

La evolución del cerebro en el género *Homo*: la neurobiología que nos hace diferentes

M. Martín-Loeches, P. Casado, A. Sel

LA EVOLUCIÓN DEL CEREBRO EN EL GÉNERO HOMO: LA NEUROBIOLOGÍA QUE NOS HACE DIFERENTES

Resumen. Introducción. Gran parte de lo que nos hace diferentes de otras especies animales está en el cerebro. Sin embargo, no hay un único factor, una única razón por la que nuestro cerebro sea distinto, sino que las diferencias son múltiples. Desarrollo y conclusiones. En este trabajo se revisan las principales disparidades que se conocen hoy en día entre nuestro cerebro y el de otras especies y que podrían explicar las singularidades de nuestro comportamiento. Cuando se revisa el volumen cerebral y el de sus distintas subdivisiones, se observa que es realmente grande en nuestra especie, tanto en términos relativos como absolutos, y algunas partes de nuestro cerebro, como ciertas regiones prefrontales, los lóbulos parietales o los temporales, parecen haber aumentado de tamaño notablemente más que otras. También se constata que, a diferencia de otras especies, nuestro cerebro es más sistemáticamente asimétrico. Pero las diferencias entre nuestro cerebro y el de otras especies se aprecian también a escala celular, donde podemos encontrar diferentes y peculiares proporciones de neuronas dentro y entre las columnas corticales, así como determinados tipos de neuronas (como las células en huso o las neuronas espejo) que, si bien no son exclusivas de nuestra especie, en ésta presentan ciertas particularidades en cuanto a número y función. Por último, los sistemas de receptores de las neuronas también parecen tener características propias de nuestra especie que podrían ser la clave para entender algunas de las singularidades de la evolución de nuestro cerebro. [REV NEUROL 2008; 46: 731-41]

Palabras clave. Cerebro. Cognición. Evolución.

INTRODUCCIÓN

Una de las grandes preguntas que se plantea la ciencia actual es qué nos hace tan diferentes de otras especies animales. Las respuestas a esta pregunta son múltiples, evidentemente, pero una de las más contundentes es que lo que nos hace distintos es nuestro cerebro. En el cerebro, precisamente, residen las claves para entender la singularidad de nuestro comportamiento. Sin embargo, y una vez llegados a este punto, queda todo un largo camino por recorrer si lo que queremos es realmente saber en qué es peculiar nuestro cerebro para hacer que nuestro comportamiento sea diferente.

Para empezar a responder a esta pregunta tenemos a nuestra disposición al menos dos vías. Por un lado, podemos comparar nuestro cerebro con el del chimpancé o con los de otras especies genéticamente más o menos cercanas a la nuestra. Podemos comparar cerebros entre especies vivas tanto macroscópicamente como microscópicamente y llegar a una conclusión acerca de en qué difiere nuestro cerebro del de otras especies. Hay también otra forma de responder a la pregunta: la comparación de nuestro cerebro con el de otras especies del género *Homo*. Pero este tipo de comparaciones, que ha sido la tradicional en paleoantropología, sólo nos permite una aproximación superficial. Y esto es así literalmente, ya que lo único que nos ha quedado de estas otras especies de nuestro género es precisamente la superficie de su cerebro. Para ser más exactos, lo que ha quedado es la huella de las envolturas del cerebro, las meninges, en su contacto con la parte interior del cráneo, el llamado 'endocráneo'. Pero, bien estudiada, esta medida nos puede decir muchas cosas: entre otras, un endocráneo nos puede facilitar una

estimación bastante precisa del volumen de un cerebro que ya no existe, nos puede indicar cómo era la forma de ese cerebro y en qué medida unas zonas de su parte más externa eran más grandes que otras, y también nos puede decir si había diferencias entre los hemisferios.

Por lo tanto, para saber en qué es nuestro cerebro diferente del de otras especies animales, tanto vivas como extintