la que habría estado ya disponible un sistema conceptual basado en elementos primitivos, los cuales se habrían utilizado para la categorización de sucesos; (ii) una segunda fase en la que se habría producido una reconfiguración de determinados circuitos neuronales (probablemente como consecuencia de un incremento del volumen cerebral [*vid.* notas 8 y 9]), que habría hecho surgir una capacidad de combinación ilimitada de aquellos primitivos conceptuales (recursividad), es decir, la denominada facultad del lenguaje en sentido estricto; y (iii) una tercera fase en la que se habría acoplado la nueva capacidad de conceptualización a los mecanismos externos implicados en la exteriorización de la información, los cuales también habrían estado previamente disponibles en términos evolutivos (con independencia de que tuvieran un carácter gestual o vocal). Con todo, conviene precisar que se ha sugerido que también la recursividad podría estar presente en otros organismos, en los que podría satisfacer algún tipo de función “de búsqueda” relacionada con el forrajeo o la navegación, si bien se trataría de un sistema que tendría una naturaleza modular e impenetrable a otros dominios cognitivos (Hauser *et al.*, 2002); en ese caso, la segunda de las etapas discutidas anteriormente habría consistido, en realidad, en una transformación de dicha capacidad recursiva en

un sistema penetrable e independiente de dominio, lo que habría sucedido probablemente como consecuencia de la reordenación cerebral a la que se aludió anteriormente o de algún tipo de presión selectiva específica (Hauser *et al.*, 2002), o incluso, de un proceso de interacción huésped-patógeno semejante al que dio lugar a la aparición del sistema inmune en los mamíferos (Piatelli-Palmarini y Uriagereka, 2004).

4. Acerca de la plausibilidad, los genes y las moléculas

No cabe duda de que más allá de su indudable plausibilidad en términos teóricos y también en relación con nuestros actuales conocimientos acerca del desarrollo y del funcionamiento de los mecanismos neuronales implicados en el procesamiento lingüístico, la validación de un escenario evolutivo como el descrito anteriormente demanda necesariamente la existencia de evidencias biológicas capaces de corroborar las intuiciones que lo conforman y las implicaciones que entraña. Tradicionalmente el análisis biológico de los diferentes escenarios evolutivos relacionados con el origen del lenguaje se ha llevado a cabo mediante el examen de evidencias de carácter fósil. Entre dichas evidencias las más significativas son las de orden paleoneurológico, las relacionadas con la evolución del aparato fonador y las estructuras del habla, y las que sugieren la existencia de un pensamiento simbólico¹⁰. Sin embargo, los resultados obtenidos a partir del análisis de este tipo de evidencias fósiles no parecen ser suficientemente concluyentes como para aventurar alguna propuesta definitiva acerca del

10 Por lo que se refiere específicamente a las evidencias paleoneurológicas, las más citadas son (i) las que permiten atestiguar un incremento del volumen craneano, el cual habría conllevado un incremento concomitante de la complejidad estructural y funcional del cerebro (*vid.* notas 8 y 9), sentando también las bases para la aparición de habilidades cognitivas complejas; (ii) las que constituirían una prueba de la aparición de la lateralización (anatómica y funcional), que tan característica resulta en el caso del lenguaje; y (iii) aquellas que atestiguarían la existencia de una remodelación anatómica de determinadas estructuras cerebrales, como (supuesto) reflejo de una especialización funcional de las mismas (para una revisión *vid.* Benítez-Burraco, 2003). En lo que atañe al análisis de los restos del aparato fonador, lo cierto es que sus partes principales no fosilizan, dado que son estructuras tisulares blandas, aunque determinadas partes del mismo, como el paladar, sí lo hacen; en todo caso, se ha venido empleando toda una serie de evidencias indirectas con objeto de tratar de determinar el nivel de similitud existente entre los aparatos fonadores de los homínidos extintos y el característico de la especie humana, como puede ser el área de los canales hipoglosos, el ángulo de flexión de la base del cráneo, la morfología del hueso hioides o determinados restos fósiles de las propias vías aéreas supralaríngeas, allí donde se encuentran disponibles o donde pueden reconstruirse. Finalmente, y en lo que concierne a las evidencias fósiles concernientes a la existencia de lo que se ha denominado vagamente como “funciones intelectivas superiores” o “comportamiento humano superior” (Arsuaga *et al.*, 2000) y, en particular, a la existencia de un pensamiento simbólico (las cuales revisten siempre un carácter indirecto, puesto que las pautas de este comportamiento tampoco fosilizan), destacan: (i) la existencia de una industria lítica desarrollada, (ii) la utilización del fuego, (iii) la presencia de enterramientos, (iv) la planificación económica a largo plazo (incluyendo la previsión y el seguimiento de determinados fenómenos naturales estacionales, así como la preparación de viajes a larga distancia), y (v) las manifestaciones artísticas de toda índole, que supondrían la utilización de genuinas estructuras simbólicas para aludir a realidades físicas o espirituales no inmediatas (para una revisión, *vid.* Benítez-Burraco, 2003).

proceso evolutivo que condujo a la aparición del lenguaje en el hombre moderno, o cuando menos, para validar de modo incuestionable algunos de los parámetros evolutivos discutidos anteriormente. La razón fundamental para ello es que el lenguaje no fosiliza, como tampoco lo hacen el propio “órgano lingüístico” (al corresponderse fundamentalmente con centros cerebrales corticales y subcorticales), de modo que los únicos restos fósiles disponibles a este respecto tienen un carácter eminentemente secundario y las inferencias que se llevan a cabo a partir de ellos resultan poco justificadas en términos metodológicos, por cuanto suelen implicar asunciones difícilmente demostrables (*vid.* Benítez-Burraco, 2003 para una discusión más detallada)¹¹. Existe, ciertamente, una segunda estrategia metodológica para tratar de establecer conclusiones legítimas acerca del origen evolutivo de un determinado órgano biológico, a saber, el análisis anatómico y funcional comparado de ese órgano (o de estructuras homólogas) entre especies vivas relacionadas filogenéticamente (Gould, 1991). Sin

11 El caso más significativo a este respecto sería el de la inferencia de la existencia del lenguaje a partir de las evidencias (fundamentalmente de índole paleoneurológica) que atestiguarían (y datarían) la presencia del sustrato anatómico que en nuestra especie interviene en el procesamiento de estímulos lingüísticos. Con relación a esta cuestión, resulta preciso plantear dos objeciones fundamentales. En primer lugar, que las funciones cognitivas complejas no parecen corresponderse de forma tan unívoca como se venía creyendo habitualmente con determinadas estructuras neuroanatómicas (*vid.* también Dingwall, 1995; Donald, 1995; Whitcombe, 1995), por cuanto durante el procesamiento lingüístico, en particular, y en función de las demandas de procesamiento que impone el mensaje que es preciso codificar/decodificar, se lleva a cabo un reclutamiento recurrente de regiones cerebrales que se consideraban encargadas, en principio, de tareas no lingüísticas, según se desprende de un *corpus* creciente de evidencias clínicas y de los resultados procedentes de los estudios de neuroimagen (Pulvermüller, 2002; Martin, 2003). En segundo lugar, que la existencia de estructuras (neuronales) homólogas desde el punto de vista anatómico no implica necesariamente la existencia de una homología en términos funcionales. Un caso paradigmático a este respecto es el del área de Broca (*vid.* también nota 5): mientras que en los restantes primates el área homóloga se encarga de tareas eminentemente motoras, en nuestra especie interviene en el procesamiento sintáctico, o más bien, y atendiendo a las últimas evidencias existentes al respecto, forma parte de la memoria de trabajo verbal, ocupándose quizás de tareas fonológicas y, en todo caso, de procesos particularmente específicos relacionados con la comprensión y la producción sintácticas (Cubelli y Nichelli, 1992; Desmond y Fiez, 1998; Grodzinsky, 2000; Kaan y Stowe, 2002). Por el contrario, tradicionalmente se ha querido ver un supuesto desajuste cronológico en la presencia de este sustrato neurológico para el lenguaje durante un período de tiempo particularmente prolongado en el que, sin embargo, no se ha logrado documentar la existencia de evidencias relacionadas con un comportamiento cognitivo simbólico (Noble y Davidson, 1991), puesto que las primeras evidencias de este tipo habrían surgido, en principio, hace sólo unos 40.000 años, coincidiendo con la denominada Revolución del Paleolítico Superior (Foley, 1991). Al margen de las objeciones de carácter neuroanatómico y neurofisiológico discutidas anteriormente, merece la pena reseñar la existencia de una línea de investigación alternativa a este respecto, que sugiere que el tipo de actividades que venimos asociando convencionalmente al lenguaje humano podría haberse iniciado con bastante anterioridad, al menos en lo que concierne al continente africano (McBrearty y Brooks, 2000), y haber tenido un carácter más gradual (Mellars, 2002), de modo que a lo largo de la evolución de los homínidos se habría producido un incremento paulatino de la actividad simbólica que habría culminado con la aparición del *Homo sapiens*, en el que se habría optimizado el ajuste entre los sistemas de externalización de información (de carácter gestual o vocal) y la nueva capacidad de conceptualización (recursiva) surgida como resultado de los sucesivos procesos de expansión y remodelación cerebrales experimentados por el género *Homo*.

embargo, tampoco esta segunda posibilidad analítica resulta viable en el caso del “órgano del lenguaje”, porque las especies vivas de primates más cercanas filogenéticamente a la humana carecen de un lenguaje equivalente al característico de nuestra especie (Botha, 2002). Se trata nuevamente del problema de la discontinuidad en términos evolutivos del “órgano del lenguaje”, al que se aludió en el apartado anterior.

Parece evidente, por tanto, que se hace preciso considerar otro tipo de evidencias biológicas si se quiere llegar a conclusiones fundamentadas acerca del origen y de la historia evolutiva del lenguaje. La biología molecular podría proporcionar este tipo de evidencias. Se afirmó en el apartado 2 que la capacidad lingüística es, en nuestra especie, el resultado fundamentalmente de un programa de desarrollo innato, con independencia de que en su consecución también jueguen un papel importante determinados mecanismos de aprendizaje general, capaces de responder ante (y de procesar) estímulos de carácter lingüístico. En dicho programa intervienen factores de diversa naturaleza (genéticos, epigenéticos, ontogenéticos) (*vid.* Benítez-Burraco, 2007 y nota 7), si bien lo que resulta especialmente relevante en el contexto de este trabajo es que los factores de carácter específicamente genético son particularmente accesibles en términos analíticos a las modernas técnicas de la biología molecular. Así, esta disciplina no sólo es capaz de dilucidar con gran precisión las diferencias genéticas que existen entre los primates superiores y el ser humano (las cuales deben encontrarse presumiblemente en la base de las diferencias cognitivas que se advierten entre estas especies [Tomasello y Call, 1997]), sino que dispone, asimismo, de diversas estrategias metodológicas para datar cronológicamente, y con particular exactitud, los cambios que se han ido produciendo a lo largo de nuestra especiación en las secuencias de ADN¹², llegando a proponer, en último término, posibles causas (moleculares) para las modificaciones neuroanatómicas y neurofuncionales que han tenido lugar durante la misma (*vid.* también nota 10) y, en particular, para aquellas que parecen revestir una importancia fundamental en lo

12 Para ello se procede a la comparación de las secuencias humanas con las secuencias homólogas y ortólogas presentes en otros organismos (por razones evidentes, se suele recurrir fundamentalmente a las de los primates superiores). De esta forma se puede obtener una perspectiva más exacta del ritmo o de la magnitud de los cambios experimentados por dichas secuencias a lo largo del tiempo. Idealmente, este tipo de análisis comparativo también debería extenderse a otros sistemas de almacenamiento de información de carácter genético, incluyendo el ADN mitocondrial, así como a los mecanismos epigenéticos, que bien pudieran presentar diferencias significativas entre el ser humano y los primates superiores (*vid.* a este respecto Mochizuki *et al.*, 1996). En cambio, la posibilidad de determinar directamente en especies de homínidos ya extinguidas la secuencia de genes homólogos a los implicados en nuestra especie en la emergencia y el funcionamiento de los centros neuronales relacionados con el lenguaje resulta más compleja (y cuestionable) desde el punto de vista metodológico, fundamentalmente debido a que la cantidad de ADN preservada en las muestras biológicas fósiles es muy pequeña, a la significativa inestabilidad del mismo, que reduce su vida media útil a poco más de 100.000 años (Höss *et al.*, 1996), y a la elevada frecuencia con la que se contamina, especialmente cuando se amplifican secuencias muy parecidas a las humanas (Krings *et al.*, 1997; Hofreiter *et al.*, 2001), lo que resta fiabilidad a los resultados obtenidos, salvo que se apliquen criterios de manipulación muy restrictivos.

concerniente al origen del lenguaje, como sucede, en particular, con (i) la modificación del tamaño y del metabolismo cerebrales, (ii) la potenciación de la lateralización funcional del cerebro y, desde luego, (iii) la aparición de centros, estructuras y circuitos neuronales dedicados específicamente al procesamiento lingüístico (o lo que parece más plausible, de un programa novedoso de interconexión entre elementos neuronales ya existentes). De este modo, y cuando menos a nivel genético, el problema de la continuidad mencionado anteriormente quedaría soslayado¹³.

Por consiguiente, la posibilidad de validar cualquiera de los escenarios evolutivos que se han propuesto hasta la fecha para la aparición del lenguaje y, en particular, el derivado del Programa Minimalista, al que se ha prestado una particular atención en este trabajo, pasa por la caracterización de la trayectoria evolutiva de los genes que intervienen en nuestra especie en la regulación de la organización y del funcionamiento de las estructuras cerebrales implicadas en el procesamiento lingüístico (para una revisión, *vid.* Benítez-Burraco, en prensa 2), desde el momento en que, en último término, determinadas modificaciones acaecidas en sus secuencias deberían ser responsables, en mayor o menor grado, de la aparición del “órgano del lenguaje” en términos filogenéticos.

Manifiestamente, algunos de estos genes constituyen un requisito previo, necesario aunque no suficiente, para la aparición del lenguaje en términos evolutivos, dado que, si bien presentan la particularidad de que determinadas mutaciones que han afectado a su secuencia han sido objeto de una selección positiva a lo largo de la reciente historia evolutiva de nuestra

13 De hecho, los datos preliminares obtenidos por los diferentes proyectos de secuenciación de los genomas de los primates superiores (Venter *et al.*, 2001; Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005) sugieren que el proceso evolutivo que conduce a la especie humana no habría implicado la aparición de un número sustancialmente elevado de genes funcionales radicalmente nuevos o diferentes (Gagneux y Varki, 2001). Entre las principales conclusiones derivadas de este tipo de análisis encaminados a determinar la naturaleza de los cambios moleculares acaecidos a lo largo de nuestra especiación en lo concerniente a los mecanismos involucrados en la organización y el funcionamiento del cerebro se encontrarían las siguientes: (i) las principales diferencias existentes entre nuestra especie y las restantes especies de primates superiores se advierten principalmente a nivel transcripcional (es decir, conciernen al modo en que se regula la expresión de los genes) y no a nivel traduccional (es decir, no afectan tanto a la secuencia de los productos codificados por dichos genes); (ii) dichas diferencias son más acusadas en el caso de determinados genes que se expresan fundamentalmente en el tejido cerebral (Enard *et al.*, 2002a); (iii) la significativa variación experimentada por los transcriptomas a lo largo de este proceso evolutivo ha debido producirse merced eminentemente a (a) mutaciones en las regiones promotoras de los genes, (b) mutaciones en las secuencias (y, consecuentemente, cambios en las propiedades funcionales) de algunos factores transcripcionales, y (c) mutaciones en las secuencias (y, consecuentemente, cambios en las propiedades funcionales) de los elementos constituyentes de cadenas de transducción de señales implicadas en la regulación de determinados procesos celulares; (iv) sólo unos pocos genes de los relacionados con el sistema nervioso (y específicamente de aquellos involucrados en el desarrollo del cerebro) han experimentado una selección positiva apreciable (en términos de su secuencia codificadora) durante la evolución de nuestra especie (Shi *et al.*, 2006). Por lo demás, la relativa estabilidad en términos de secuencia de las proteínas cerebrales se explicaría, en buena medida, por la circunstancia de que la mayoría de ellas se emplean también en otros contextos tisulares (un caso paradigmático es el de FOXP2 [*vid. infra*]), lo que dificultaría el que se produjeran cambios demasiado drásticos en su diseño (Mattick y Gagen, 2001).

especie, son responsables, sin embargo, de procesos cerebrales básicos, como la regulación de la proliferación y la migración neuronales, la actividad funcional del cerebro, el metabolismo cerebral, la homeostasis de los neurotransmisores o la determinación del patrón de glicosilación de ciertas proteínas cerebrales¹⁴. En lo fundamental, la consideración de este tipo de genes permite aportar a una discusión sobre el origen del lenguaje una información bastante precisa acerca del momento en que se produjeron mutaciones significativas (en tanto que determinaron un cambio de función de los productos de los genes afectados) que dieron lugar a algunas de las peculiaridades morfológicas analizadas convencionalmente por la Paleoneurología y a las que se aludió anteriormente. La historia evolutiva de dichos genes sugiere, por otra parte, que el cerebro humano no es simplemente una versión optimizada (en términos de tamaño y/o metabolismo) del cerebro de los primates, sino que es el resultado de distintos cambios en su modo de organización a diversos niveles (Preuss, 2004 y nota 13).

Ahora bien, existen ciertamente otros genes que parecen estar implicados de una manera particularmente directa en la regulación de la organización y del funcionamiento de las estructuras neuronales que intervienen en el procesamiento de estímulos lingüísticos, desde el momento en que su mutación da lugar a (o constituye un factor causal significativo en la aparición de) enfermedades, patologías, síndromes o afecciones hereditarias en los que, en principio, sólo el lenguaje se ve afectado (Brzustowicz, 1996: 3-25)¹⁵. Se ha descrito, en

14 Un caso paradigmático sería el del gen *ASPM*, que interviene en el mantenimiento de un patrón de división simétrico de los precursores neuronales. Su mutación da lugar a una reducción anormal del volumen cortical que se conoce como microcefalia primaria o *vera* y que está causada específicamente por una disminución del número de neuronas, sin que se produzcan alteraciones neurológicas graves o dismorfias (Woods, 2004). Determinadas modificaciones de la secuencia de este gen parecen haberse seleccionado tras la separación del linaje humano de la rama evolutiva que conduce a los primates superiores (Bond *et al.*, 2002), aunque seguramente con anterioridad a la migración del *Homo sapiens* fuera de África y, consecuentemente, a la separación entre los grupos humanos africanos y no africanos (Zhang, 2003). Por esta razón, se ha especulado con la posibilidad de que la alteración de este gen pudiera correlacionarse con alguna de las dos fases de aceleración de la expansión cerebral que han tenido lugar durante la evolución reciente de nuestra especie, coincidentes, de forma respectiva, con el surgimiento del género *Homo* y con la aparición simultánea en Europa y África de las especies más evolucionadas del mismo, el *Homo neanderthalensis* y el *Homo sapiens*, respectivamente (Arsuaga *et al.*, 2000). De todos modos, se ha comprobado que la evolución del gen *ASPM* parece continuar en la actualidad, como lo atestiguaría el hecho de que algunas variantes del mismo surgidas muy recientemente (de hecho, hace tan sólo unos 6.000 años) han incrementado en gran medida su frecuencia dentro de las poblaciones humanas, como resultado de un intenso proceso de selección positiva (Mekel-Bobrov *et al.*, 2005).

15 La estrategia fundamental para la identificación de este tipo de genes es la denominada clonación posicional, que busca adscribir físicamente a una determinada región cromosómica, que se quiere lo más reducida posible, el trastorno lingüístico objeto de estudio y cuyo carácter genético (esto es, heredable) se haya determinado previamente por métodos clásicos. Para ello, se llevan a cabo los denominados análisis de ligamiento o de asociación, que tratan de determinar la coheredabilidad del trastorno con un número suficientemente elevado de marcadores genéticos polimórficos cuya posición en cada cromosoma es conocida. Una vez acotada la región de interés, se procede a su clonación y a su secuenciación, con objeto de identificar el gen (o genes) que pueda contener y establecer si es (o son) funcional(es) (Brzustowicz, 1998). Mediante esta estrategia resulta posible, en la práctica, identificar los genes sin un conocimiento previo de su secuencia o de su estructura, ni, desde luego, de la función que desempeña el producto resultante de su expresión (Fisher

particular, el denominado trastorno específico del lenguaje (TEL), caracterizado por la existencia de un desarrollo lingüístico anormal en ausencia de disfunciones neurológicas relevantes, un retraso mental o cognitivo general, problemas auditivos o una exposición inadecuada o insuficiente a estímulos de carácter lingüístico durante el crecimiento (Bishop y Leonard, 2001; Leonard, 2002). Otras afecciones de este tipo parecen ser (i) la dislexia, un trastorno neurológico heterogéneo que compromete específicamente la capacidad de lectura y de deletreo (Shaywitz *et al.*, 1995); (ii) el síndrome de Landau y Kleffner, un tipo de afasia adquirida caracterizada por la regresión de las capacidades lingüísticas receptivas y/o expresivas, sin que aparentemente se advierta en los individuos afectados ningún tipo de anomalía neurológica, sordera o una disminución de la capacidad cognitiva general (Ansink *et al.*, 1989); (iii) la denominada epilepsia rolándica (o silviana) con dispraxia verbal, caracterizada por la presencia de una apraxia oromotora que dificulta la organización y la coordinación de los movimientos necesarios para la articulación, la cual va acompañada de determinadas dificultades leves para la comprensión de determinadas estructuras lingüísticas, mientras que sólo en algunos casos se advierte un retraso cognitivo (Scheffer *et al.*, 1995); (iv) el denominado trastorno de los sonidos del habla (SSD, del inglés *speech-sound disorder*), que compromete fundamentalmente las capacidades articulatorias, de procesamiento fonológico y/o de procesamiento lingüístico (Shriberg *et al.*, 1999); (v) el denominado síndrome de la deleción del fragmento 22q13.3, que presenta como característica sintomática más significativa un retraso severo en la emergencia del lenguaje, que puede llegar a estar ausente por completo, cuando la incidencia de otras disfunciones de tipo cognitivo es mucho menor (Prasad *et al.*, 2000);

et al., 2003). Ahora bien, conviene tener presente que en el caso de un carácter complejo como el lenguaje (o cualquiera de sus fenotipos disfuncionales) los *loci* (o lugares físicos en el cromosoma) así identificados representan únicamente un intervalo de confianza, estadísticamente significativo, de que un gen (o varios genes), cuya disfunción, bajo determinadas condiciones ambientales y en una población determinada, da lugar al fenotipo estudiado o constituye un factor de riesgo para la aparición del mismo, se encuentre(n) dentro de una determinada región cromosómica (Hofmann, 2003). Por otro lado, el hecho de partir en los análisis de ligamiento y de asociación de fenotipos anormales definidos en virtud de sus características clínicas ha dado lugar frecuentemente a resultados que parecían indicativos de la participación de un mismo alelo en diferentes trastornos y/o la existencia de una comorbilidad entre diferentes síndromes (casos paradigmáticos son los de la dislexia y el trastorno específico del lenguaje [TEL] [Bishop, 2001]), de ahí que actualmente se prefiera emplear como punto de partida para dichos análisis los endofenotipos, esto es, cualquier componente cuantificable (de naturaleza bioquímica, endocrina, neuroanatómica, neurofisiológica o cognitiva) del espacio comprendido entre los genes y un determinado comportamiento o proceso cognitivo (Gould y Gottesman, 2006). Su utilización no sólo proporciona resultados más significativos desde el punto de vista biológico (a pesar de que cada uno de los genes así identificados sólo pueda explicar una pequeña parte de la varianza de la capacidad cognitiva con la que se encuentran relacionados [Leboyer *et al.*, 1998; Almas y Blangero, 2001]), sino que permite considerar con mayor fundamento, rigor y productividad la utilización de modelos animales de determinados trastornos cognitivos, lo que resulta especialmente relevante en el contexto del presente trabajo. Así, en lugar de ser meros análogos conductuales, dichos modelos (generados habitualmente mediante inactivaciones premeditadas o *knockout* de genes que se consideran relevantes en la etiología del trastorno) pueden proporcionar (y permitir el estudio de) componentes homólogos a aquellos que se encuentran afectados en el ser humano (Gould y Gottesman, 2006).

o (vi) el síndrome de la tetralogía de Fallot, que se caracteriza por un retraso cognitivo que afecta fundamentalmente al lenguaje (Lammer *et al.*, 2001).

Ahora bien, en relación con el interés potencial que la consideración de estos “genes del lenguaje” presenta para la dilucidación del proceso evolutivo conducente a la aparición de la facultad lingüística en la especie humana, conviene tener presentes tres aspectos de particular importancia.

En primer, lugar, que a pesar de haber sido objeto durante décadas de un análisis fenotípico exhaustivo a nivel cognitivo, lo cierto es que todavía hoy en día se siguen planteando serias objeciones al carácter exclusivamente lingüístico de dichos trastornos (*cf.* Joanisse y Seidenberg, 1998, por ejemplo, para el caso concreto del TEL). Ciertamente, este hecho puede explicarse por la circunstancia de que en los análisis moleculares conducentes a la identificación de estos “genes del lenguaje” suele partirse de una caracterización (exclusivamente) sindrómica del fenotipo afectado, que no refleja con exactitud la naturaleza (y, en particular, el carácter exclusivo o compartido en relación con otras capacidades cognitivas) de los mecanismos fisiológicos implicados en el mismo (*vid.* nota 15). Pero no es menos cierto que lo que en último término cuestiona este tipo de objeciones es la posibilidad real de lograr separar completamente desde el punto de vista experimental el fenotipo lingüístico de otros fenotipos cognitivos, máxime cuando las evidencias neuroanatómicas y neurofisiológicas parecen sugerir que buena parte de los mecanismos neuronales subyacentes serían compartidos. O dicho con mayor exactitud: lo que esta clase de evidencias parece indicar es que, con independencia de que el “órgano del lenguaje” sea una entidad funcionalmente autónoma (como se afirmó al comienzo del apartado 2), lo cierto es que no resulta de la mera suma de porciones de tejido cerebral dedicadas de forma exclusiva al procesamiento lingüístico, sino de un programa de interconexión único (específicamente lingüístico, ahora sí) que relaciona diversas áreas, estructuras o circuitos que se describen con mayor propiedad en tanto que subcomponentes de mecanismos de computación básicos que intervienen en la resolución de tareas de muy diversa naturaleza (Marcus, 2004: 132-133). Un caso paradigmático a este respecto es el de los circuitos córtico-talamo-estriato-corticales (*vid.* también nota 4), asociados simultáneamente a la planificación motora, el comportamiento secuencial y el aprendizaje procedimental, y que en lo que se refiere específicamente al lenguaje intervendrían en el procesamiento de tareas secuenciales implícitas a la articulación y la sintaxis (Cummings, 1993; Fisher *et al.*, 1998).

En segundo lugar, merece la pena advertir que el análisis de las características moleculares de los genes identificados hasta el momento a partir de este tipo de trastornos supuestamente específicos desde el punto de vista lingüístico, así como la determinación de las funciones que desempeñan en el sistema nervioso central los productos que codifican, ha puesto de manifiesto que tampoco dichos genes pueden considerarse, en modo alguno, como exclusivamente “lingüísticos”. El caso del gen *FOXP2*, arquetipo de “gen del lenguaje”, resulta particularmente ilustrativo a este respecto. Caracterizado a partir de una variante del

TEL en el que el trastorno se hereda como un carácter dominante¹⁶, el gen no sólo se expresa en diversas zonas del sistema nervioso central durante la embriogénesis y en la etapa adulta, interviniendo presumiblemente en la regulación de la diferenciación neuronal necesaria para la organización y/o el funcionamiento de determinados circuitos córtico-talamo-estriatales (Vargha-Khadem *et al.*, 2005), sino también en otros tejidos corporales, como el pulmonar, el intestinal o el cardíaco (Lai *et al.*, 2001; Shu *et al.*, 2001). En conjunto, el cuadro que resulta del análisis de los trastornos del lenguaje de origen genético permite comprender mejor la verdadera naturaleza de estos “genes del lenguaje” y, desde luego, la genuina relación que existe entre los genes y la facultad del lenguaje, la cual puede caracterizarse atendiendo a unos pocos principios básicos: (i) los genes no codifican estructuras, funciones, procesos o comportamientos, sino “simplemente” una determinada molécula funcional; (ii) el producto de un gen desempeña habitualmente distintas funciones en momentos y lugares diferentes del desarrollo y de la fase adulta (pleiotropismo); (iii) la capacidad de procesamiento lingüístico es el resultado de la actuación conjunta y coordinada (en el espacio y en el tiempo) de los productos codificados por más de un gen (poligenismo); consecuentemente, (iv) la contribución de cada gen concreto a dicha capacidad es, en general, pequeña, poco predecible y condicionada a la del resto de los genes cuyos productos se hallan relacionados con la misma; (v) el papel de los genes en la emergencia de la capacidad del lenguaje está, asimismo, condicionado (y al mismo tiempo, implementado) por otros tipos de información de carácter innato, en particular, y como se indicó al comienzo del apartado 2, por (a) la información de

16 En realidad las disfunciones asociadas a la mutación de este gen parecen ser a la vez motoras y lingüísticas, y consistirían en dificultades receptivas y expresivas de diversa índole, incluyendo (i) un menor nivel de conocimientos de tipo léxico; (ii) una menor capacidad de comprensión morfológica y morfosintáctica; (iii) problemas de generación morfológica, tanto en lo que concierne a los sustantivos como a los verbos, que afectan por igual a las formas regulares y a las irregulares, y que suelen implicar con frecuencia procesos de sobreregularización (verbal); (iv) un déficit en la capacidad de almacenamiento de información fonológica-relevante por parte de la memoria de trabajo verbal o quizás en el proceso de articulación secuencial de unidades con valor fonológico; (v) una menor capacidad de recuperación de elementos del lexicón (en términos cuantitativos y cualitativos); y (vi) una dispraxia orofacial ligada al desarrollo (que se traduce en un discurso que se suele percibir como dificultoso, siendo característica en él la falta de claridad de las terminaciones de determinadas palabras, y que puede llegar a resultar ininteligible), o bien una disartría espástica, que iría acompañada de una dispraxia verbal y de errores residuales durante el desarrollo, los cuales dan lugar a una cierta distorsión del discurso hablado (de forma que se advierten [a] diversos problemas para la correcta articulación de determinados tipos vocálicos y consonánticos; [b] diversos tipos de distorsiones y sustituciones fonémicas; [c] epéntesis, metátesis y asimilaciones atípicas, [d] una menor capacidad de fraseo, [e] una significativa ralentización del discurso, [f] un patrón de acentuación oracional incorrecto, [g] una presencia de bloqueos articulatorios ante determinadas consonantes oclusivas, [h] una prolongación anormal de determinados sonidos sonantes e [i] una alteración de determinados parámetros del discurso hablado, incluyendo su cualidad laríngea y su resonancia (Gopnik, 1990; Vargha-Khadem *et al.*, 1995; Watkins *et al.*, 2002; Vargha-Khadem *et al.*, 2005; Shriberg *et al.*, 2006). Esta dicotomía entre trastornos motores y lingüísticos (que puede explicarse realmente por el tipo de circuito neuronal en cuya regulación parece intervenir el producto del gen) constituye la causa fundamental de la controversia existente acerca del déficit nuclear de esta variante del TEL (para una revisión, *vid.* Benítez-Burraco, 2005b).

carácter epigenético, (b) la información heredada por vía materna y (c) el contexto molecular y ontogenético en que transcurre el desarrollo; (vi) los genes influyen en (y se ven influidos por) los restantes componentes del “órgano del lenguaje”, sea cual sea el nivel de la jerarquía de complejidad estructural al que pertenezcan (celular, tisular, fisiológico, funcional, macroestructural o fenotípico); (vii) el ambiente en que crece y se desenvuelve el individuo modula la respuesta del sistema biológico a todos los niveles, incluyendo la expresión de los propios genes y la actividad de los productos que éstos codifican; (viii) el genoma y sus productos derivados (transcriptoma, proteoma, metaboloma e interactoma) nunca solapan por completo con la fisiología cerebral, ni con las funciones lingüísticas; y, en definitiva, (ix) si bien los genes desempeñan un papel relevante en la ontogenia del lenguaje, no determinan por completo esta capacidad cognitiva, puesto que el propio acto lingüístico y el contexto en que se produce regulan la respuesta de todo el sistema, modulando, por consiguiente, la expresión (y la función) de los propios genes (Benítez-Burraco, 2007).

En tercer y último lugar, las consideraciones que acaban de hacerse acerca de las propiedades anatómicas, fisiológicas y genéticas del “órgano del lenguaje”, en el sentido de que determinadas estructuras neuronales y determinados genes intervienen de forma simultánea en tareas cognitivas de carácter lingüístico y no lingüístico, legítima (y hace, en realidad, imprescindible) que, si se desea describir satisfactoriamente sus fundamentos genéticos y moleculares, así como la historia evolutiva de los mismos, se proceda a identificar y a caracterizar también aquellos genes cuya mutación compromete otras habilidades cognitivas además del lenguaje (para una somera relación, *vid.* Benítez-Burraco, 2004; 2007). En definitiva, y de modo semejante a como ocurría a nivel anatómico y fisiológico, también a nivel genético lo relevante en lo que concierne a nuestra capacidad lingüística es la arquitectura única del programa genético que se pone en marcha durante la ontogenia del “órgano del lenguaje”, el cual está integrado, sin embargo, por genes que no pueden considerarse en modo alguno exclusivamente “lingüísticos”.

Teniendo presente estas tres consideraciones fundamentales, lo más relevante en el contexto de este trabajo es la posibilidad real que brinda la biología molecular de analizar la historia evolutiva del “órgano del lenguaje” (en particular, en lo que concierne al componente genético del mismo) del modo “ortodoxo” al que se aludió anteriormente, es decir, mediante el análisis de etapas intermedias de dicho proceso evolutivo y a través de la comparación de estructuras homólogas (en este caso, secuencias de ADN) presentes en especies vivas relacionadas con la nuestra (Gould, 1991)¹⁷, soslayando en este caso el problema de la continuidad

17 Los genes cuya mutación da lugar a alteraciones neurológicas y a trastornos cognitivos parecidos a los estudiados (fenotípicamente) en el hombre pueden servir, por otro lado, como base para la clonación (que se denomina “comparativa”) de los correspondientes genes humanos. De este modo se ha logrado identificar, por ejemplo, el gen *RELN*, uno de los factores más relevantes para el control del proceso de migración neuronal que se encuentra en la base de la corticogénesis, el cual se clonó específicamente mediante el escrutinio de una genoteca de ADNc cerebeloso con una sonda construida a partir del gen ortólogo de ratón, *Reln* (D’Arcangelo *et al.*, 1995).

al que se hizo referencia en el apartado 2. Ahora bien, teniendo presente las limitaciones técnicas inherentes por el momento a la utilización del denominado ADN fósil (*vid.* nota 12), lo cierto es que la estrategia más productiva resulta ser la de la secuenciación y caracterización estructural y funcional de los genes homólogos u ortólogos a los correspondientes genes humanos implicados en la regulación del desarrollo y del funcionamiento de las estructuras neuronales que intervienen en el procesamiento del lenguaje. Aunque a estas alturas resulta evidente que la presencia de un determinado grado de homología a nivel de las secuencias de ADN no implica necesariamente la existencia de un grado de homología similar a nivel conductual (de hecho, en numerosos casos lo que existe realmente es una mera analogía) (Wahlsten, 1999), también es cierto que resulta más probable que dicha homología se vea preservada si se analizan los niveles más bajos de la jerarquía de complejidad del “órgano del lenguaje” (como los que suponen determinados endofenotipos [*vid.* nota 15]), lo que permitiría en última instancia establecer conclusiones más fundadas a este respecto. Por lo demás, la continuidad del “órgano del lenguaje” a nivel genético queda garantizada, en gran medida, por la propia naturaleza del programa genético que interviene en su desarrollo y en su funcionamiento, tal como se caracterizó anteriormente, en el sentido de que dicho programa no está integrado por genes exclusivamente “lingüísticos” (y que, por consiguiente, deberían ser sustancialmente diferentes a los existentes en otras especies), sino que lo exclusivamente “lingüístico” es fundamentalmente el programa de desarrollo en sí. Finalmente, conviene recordar que este análisis filogenético puede optimizarse si se generan mutaciones discrecionales (que buscan modificar o suprimir su expresión [*knockout*]) en los genes que en otros organismos intervienen en la organización y el funcionamiento de circuitos, estructuras o centros neuronales homólogos a aquellos que en el ser humano participan en el procesamiento lingüístico (Joyner, 1993), puesto que de esta manera es posible determinar con gran precisión el efecto fisiológico y conductual de determinadas alteraciones que no se encuentran disponibles de forma espontánea en las poblaciones humanas, pero que pueden resultar relevantes en términos evolutivos¹⁸.

18 Teniendo en cuenta el carácter multifactorial de los caracteres cognitivos y, en particular, del lenguaje, así como las complejas interacciones que se establecen entre los genes y numerosos factores ontogenéticos y ambientales (*vid. supra*), en la determinación de las implicaciones conductuales de este tipo de mutaciones dirigidas se hace necesaria la adopción de herramientas de análisis particularmente potentes. Al margen de las destinadas al análisis estadístico de las relaciones genotipo-fenotipo (que tanta importancia tienen para la propia la clonación de este tipo de genes) o de las ideadas para una optimización de la clonación y la manipulación de secuencias de ADN, una de las más relevantes será, en un futuro próximo, la fenómica (en oposición a la genómica). La fenómica puede caracterizarse como una estrategia multidisciplinar de análisis de los fenotipos complejos que resultan de la mutación de los genes implicados en el desarrollo y en el mantenimiento de comportamientos complejos, utilizando para ello como disciplinas auxiliares a la bioinformática y a la neurociencia del comportamiento (Gerlai, 2002). Esta fenómica deberá incluir necesariamente aparatos estadísticos de validación de los resultados obtenidos en los experimentos de *knockout* que sean lo suficientemente restrictivos como para poder detectar variaciones moderadas o poco apreciables en el comportamiento

Sea como fuere, la determinación de la historia evolutiva de los genes relacionados con el lenguaje, en el sentido en que fueron caracterizados anteriormente, pasa, en particular, por establecer la naturaleza de las mutaciones experimentadas por sus secuencias a lo largo de nuestra especiación, proponiendo, en último término, para aquellas que hayan sido seleccionadas positivamente, algún tipo de papel en la evolución de las estructuras neuroanatómicas que en el ser humano intervienen en el procesamiento lingüístico. El caso del gen *FOXP2* puede servir nuevamente para ilustrar los retos a los que se enfrenta esta empresa, así como los resultados que cabe esperar de una exitosa culminación de la misma. Este gen ha experimentado dos mutaciones que han dado lugar a dos cambios no sinónimos en la secuencia de la proteína que codifica, si bien no está claro si dichas modificaciones habrían sido seleccionadas coincidiendo con la aparición del *Homo sapiens*, hace alrededor de 200.000 años (Enard *et al.*, 2002b), o bien, lo habrían sido en el antepasado común a nuestra especie y al *Homo neanderthalensis*, hace entre 300.000 y 400.000 años, como parecen sugerir los datos más recientes derivados del análisis de ADN fósil de este último organismo (Krause *et al.*, 2007). En todo caso, se ha sugerido que la modificación del gen podría haber contribuido a uno o varios de los siguientes procesos: (i) una amplificación de las funciones asociadas inicialmente al área de Broca, facilitando la emergencia de la sintaxis o, lo que resulta quizás más plausible teniendo en cuenta las evidencias de carácter neurolingüístico, optimizando el procesamiento fonológico y/o la memoria de trabajo verbal; (ii) el reclutamiento del área de Broca para el control del lenguaje hablado; y/o (iii) una optimización del control de las tareas secuenciales por parte de los ganglios basales, con objeto de permitir o favorecer la aparición de los mecanismos procedimentales implicados en la fonación y la sintaxis (para una revisión *vid.* Benítez-Burraco, 2005c). En consecuencia, este tipo de resultados parece demostrar que, con independencia de la función que una estructura pueda desempeñar actualmente en otros organismos (y, en particular, en las especies vivas de primates más cercanas filogenéticamente a la humana), el análisis de la historia del programa genético que interviene en su desarrollo y en su funcionamiento, accesible a las modernas técnicas de la biología molecular, resulta plenamente pertinente para la dilucidación de la historia evolutiva del “órgano del lenguaje”.

y que, en consecuencia, permitan realizar de forma fundada inferencias acerca de los comportamientos homólogos a los estudiados en el caso del ser humano. A la luz de buena parte de lo discutido en este trabajo resulta comprensible que también en el análisis del comportamiento y de la cognición humanos mediante este tipo de estrategias se esté tendiendo progresivamente a abandonar una perspectiva reduccionista de los mismos (Beckwith, 1996; Chenchik *et al.*, 1998), de modo que comienza a preferirse realizar análisis fenotípicos del resultado de la alteración de la expresión del mayor número de genes posible (idealmente de todo el genoma), en lugar de ceñirse al análisis del efecto fenotípico que tienen las mutaciones únicas sobre determinados rasgos cognitivos (Wahlsten, 1999).

5. La plausibilidad (molecular y lingüística) del escenario

Del análisis de las propiedades estructurales y funcionales de los genes caracterizados a partir de trastornos cognitivos en los que el lenguaje se ve afectado (de modo exclusivo o no) parece concluirse que buena parte de ellos codifican, bien factores de crecimiento o quimiotácticos, que participan en fenómenos de atracción o de repulsión entre neuronas o en la regulación del crecimiento axonal y la arborización dendrítica, bien proteínas implicadas en la transmisión de información desde el exterior al interior de la neurona (moléculas señalizadoras, receptores de membrana, elementos integrantes de las cadenas de transducción de señales) y en la modulación de la expresión de los genes en respuesta a dicha información (factores transcripcionales, ARNnc), que es lo que, en último término, provoca un cambio estructural y/o funcional en la neurona (Benítez-Burraco, 2007). El sentido de este tipo de cambios estaría relacionado, en la mayoría de los casos, con el desarrollo y la especialización histológica cerebral, de ahí que una gran parte de estos “genes del lenguaje” intervenga, de un modo u otro, en la proliferación de los precursores neuronales, en la diferenciación neuronal, en la regulación de la migración de las neuronas hasta sus destinos definitivos, en la especialización anatómica y funcional de las neuronas maduras, y en el establecimiento de los patrones de interconexión entre las mismas, merced a la regulación que sus productos llevan a cabo de la proliferación axonal y dendrítica, de la direccionalidad y abundancia de las proyecciones entre diferentes áreas, y del establecimiento de los contactos sinápticos iniciales entre las neuronas. Nos encontramos, en suma, ante un programa genético que, como ocurre en el caso de los relacionados con el desarrollo y el funcionamiento de otros módulos cerebrales (cf. Ramus, 2006, pero también Winterer y Goldman, 2003), resultaría de la acción combinada de los productos codificados por tres tipos de genes: (i) los relacionados directamente con los procesos de desarrollo cerebral, (ii) los que, al interactuar con los anteriores, determinan la identidad anatómica y funcional de las diferentes estructuras (o módulos, o circuitos) cerebrales; y (iii) factores transcripcionales encargados de la modulación del patrón de expresión espacial y temporal de los dos tipos de genes anteriores¹⁹.

En el contexto de este trabajo cobra una especial relevancia la circunstancia de que una gran parte de los “genes del lenguaje” (y un caso particularmente significativo sería *FOXP2*)

19 Resulta evidente que la relevancia de este programa es mayor durante las etapas iniciales de la ontogenia cerebral, puesto que está implicado eminentemente en la consecución de la organización histológica fundamental del “órgano del lenguaje” (en el sentido de que da lugar a la configuración básica de los circuitos neuronales encargados del procesamiento lingüístico), aunque se cree que el patrón de interconexión sináptica que resulta finalmente tiene un carácter tan general, que no parece plausible que termine generándose ninguna arquitectura neuronal plenamente operativa (Ramus, 2006). Será en las etapas subsiguientes de la ontogenia cerebral cuando se establezcan las peculiaridades citoarquitectónicas más detalladas del “órgano del lenguaje” y se generen circuitos neuronales plenamente activos, para lo cual resulta fundamental la modulación de la actividad neuronal implícita a la interacción del “órgano” con otras regiones cerebrales, con el sistema nervioso periférico y con el ambiente (en definitiva, con los estímulos lingüísticos).

codifiquen factores transcripcionales o elementos transductores de información. La mutación de este tipo de componentes de los programas de desarrollo puede dar lugar, también en términos evolutivos, a modificaciones histológicas y/o funcionales de determinadas estructuras neuronales que poseen un mayor calado que las ocasionadas por la mera mutación de los genes “estructurales” que forman parte también de dichos programas (es decir, los genes de tipo [i] y [ii] en la clasificación anterior)²⁰. Teniendo en cuenta, asimismo, la significativa estabilidad en términos filogenéticos del proteoma cerebral humano (*vid.* nota 13) parece plausible afirmar que, en términos estrictamente moleculares, el desarrollo evolutivo del “órgano del lenguaje” (cuyo diseño complejo y cuya discontinuidad en términos evolutivos ha planteado no pocas dificultades a la hora de explicar el modo en que podría haber evolucionado [*vid.* apartado 2]), se habría producido merced a la modificación de los programas de desarrollo de estructuras neuronales ya presentes en nuestra especie como consecuencia de su historia evolutiva, es decir, integrando de forma novedosa durante la ontogenia unos componentes que, en gran medida, tendrían la misma naturaleza en el ser humano y en las especies de primates más próximas a la nuestra, sin necesidad de crear, por tanto, elementos “estructurales” nuevos (también en el sentido del término empleado anteriormente) o modificar radicalmente los ya presentes²¹. Un ejemplo particularmente ilustrativo a este respecto es, una vez más, la modificación estructural experimentada por el factor FOXP2 en la fase final del proceso evolutivo que conduce a nuestra especie, la cual, como se apuntó anteriormente, habría originado o favorecido la ampliación o la modificación de las capacidades funcionales de determinadas estructuras corticales y subcorticales para dar lugar a la capacidad de procesamiento secuencial que exige la sintaxis y la articulación.

Como resulta evidente, la propuesta de que la regulación del desarrollo (y en cierta medida, del funcionamiento) de las estructuras neuronales encargadas del procesamiento lingüístico se hubiera conseguido mediante la remodelación de las cadenas de transducción de señales y de las cascadas reguladoras implicadas en el desarrollo y el funcionamiento de

20 No es ajeno a este hecho la circunstancia de que este tipo de componentes reguladores se organicen formando redes de interacción no escalares, las cuales, al margen de una mayor robustez fenotípica frente a las interferencias externas, presentan al mismo tiempo una mayor susceptibilidad a las alteraciones que afectan a los elementos que ocupan los nodos superiores de la misma, puesto que sus efectos alcanzan a un mayor número de componentes subordinados (Fox y Hill, 2001). Por lo demás, se viene sugiriendo desde hace bastante tiempo que la modificación de las regiones reguladoras de la expresión génica sería una causa principal de la evolución (Britten y Davidson, 1971), a lo que habría que añadir la alteración de las propiedades funcionales de los factores transcripcionales y de los elementos transductores de información.

21 Esta idea encuentra su complemento en la especial importancia que también habría tenido a este respecto la plasticidad neuronal, tal como se discutió anteriormente (*vid.* nota 6). Del mismo modo, la posibilidad de que un número restringido de mutaciones, acaecidas en las secuencias de determinados genes con actividad reguladora, hubiera dado lugar a las conspicuas modificaciones estructurales (y funcionales) necesarias para la emergencia de una capacidad de procesamiento lingüístico tan novedosa como la que caracteriza a nuestra especie constituye un argumento adicional en contra de la supuesta paradoja de la “escasez de genes”, a la que se hizo referencia en la nota 7.

otros sistemas neuronales (y no tanto mediante la modificación de sus componentes “estructurales”), resulta de crucial importancia en relación con lo discutido en este trabajo, puesto que se ajusta en gran medida al escenario evolutivo emanado del Programa Minimalista chomskyano (*vid.* apartado 3), cuya propuesta más significativa es la posibilidad de que la aparición del lenguaje haya sido el resultado de la integración en un único sistema funcional de los sistemas cognitivos responsables del pensamiento y los encargados de la percepción y de la motricidad (con independencia de que dichos sistemas tengan o no un carácter modular) (Hauser *et al.*, 2002; Lorenzo, 2004). Esta propuesta posibilita, en particular, que el lenguaje no tenga que ser necesariamente el fruto del prolongado desarrollo evolutivo de un número significativamente elevado de componentes discretos optimizados por efecto de la selección natural, tal como parecía exigir su peculiar naturaleza (Pinker y Bloom, 1990; *vid.* apartado 2), algo que, por otra parte, resultaba incongruente con el breve intervalo de tiempo en que se habría producido su evolución. Una primera razón para ello es que serían aquellos componentes del lenguaje de los que dependen las representaciones conceptuales y los relacionados con los sistemas sensorimotrices implicados en su exteriorización los que contarían con esa prolongada historia evolutiva y los que habrían sido objeto de un proceso evolutivo de carácter adaptativo, de ahí que exhiban una continuidad real con estructuras (y aun con determinadas capacidades) afines presentes en otras especies animales y, en particular, en las especies de primates más próximas evolutivamente a la nuestra (en el presente artículo se ha prestado a este respecto una particular atención al área de Broca y a los ganglios basales). Y algo semejante podría afirmarse en términos genéticos, en el sentido de que, como argumentan Lorenzo y Longa (2003a), la información de este tipo necesaria para la construcción del sistema funcional del lenguaje sería, en buena medida, la que resulta precisa, asimismo, para el desarrollo y el funcionamiento de los sistemas externos²², de modo que la historia evolutiva del programa genético que dio lugar al “órgano del lenguaje” (es decir, a la FLA en el marco minimalista) coincidiría también en buena medida con la historia evolutiva de los programas que intervienen en el desarrollo y el funcionamiento de dichos sistemas. Por consiguiente, únicamente la aparición de la recursividad, en tanto que propiedad carente posiblemente de la continuidad evolutiva característica de los restantes componentes de la facultad del lenguaje, habría sido consecuencia de un proceso evolutivo diferente, esta vez de carácter netamente exaptativo (si bien podría derivar en último término de un mecanismo de procesamiento que

22 Lorenzo y Longa (2003a) han caracterizado esta circunstancia en términos de una “reducción de la carga genética” necesaria para el desarrollo y el funcionamiento de la facultad del lenguaje desde el punto de vista ontogenético. A dicha reducción contribuiría, asimismo, el hecho de que, como se discutió anteriormente (*vid.* nota 2), el desarrollo y el funcionamiento de la facultad del lenguaje parece depender también de leyes generales de organización de los sistemas biológicos (lo que se ha denominado “el tercer factor”), así como de información de tipo epigenético, en suma, de las características del ambiente ontogenético en que se produce dicho desarrollo; en ningún caso se trataría, por consiguiente, de información codificada genéticamente.

en origen habría tenido una función relacionada con la orientación o el desplazamiento), como desde luego lo habría sido también la aparición de un sistema de enlace novedoso entre los sistemas externos, en respuesta seguramente a una modificación de la organización arquitectónica del cerebro (Hauser *et al.*, 2002). Es en este contexto en el que pone de manifiesto su genuina importancia la posibilidad, esbozada anteriormente, de que la modificación de la secuencia de unos pocos genes reguladores (y/o de su perfil transcripcional) hubiera permitido una remodelación de determinados circuitos neuronales (o la captación de los mismos) y su dedicación (seguramente de forma no exclusiva) a tareas de procesamiento y computación de elementos simbólicos, cuyo resultado habría sido transformado en estructuras exteriorizables e interiorizables por parte de sistemas sensorimotoreos ya existentes. Por la propia naturaleza de estos genes y por las peculiaridades que se advierten en la organización de la FLA, tal como se esbozó anteriormente, este proceso podría haberse producido, consecuentemente, en un breve lapso de tiempo en términos evolutivos, coincidiendo probablemente con la aparición del *Homo sapiens*.

Pero además existiría una segunda razón que explicaría este peculiar patrón evolutivo seguido por el “órgano del lenguaje” y que sería el hecho de que una parte de la información necesaria para la aparición del lenguaje en términos filogenéticos vendría dada también por las condiciones iniciales del sistema²³. De hecho, para Lorenzo (en prensa) la incorporación de la operación *merge* a un sistema capaz de generar expresiones lingüísticas habría sido, en particular, el paso crucial en la evolución del lenguaje (y no tanto la aparición de la propiedad en sí, que para él sería preexistente a la propia facultad del lenguaje y, probablemente, una consecuencia de los principios característicos del “tercer factor”). De nuevo, lo más relevante en el contexto de este trabajo es que las consideraciones relativas a la “reducción de la carga genética” que, en términos ontogenéticos, implicaba el Programa Minimalista (*vid.* nota 22), resultarían igualmente válidas en términos filogenéticos, lo que haría más plausible la posibilidad de que, como se discutió anteriormente desde un punto de vista molecular, la mutación de sólo unos pocos genes haya sido la responsable de la aparición del “órgano del lenguaje” desde el punto de vista evolutivo²⁴.

23 Piénsese en las leyes de autoorganización a las que alude el Programa Minimalista y a las que, como se apuntó anteriormente, se suele hacer referencia como “el tercer factor”. En términos fisiológicos se constata que durante la ontogenia el ajuste final de los circuitos depende, en buena medida, de la propia dinámica de organización del sistema nervioso, del contexto de desarrollo que suponen las restantes estructuras nerviosas que rodean al “órgano del lenguaje” y con las que éste interactúa, así como de los estímulos externos recibidos por el individuo.

24 Merece la pena dejar constancia del hecho de que la incorporación de este tipo de factores “no genéticos” a los modelos evolutivos viene a ser una tendencia cada vez más acusada en las nuevas teorías biológicas, como sucede, por ejemplo, con las denominadas “ciencias de la complejidad”. Según este tipo de propuestas, buena parte de la estructuración que es posible advertir en los organismos vivos surge en respuesta a principios generales de autoorganización de los sistemas complejos (Kauffman, 2003: 17-18), los cuales podrían explicar, incluso, la aparición de funciones completamente nuevas en términos evolutivos, como la capacidad

En definitiva, y parafraseando la formulación de Lorenzo (2004) relativa a su desarrollo ontogenético, las características de la facultad del lenguaje serían una consecuencia en términos evolutivos del ajuste de las múltiples tensiones consustanciales a la integración de facultades originalmente autónomas en un sistema que las pone en comunicación y las dota de nuevas y más complejas funciones.

Por lo demás, un escenario no muy disímil surge también de otras propuestas de organización, funcionamiento y evolución de la facultad del lenguaje que pudieran parecer a primera vista diferentes del funcionalismo internista inherente al modelo minimalista chomskiano (en la caracterización de Lorenzo [2001: 140; 2004]). Es el caso, por ejemplo, de otras hipótesis de índole funcionalista, es decir, de propuestas que defienden la idea de que los distintos circuitos neuronales desempeñan tareas que son siempre sustancialmente las mismas, si bien son capaces de integrarse en sistemas funcionales de diferente naturaleza, y que rechazan, por tanto, la existencia de estructuras neuronales dedicadas específicamente al procesamiento lingüístico, así como cualquier tipo de conocimiento lingüístico apriorístico (Lorenzo, 2006: 90-94), lo que, sin embargo, no sería excluyente, una vez más, con la idea de la existencia de un “órgano del lenguaje” funcionalmente autónomo, que surge como consecuencia de un programa de desarrollo innato, en el sentido ampliado en que este término se ha venido utilizando a lo largo de este trabajo. El Sistema Funcional del Lenguaje, al que se aludió en el apartado 2, sería un caso de este tipo. Por lo que se refiere a las propuestas modularistas, la improbabilidad de que una entidad tan compleja como la facultad del lenguaje se haya creado *de novo* en el breve intervalo de tiempo, en términos evolutivos, en el que se ha producido la especiación humana ha llevado a algunas de ellas a abandonar una concepción excesivamente rigorista del módulo lingüístico, que quiere ver en él un dispositivo computacional autónomo, innato, específico de dominio y evolucionado para satisfacer la función que asociamos convencionalmente al lenguaje (Fodor, 1983; Coltheart, 1999). También en estos casos, la clave evolutiva en relación con la aparición del lenguaje habría sido la hipótesis, derivada de los datos neuroanatómicos, neurofisiológicos y neurocognitivos disponibles actualmente a este respecto, de que, si bien la facultad del lenguaje puede concebirse como un módulo específico en términos funcionales, habría surgido, sin embargo, de la puesta en contacto, ciertamente novedosa en términos evolutivos, de estructuras neuronales que se encontraban ya presentes en nuestros antepasados y que computaban (y lo siguen

de vuelo o el propio lenguaje (Kauffman, 2003: 22). Del mismo modo, el escenario evolutivo planteado anteriormente (como también sucedía con la concepción del propio desarrollo ontogenético de la facultad del lenguaje en el individuo) casa satisfactoriamente con determinadas teorías biológicas que, como sucede con la Teoría de los Sistemas de Desarrollo (Oyama, 2000; Oyama *et al.*, 2001), defienden la existencia de una similitud sustancial entre los procesos de desarrollo ontogenético y filogenético, así como una reducción de la importancia que revisten los factores estrictamente genéticos en ambos tipos de procesos. Este tipo de ideas resulta, por consiguiente, plenamente relevante en relación con el escenario molecular (también en términos filogenéticos) que se ha esbozado en este trabajo.

haciendo en nuestra especie) información de muy diversos tipos, formando parte de módulos funcionales encargados de la cognición social, la representación espaciotemporal y el control motor (Marcus y Fisher, 2003; Marcus, 2004: 132-133; Marcus, 2006)²⁵. Del mismo modo que ocurría en el caso del funcionalismo minimalista, también dentro de este marco evolutivo modularista se asume que la aparición del lenguaje en nuestra especie habría conllevado necesariamente la aparición de determinadas innovaciones, en particular, el desarrollo de una nueva manera de organizar los datos existentes en la memoria (aunque no necesariamente la creación de procedimientos radicalmente nuevos de codificación, almacenamiento o recuperación de los mismos) y, desde luego, la adquisición de una capacidad inédita de representar y de procesar estructuras jerárquicas y/o recursivas, y de adquirir de forma casi ilimitada nuevos elementos del léxico (*vid.* también Jackendoff, 2002), así como el surgimiento de una interfaz entre la teoría de la mente (*vid.* a este respecto Bloom, 2000) y los sistemas de transmisión de la información (los cuales se habrían visto, además, modificados, con objeto de poder hacer uso para ello del canal acústico, lo que habría implicado una remodelación sustancial del tracto vocal) (Marcus, 2006).

6. Conclusiones

La naturaleza del programa genético que interviene en el desarrollo y el funcionamiento del “órgano del lenguaje”, así como el sentido y las repercusiones biológicas de las principales modificaciones experimentadas por dicho programa a lo largo de la reciente historia evolutiva de la especie humana, casan cabalmente con el escenario evolutivo que, para la facultad del lenguaje, emana del Programa Minimalista chomskyano, aunque también de otras propuestas funcionalistas y modularistas, que comparten la idea de que, desde un punto de vista neuronal, lo específicamente lingüístico es el programa de interconexión de los diferentes subcomponentes computacionales que participan en el procesamiento de

25 Marcus (2006) ha recogido las evidencias más significativas que parecen corroborar esta idea de la existencia de una continuidad filogenética entre el “órgano del lenguaje” y otros módulos (cognitivos o no) ancestrales, las cuales ha clasificado en preliminares y estrictamente lingüísticas. Baste destacar entre las primeras, y por su relevancia en relación con el presente trabajo, la continuidad filogenética que se advierte entre nuestra especie y las restantes especies de primates superiores en términos de psicología comparada, de neuroanatomía comparada y, desde luego, de genética comparada (Gannon *et al.*, 1998; Hauser, 2000; Cantalupo y Hopkins, 2001; Gagneux y Varki, 2001), así como el hecho de que todos los módulos cerebrales comparten una estructura histológica fundamental, la cual puede retrotraerse a un ancestro común (Striedter, 2005). Entre las segundas, merece la pena mencionar, por ejemplo, el solapamiento que se advierte entre el módulo del lenguaje y otros mecanismos cognitivos, como, por ejemplo, los implicados en la representación temporal y espacial (Landau y Jackendoff, 1993); la constatación de que los mecanismos de memoria empleados por el módulo lingüístico podrían ser compartidos con los empleados por otros módulos cognitivos (y viceversa) (Marcus, 2006); o la posibilidad de que los mecanismos implicados en la secuenciación y la combinación de elementos lingüísticos podrían ser adaptaciones de dispositivos preexistentes, encargados probablemente de la planificación motora (Steedman, 2002).

información lingüísticamente relevante. En términos moleculares, parece plausible la hipótesis de que la modificación de la secuencia (y/o del perfil transcripcional) de unos pocos genes que codifican factores reguladores de la expresión génica y elementos transductores de información hacia el interior de la célula habría permitido remodelar determinados circuitos previamente operativos, pero también promover una interconexión novedosa entre los mismos, con objeto de generar un sistema capaz de procesar y computar (de forma recursiva) todo tipo de elementos simbólicos (los cuales se encontrarían ya vinculados a un sistema de pensamiento interno preexistente) y de transformar el resultado en estructuras exteriorizables (merced a sistemas motores y perceptivos también preexistentes). La propia naturaleza de estos genes habría permitido que este proceso hubiese tenido lugar en un breve lapso de tiempo en términos evolutivos, aunque también habría contribuido decisivamente a ello la circunstancia de que buena parte del programa de desarrollo de este “órgano del lenguaje” coincidiría con los programas que intervienen en el desarrollo y en el funcionamiento de los sistemas encargados del pensamiento y de la percepción y la motricidad, los cuales tendrían un carácter ciertamente más complejo y contarían con una historia evolutiva más dilatada. Del mismo modo, la emergencia de esta nueva capacidad cognitiva se habría visto facilitada por el hecho de que buena parte de la información necesaria para su desarrollo (como sucede realmente con cualquier estructura funcional cerebral) depende del contexto que suponen las restantes estructuras que conforman el sistema nervioso, así como de la propia dinámica de organización de éste y del efecto de la exposición recurrente a los estímulos externos.

7. Bibliografía

- Aiello, L. C. (1998): “The foundations of human language”, in N. G. Jablonski y L. C. Aiello (eds.): *The Origin and Diversification of Language*. San Francisco: California Academy of Sciences, pp. 21-34.
- Aiello, L. C. y Dunbar, R. I. M. (1993): “Neocortex size, group size, and the evolution of language”, *Current Anthropology* 34, pp. 184-193.
- Aitchison, J. (1998): “On discontinuing the continuity-discontinuity debate”, in J. R. Hurford, M. Studdert-Kennedy y C. Knight (eds.): *Approaches to the Evolution of Language*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 17-28.
- Almasy, I. y Blangero, J. (2001): “Endophenotypes as quantitative risk factors for psychiatric disease: Rationale and study design”, *Am. J. Med. Genet.* 105, pp. 42-44.
- Ambrose, S. H. (2001): “Paleolithic technology and human evolution”, *Science* 291, pp. 1748-1753.
- Anderson, S. R. y Lightfoot, D. W. (2000): “The human language faculty as an organ”, *Annu Rev Physiol.* 62, pp. 697-722.
- Ansink, B. J. J., Sarphatie, H. y Van Dongen, H. R. (1989): “The Landau-Kleffner syndrome: case report and theoretical considerations”, *Neuropediatrics* 20, pp. 170-172.
- Arbib, M. A. (2003): “The Evolving Mirror System: A Neural Basis for Language Readiness”, in M. H. Christiansen y S. Kirby (eds.): *Language Evolution*. Oxford: Oxford University Press.

- Arsuaga, J. L. *et al.* (2000): “Claves de la evolución humana”, *on line*: http://www.pntic.mec.es/mem/claves_evolucion/guia/guia.html (23-2-2003).
- Avital, E. y Jablonka, E. (2000): *Animal traditions. Behavioural inheritance in evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Beckwith, J. (1996): “The hegemony of the gene: reductionism in molecular biology”, in S Sarkar (ed.): *The Philosophy and History of Molecular Biology: New Perspectives*. Netherlands: Kluwer Acad., pp. 171-183.
- Benítez-Burraco, A. (2003): “¿Evidencias fósiles del origen del lenguaje?”, *Interlingüística* 14, pp. 129-140
- Benítez-Burraco, A. (2004): “Bases moleculares del lenguaje”, in A. Nepomuceno Fernández, F. J. Salguero Lamillar y F. Soler Toscano (eds.): *Bases biológicas, lingüísticas, lógicas y computacionales para la conceptualización de la mente*. Sevilla: Mergablum. Edición y Comunicación, pp. 77-130.
- Benítez-Burraco, A. (2005a): “Caracterización neuroanatómica y neurofisiológica del lenguaje humano”, *Revista Española de Lingüística* 35.2, pp. 461-494.
- Benítez-Burraco, A. (2005b): “*FOXP2*: del trastorno específico a la biología molecular del lenguaje. I. Aspectos etiológicos, neuroanatómicos, neurofisiológicos y moleculares”, *Revista de Neurología* 40, pp. 671-682.
- Benítez-Burraco, A. (2005c): “*FOXP2*: del trastorno específico a la biología molecular del lenguaje. II. Implicaciones para la ontogenia y la filogenia del lenguaje”, *Revista de Neurología* 41, pp. 37-44.
- Benítez-Burraco, A. (2007): “Genes y lenguaje”, *Teorema* 26(1): 37-71.
- Benítez-Burraco, A. (en prensa 1): “La cuestión de lo innato en la adquisición del lenguaje”, *Revista Española de Lingüística*
- Benítez-Burraco, A. (en prensa 2): “La evolución de los genes del lenguaje”, *Interlingüística*
- Berwick, R. C. (1998): “Language evolution and the Minimalist Program: the origins of syntax”, in J. R. Hurford, M. Studdert-Kennedy y C. Knight (eds.): *Approaches to the Evolution of Language*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 299-304.
- Bickerton, D. (1998): “Catastrophic evolution: the case for a single step from protolanguage to full human language”, in J. R. Hurford, M. Studdert-Kennedy y C. Knight (eds.): *Approaches to the Evolution of Language*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 341-358.
- Bickerton, D. (2004): *Lenguaje y especies*. Madrid: Alianza Editorial.
- Bishop, D. V. M. (2001): “Genetic influences on language impairment and literacy problems in child”, *J. Child Psychol. Psychiatry* 42, pp. 189-198.
- Bishop, D. V. M. y Leonard, L. (2001): *Speech and language impairments in children: causes, characteristics, intervention and outcome*. Oxford: Oxford: Psychology Press.
- Bloom, P. (2000): *How children learn the meanings of words*. Cambridge: MIT Press.
- Bond, J., Roberts, E., Mochida, G. H., Hampshire, D. J., Scott, S., Askham, J. M., *et al.* (2002): “ASPM is a major determinant of cerebral cortical size”, *Nat. Genet.* 32, pp. 316-320.
- Botha, R. P. (2000): “Discussing the evolution of the assorted beasts called language”, *Lang. Commun.* 20, pp. 149-160.
- Botha, R. P. (2002): “Did language evolve like he vertebrate eye?”, *Lang. Commun.* 22, pp. 131-158.
- Brandon, R. N. y Hornstein, N. (1986): “From icons to symbols: some speculations on the origin of language”, *Biol. Philos.* 1, pp. 169-189.

- Britten, R. J. y Davidson, E. H. (1971): "Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origins of evolutionary novelty", *Q. Rev. Biol.* 46, pp. 111-138.
- Brzustowicz, L. M. (1996): "Looking for language genes: lessons from complex disorder studies", in M. Rice y N. J. Mahwah (eds.): *Towards a Genetics of Language*. New Jersey: Erlbaum Associates.
- Brzustowicz, L. M. (1998): "Molecular genetic approaches to the study of language", *Hum. Biol.* 70, pp. 325-345.
- Byrne, R. y Whiten, A. (1988): *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans*. New York: Oxford University Press.
- Calvin, W. H. y Bickerton, D. (2000): *Lingua ex Machina. Reconciling Darwin and Chomsky with the Human Brain*. Cambridge: MIT Press.
- Cantalupo, C. y Hopkins, W. D. (2001): "Asymmetric Broca's area in great apes", *Nature* 414, pp. 505.
- Chenchik, A., Chen, S., Makhanov, M. y Siebert P. (1998): "Profiling of gene expression in a human glioblastoma cell line using the Atlas Human cDNA Expression Array I", *CLONTECHniques* 13, pp. 16-17.
- Cheney, D. L. y Seyfarth, R. M. (1990): *How monkeys see the world*. Chicago: The Chicago University Press.
- Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium (2005): "Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome", *Nature* 437, pp. 69-87.
- Chomsky, N. A. (1965): *Aspects of the Theory of Syntax*. Cambridge: MIT Press.
- Chomsky, N. A. (1972): *Language and mind*. New York: Harcourt, Brace Jovanovich.
- Chomsky, N. A. (1980): *Rules and Representations*. Oxford: Basil Blackwell.
- Chomsky, N. A. (1982): *The Generative Enterprise. A Discussion with Riny Huybregts and Henk van Riemsdijk*. Dordrecht: Foris Publications.
- Chomsky, N. A. (1986): *Knowledge of language: its nature, origin and use*. New York: Prager.
- Chomsky, N. A. (1988): *Language and Problems of Knowledge*. Cambridge: MIT Press.
- Chomsky, N. A. (1995): *The Minimalist Program*. Cambridge: MIT Press.
- Chomsky, N. A. (2000): "Minimalist inquiries: The Framework", in R. Martin, D. Michaels y J. Uriagereka (eds.): *Step by Step. Papers in Minimalist Syntax in Honor of Howard Lasnik*. Cambridge: MIT Press, pp. 89-155.
- Chomsky, N. A. (2005): "Three Factors in Language Design", *Linguistic Inquiry* 36, pp. 1-22.
- Coltheart, M. (1999): "Modularity and cognition", *Trends Cogn. Sci.* 3, pp. 115-120.
- Corballis, M. C. (2002): *From hand to Mouth*. Princeton: Princeton University Press.
- Cubelli, R. y Nichelli, P. (1992): "Inner speech in anarthria: neuropsychological evidence of differential effects of cerebral lesions on subvocal articulation", *J. Clin. Exp. Neuropsychol.* 14, pp. 499-517.
- Cummings, J. L. (1993): "Frontal-subcortical circuits and human behavior", *Arch. Neurol.* 50, pp. 873-880.
- Cziko, G. (1995): *Universal Selection Theory and the Second Darwinian Revolution*. Cambridge: MIT Press.

- D'Arcangelo, G., Miao, G. G., Chen, S. C., Soares, H. D., Morgan, J. I. y Curran, T. (1995): "A protein related to extracellular matrix proteins deleted in the mouse mutant reeler", *Nature* 374, pp. 719-723.
- Dapretto, M., Davies, M. S., Pfeifer, J. H., Scott, A. A., Sigman, M., Bookheimer, S. Y., *et al.* (2006): "Understanding emotions in others: mirror neuron dysfunction in children with autism spectrum disorders", *Nat. Neurosci.* 9, pp. 28-30.
- Deacon, T. W. (2000): "Evolutionary Perspectives on Language and Brain Plasticity", *J. Commun. Disord.* 33, pp. 273-291.
- Dehaene, S., Dupoux, E., Mehler, J., Cohen, L., Perani, D., van de Moortele, P.-F., *et al.* (1997): "Anatomical variability in the cortical representation of first and second languages", *Neuroreport* 17, pp. 3809-3815.
- Dennett, D. C. (1999): *La idea peligrosa de Darwin. Evolución y significados de la vida*. Barcelona: Galaxia Gutenberg/Círculo de Lectores.
- Desmond, J. E. y Fiez, J. A. (1998): "Neuroimaging studies of the cerebellum: language, learning and memory", *Trends Cogn. Sci.* 2, pp. 355-362.
- Dessalles, J.-L. (2000): "Language and hominid politics", in C. Knight, M. Studdert-Kennedy y J. R. Hurford (eds.): *The Evolutionary Emergence of Language*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 62-79.
- Dingwall, W. D. (1995): "Complex behaviors: evolution and the brain", *Behav. Brain Sci.* 18, pp. 186-188.
- Donald, M. (1995): "Neurolinguistic models and fossil reconstructions", *Behav. Brain Sci.* 18, pp. 188-189.
- Donald, M. (1999): "Preconditions for the evolution of protolanguages", in M. C. Corballis y S. E. G. Lea (eds.): *The Descent of Mind. Psychological Perspectives on Hominid Evolution*. Oxford: Oxford University Press, pp. 138-154.
- Dunbar, R. I. M. (1993): "Coevolution of neocortical size, group size and language in humans", *Behav. Brain Sci.* 16, pp. 681-735.
- Dunbar, R. I. M. (1996): *Grooming, Gossip and the Evolution of Language*. London: Faber and Faber.
- Dunbar, R. I. M. (1998): "The social brain hypothesis", *Evol. Anthropol.* 7, pp. 178-190.
- Enard, W., Khaitovich, P., Klose, J., Zöllner, S., Heissig, F., Giavalisco, P., *et al.* (2002a): "Intra- and interspecific variation in primate gene expression patterns", *Science* 296, pp. 340-343.
- Enard, W., Przeworski, M., Fisher, S. E., Lai, C. S. L., Wiebe, V., Kitano, T., *et al.* (2002b): "Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language", *Nature* 418, pp. 869-872.
- Fisher, S. E., Lai, C. S. y Monaco, A. P. (2003): "Deciphering the genetic basis of speech and language disorders", *Annu. Rev. Neurosci.* 26, pp. 57-80.
- Fisher, S. E., Vargha-Khadem, F., Watkins, K. E., Monaco, A. P. y Pembrey, M. E. (1998): "Localisation of a gene implicated in a severe speech and language disorder", *Nat. Genet.* 18, pp. 168-170.
- Fodor, J. A. (1983): *The Modularity of Mind. An Essay on Faculty Psychology*. Cambridge: MIT Press.
- Foley, R. A. (1991): "Language origins. The silence of the past", *Nature* 353, pp. 114-115.
- Fox, J. J. y Hill, C. C. (2001): "From topology to dynamics in biochemical networks", *Chaos* 11, pp. 809-815.
- Gagneux, P. y Varki, A. (2001): "Genetic differences between humans and great apes", *Mol. Phylogenet. Evol.* 18, pp. 2-13.

- Gannon, P. J., Holloway, R. L., Broadfield, D. C. y Braun, A. R. (1998): "Asymmetry of chimpanzee planum temporale: humanlike pattern of Wernicke's brain language area homolog", *Science* 279, pp. 220-222.
- Geissmann, T. (2000): "Gibbon songs and human music from an evolutionary perspective", in N. L. Wallin, B. Merker y S. Brown (eds.): *The origins of music*. Cambridge: MIT Press, pp. 103-123.
- Gerlai, R. (2002): "Phenomics: fiction or the future?", *Trends Neurosci.* 25, pp. 506-509.
- Gibson, K. R. (1990): "New perspectives on instincts and intelligence: brain size and the emergence of hierarchical mental construction skills", in S. T. Parker y K. R. Gibson (eds.): *'Language' and Intelligence in Monkeys and Apes*. New York: Cambridge University Press, pp. 97-128.
- Gopnik, M. (1990): "Feature-blind grammar and dysphasia", *Nature* 344, pp. 715.
- Gould, S. J. (1991): "Exaptation: a crucial tools for evolutionary psychology", *J. Soc. Issues* 47, pp. 43-65.
- Gould, S. J. y Lewontin, R. C. (1979): "The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme", *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 205, pp. 581-598.
- Gould, T. D. y Gottesman, I. I. (2006): "Psychiatric endophenotypes and the development of valid animal models", *Genes Brain Behav.* 5, pp. 113-119.
- Grodzinsky, Y. (2000): "The neurology of syntax: Language use without Broca's area", *Behav. Brain. Sci.* 23, pp. 1-71.
- Guasti, M. T. (2002): *Language Acquisition. The Growth of Grammar*. Cambridge: MIT Press.
- Hauser, M. D. (2000): *Wild minds: what animals really think*. New York: Henry Holt.
- Hauser, M. D., Chomsky, N. y Fitch, W. T. (2002): "The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve?", *Science* 298, pp. 1569-1579.
- Hofmann, H. A. (2003): "Functional genomics of neural and behavioral plasticity", *J. Neurobiol.* 54, pp. 272-282.
- Hofreiter, M., Serre, D., Poinar, H. N., Kuch, M., y Pääbo, S. (2001): "Ancient DNA", *Nat. Rev. Genet.* 2, pp. 353-359.
- Hornstein, N. (1990): "Selecting grammars", *Behav. Brain Sci.* 13, pp. 735-736.
- Höss, M., Jaruga, P., Zastawny, T. H., Dizdaroglu, M y Pääbo, S. (1996): "DNA damage and DNA sequence retrieval from ancient tissues", *Nucleic Acids Res.* 24, pp. 1304-1307.
- Hurford, J. R. (1992): "An approach to the phylogeny of the language faculty", in J. A. Hawkins y M. Gell-Mann (eds.): *The Evolution of Human Languages*. Redwood City: Addison-Wesley Publishing Company, pp. 273-303.
- Jablonka, E. y Lamb, M. J. (2005): *Evolution in Four Dimensions. Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge: MIT Press.
- Jackendoff, R. (2002): *Foundations of language: brain, meaning, grammar, evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Jenkins, L. (2002): *Biolingüística*. Madrid: Cambridge University Press.
- Joanisse, M. y Seidenberg, M. (1998): "Specific language impairment: a deficit in grammar or processing", *Trends Cogn. Sci.* 2, pp. 240-247.
- Joyner, A. L. (1993): *Gene Targeting: A Practical Approach*. New York: Oxford Univ. Press.

- Kaan, E. y Stowe, L. A. (2002): "Storage and computation in the brain: a neuroimaging perspective", in S. Nooteboom, F. Weerman y F. Wijnen (eds.): *Storage and Computation in the Language Faculty*. Dordrecht: Kluwer, pp. 257-298.
- Kaan, E. y Swaab, T. Y. (2002): "The brain circuitry of syntactic comprehension", *Trends Cogn. Sci.* 6, pp. 350-356.
- Kauffman, S. (2003): *Investigaciones. Complejidad, autoorganización y nuevas leyes para una biología general*. Barcelona: Tusquets.
- King, B. J. (1996): "Syntax and language origins", *Lang. Commun.* 16, pp. 193-203.
- Krause, J., Lalueza-Fox, C., Orlando, L., Enard, W., Green, R. E., Burbano, H. A., Hublin, J. J., Hanni, C., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bertranpetit, J., Rosas, A. y Pääbo, S. (2007): "The Derived FOXP2 Variant of Modern Humans Was Shared with Neandertals", *Curr. Biol.*, doi:10.1016/j.cub.2007.10.008
- Krings, M., Stone, A., Schmitz, R. W., Krainitzki, H., Stoneking, M. y Pääbo, S. (1997): "Neandertal DNA sequence and the origin of modern humans", *Cell* 90, pp. 19-30.
- Krubitzer, L. y Huffman, K. J. (2000): "Arealization of the neocortex in mammals: genetic and epigenetic contributions to the phenotype", *Brain Behav. Evol.* 55, pp. 322-335.
- Lai, C. S., Fisher, S. E., Hurst, J. A., Vargha-Khadem, F., y Monaco, A. P. (2001): "A novel forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder", *Nature* 413, pp. 519-523.
- Lammer, E. J., Scholes, T. y Abrams, L. (2001): "Autosomal recessive tetralogy of Fallot, unusual facies, communicating hydrocephalus, and delayed language development: a new syndrome?", *Clin. Dysmorph.* 10, pp. 9-13.
- Landau, B. y Jackendoff, R. (1993): "'What' and 'where' in spatial language and spatial cognition", *Behav. Brain Sci.* 16, pp. 217-265.
- Leboyer, M., Bellivier, F., Nosten-Bertrand, M., Jouvent, R., Pauls, D. y Mallet, J. (1998): "Psychiatric genetics: Search for phenotypes", *Trends Neurosci.* 21, pp. 102-105.
- Leonard, L. B. (2002): *Children with specific language impairment*. Boston: MIT Press.
- Liberman, A. M. y Mattingly, I. G. (1989): "A specialization for speech perception", *Science* 243, pp. 489-494.
- Lieberman, P. (1984): *The biology and evolution of language*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lieberman, P. (1991): *Uniquely human. The evolution of speech, thought, and selfless behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lieberman, P. (2000): *Human Language and Our Reptilian Brain. The Subcortical Bases of Speech, Syntax and Thought*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lieberman, P. (2002): "On the nature and evolution of the neural bases of human language", *Am. J. Phys. Anthropol.* 45, pp. 36-62.
- Lightfoot, D. (1999): *The Development of Language. Acquisition, Change, and Evolution*. Oxford, Malden: Blackwell.
- Longa, V. y Lorenzo, G. (en prensa): "What about a (really) minimalist theory of language acquisition?" *Linguistics* (en prensa).
- Lorenzo, G. (2001): *Comprender a Chomsky. Introducción y comentarios a la filosofía chomskyana de sobre el lenguaje y la mente*. Madrid: Antonio Machado Libros.
- Lorenzo, G. (2004): "Lingüística evolutiva: hacia un enfoque modular e internista", *Ludus Vitalis* 22, pp. 153-171

- Lorenzo, G. (2006): *El vacío sexual, la tautología natural y la promesa minimalista*. Madrid: Antonio Machado Libros.
- Lorenzo, G. (en prensa): “Los límites de la selección natural y el evo-minimalismo. Antecedentes, actualidad y perspectivas del pensamiento chomskyano sobre los orígenes evolutivos del lenguaje”, *Verba*.
- Lorenzo, G. y Longa, V. (2003a): “Minimizing the genes for grammar. The minimalist program as a biological framework for the study of language”, *Lingua* 113, pp. 643-657.
- Lorenzo, G. y Longa, V. (2003b): *Homo loquens*. Lugo: Tris Tram.
- Marcus, G. F. (2004): *The Birth of the Mind. How a Tiny Number of Genes Creates the Complexities of Human Thought*. New York: Basic Books.
- Marcus, G. F. (2006): “Cognitive architecture and descent with modification”, *Cognition* 101, pp. 443-465.
- Marcus, G. F. y Fisher, S. E. (2003): “FOXP2 in focus: what can genes tell us about speech and language?”, *Trends Cogn. Sci.* 7, pp. 257-262.
- Marsden, C. D. y Obeso, J. A. (1994): “The functions of the basal ganglia and the paradox of stereotaxic surgery in Parkinson’s disease”, *Brain* 117, pp. 877-897.
- Martin, R. C. (2003): “Language processing: functional organization and neuroanatomical basis”, *Annu. Rev. Psychol.* 54, pp. 55-89.
- Mattick, J. S. y Gagen, M. J. (2001): “The evolution of controlled multitasked gene networks: the role of introns and other noncoding RNAs in the development of complex organisms”, *Mol. Biol. Evol.* 18, pp. 1611-1630.
- McBrearty, S. y Brooks, A. S. (2000): “The revolution that wasn’t: a new interpretation of the origin of modern human behavior”, *J. Hum. Evol.* 39, pp. 453-563.
- Mekel-Bobrov, N., Gilbert, S. L., Evans, P. D., Vallender, E. J., Anderson, J. R., Hudson, R. R., *et al.* (2005): “Ongoing adaptive evolution of ASPM, a brain size determinant in *Homo sapiens*”, *Science* 309, pp. 1720-1722.
- Mellars, P. A. (2002): “Archaeology and the origins of modern humans: European and African perspectives”, in T. J. Crow (ed.): *The Speciation of Modern Homo sapiens (Proceedings of the British Academy 106)*. London: The British Academy, pp. 31-48.
- Miller, G. F. (1999): “Sexual selection for cultural displays”, in R. Dunbar, C. Knight y C. Power (eds.): *The Evolution of Culture*. Edinburgh: Edinburgh University Press, pp. 71-91.
- Mochizuki, A., Takeda, Y. e Iwasa, Y. (1996): “The evolution of genomic imprinting”, *Genetics* 144, pp. 1283-1295.
- Monchi, O., Petrides, P., Petre, V., Worsley, K. y Dagher, A. (2001): “Wisconsin Card Sorting revisited: distinct neural circuits participating in different stages of the task identified by event-related functional magnetic resonance imaging”, *J. Neurosci.* 21, pp. 7733-7741.
- Newmeyer, F. J. (1998): “On the supposed ‘counterfunctionality’ of Universal Grammar: some evolutionary implications”, in J. R. Hurford, M. Studdert-Kennedy y C. Knight (eds.): *Approaches to the Evolution of Language*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 305-319.
- Noble, W. y Davidson, I. (1991): “The evolutionary emergence of modern human behaviour: language and its archaeology”, *Man* 26, pp. 223-253.
- Oyama, S. (2000): *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*. Durham: Duke University Press.

- Oyama, S., Griffiths, P. E. y Gray, R. D. (eds.) (2001): *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*. Cambridge: MIT Press.
- Pesetsky, D. y Block, N. (1990): "Complexity and adaptation", *Behav. Brain Sci.* 13, pp. 750-752.
- Piatelli-Palmarini, M. (1989): "Evolution, selection, and cognition: from "learning" to parameter setting in biology and the study of language", *Cognition* 31: 1-44.
- Piatelli-Palmarini, M. (1990): "An ideological battle over modals and quantifiers", *Behav. Brain Sci.* 13, pp. 752-754.
- Piatelli-Palmarini, M. y Uriagereka, J. (2004): "The immune syntax: the evolution of the language virus", in L. Jenkins (ed.): *Variation and Universals in Biolinguistics*. Oxford: Elsevier, pp. 341-377.
- Pika, S. y Mitani, J. (2006): "Referential gestural communication in wild chimpanzees (*Pan troglodytes*)", *Curr. Biol.* 16: R191-R192.
- Pinker, S. y Bloom, P. (1990): "Natural language and natural selection", *Behav. Brain Sci.* 13, pp. 707-727, 765-784.
- Prasad, C., Prasad, A. N., Chodirker, B. N., Lee, C., Dawson, A. K., Jocelyn, L. J., et al. (2000): "Genetic evaluation of pervasive developmental disorders: the terminal 22q13 deletion syndrome may represent a recognizable phenotype", *Clin. Genet.* 57, pp. 103-109.
- Preuss, T. M. (2004): "What is it like to be a human?", in M. S. Gazzaniga (ed.): *The cognitive neurosciences III*. Cambridge: MIT Press, pp. 5-22.
- Pulvermüller, F. (2002): "A brain perspective on language mechanisms: from discrete neuronal ensembles to serial order", *Prog. Neurobiol.* 67, pp. 85-111.
- Ramus, F. (2006): "Genes, brain, and cognition: a roadmap for the cognitive scientist", *Cognition* 101, pp. 247-269.
- Rizzolatti, G. y Arbib, M. A. (1998): "Language within our grasp", *Trends Neurosci.* 21, pp. 188-194.
- Rizzolatti, G., Fadiga, L., Gallese, V. y Fogassi, L. (1996): "Premotor cortex and the recognition of motor actions", *Brain Res. Cogn. Brain Res.* 3, pp. 131-141.
- Scheffer, I. E., Jones, L., Pozzebon, M., Howell, R. A., Saling, M. M. y Berkovic, S. F. (1995): "Autosomal dominant rolandic epilepsy and speech dyspraxia: a new syndrome with anticipation", *Ann. Neurol.* 38, pp. 633-642.
- Shaywitz, B. A., Fletcher, J. y Shaywitz, S. E. (1995): "Defining and classifying learning disabilities and attention-deficit/hyperactivity disorder", *J. Child Neurol.* 10: S50-S57.
- Shi, P., Bakewell, M. A. y Zhang, J. (2006): "Did brain-specific genes evolve faster in humans than in chimpanzees?", *Trends Genet.* 22, pp. 608-613.
- Shriberg, L. D., Ballard, K. J., Tomblin, J. B., Duffy, J. R., Odell, K. H. y Williams, C. A. (2006): "Speech, prosody, and voice characteristics of a mother and daughter with a 7,13 translocation affecting FOXP2", *J. Speech Lang. Hear. Res.* 49, pp. 500-525.
- Shriberg, L. D., Tomblin, J. B. y McSweeney, J. L. (1999): "Prevalence of speech delay in 6-year-old children and comorbidity with language impairment", *J. Speech Lang. Hear. Res.* 42, pp. 1461-1481.
- Shu, W., Yang, H., Zhang, L., Lu, M. M. y Morrissey, E. E. (2001): "Characterization of a new subfamily of winged-helix/forkhead (Fox) genes that are expressed in the lung and act as transcriptional repressors", *J. Biol. Chem.* 276, pp. 27488-27497.
- Slocombe, K. E. y Zuberbuhler, K. (2005): "Functionally referential communication in a chimpanzee", *Curr. Biol.* 15, pp. 1779-1784.

- Steedman, M. (2002): "Plans, affordances, and combinatory grammar", *Linguistics and Philosophy* 25, pp. 723-752.
- Striedter, G. F. (2005): *Principles of brain evolution*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Thomas, C., Altenmüller, E., Marchmann, G., Kahrs, J. y Dichgans, J. (1997): "Language processing in aphasia: changes in lateralization patterns during recovery reflect cerebral plasticity in adults", *Electroencephalogr. Clin. Neurophysiol.* 102, pp. 86-97.
- Thornton, R. y Wexler, K. (1999): *Principle B, Ellipsis, and Interpretation in Child Grammar*. Cambridge: MIT Press.
- Tomasello, M. y Call, J. (1997): *Primate Cognition*. Oxford: Oxford University Press.
- Tomasello, M., Carpenter, M., Call, J., Behne, T. y Moll, H. (2005): "Understanding and sharing intentions: the origins of cultural cognition", *Behav. Brain Sci.* 28, pp. 675-691.
- Ulbaek, I. (1998): "The origin of language and cognition", in J. R. Hurford, M. Studdert-Kennedy y C. Knight (eds.): *Approaches to the Evolution of Language*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 30-43.
- Vargha-Khadem, F., Gadian, D. G., Copp, A. y Mishkin, M. (2005): "FOXP2 and the neuroanatomy of speech and language", *Nat. Rev. Neurosci.* 6, pp. 131-138.
- Vargha-Khadem, F., Watkins, K. E., Alcock, K. J., Fletcher, P. y Passingham, R. E. (1995): "Praxic and nonverbal cognitive deficits in a large family with a genetically transmitted speech and language disorder", *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92, pp. 930-933.
- Venter, J. C., Adams, M. D., Myers, E. W., Li, P. W., Mural, R. J., Sutton, G. G., et al. (2001): "The sequence of the human genome", *Science* 291, pp. 1304-1351.
- Wahlsten, D. (1999): "Single-gene influences on brain and behavior", *Annu. Rev. Psychol.* 50, pp. 599-624.
- Watkins, K. E., Dronkers, N. F. y Vargha-Khadem, F. (2002): "Behavioural analysis of an inherited speech and language disorder: comparison with acquired aphasia", *Brain* 125, pp. 452-64.
- Whitcombe, E. (1995): "Paleoneurology of language: Grounds for scepticism", *Behav. Brain Sci.* 18, pp. 204-205.
- Wildgen, W. (2004): *The Evolution of Human Language: Scenarios, Principles, and Cultural Dynamics*. Amsterdam: Benjamins.
- Wilkins, W. K. y Wakefield, J. (1995): "Brain evolution and neurolinguistic preconditions", *Behav. Brain Sci.* 18, pp. 161-182, 205-226.
- Wimsatt, W. (1999): "Generativity, entrenchment, evolution, and innateness: Philosophy, evolutionary biology, and conceptual foundations of science", in V. G. Hardcastle (ed.): *Where Biology Meets Psychology. Psychological essays*. Cambridge: MIT Press, pp. 139-179.
- Winterer, G. y Goldman, D. (2003): "Genetics of human prefrontal function", *Brain Res. Rev.* 43, pp. 134-163.
- Woods, C. G. (2004): "Human microcephaly", *Curr. Opin. Neurobiol.* 14, pp. 1-6.
- Zhang, J. (2003): "Evolution of the human ASPM gene, a major determinant of brain size", *Genetics* 165, pp. 2063-2070.
- Zuberbühler, K. (2002): "A syntactic rule in forest monkey communication", *Anim. Behav.* 63, pp. 293-299.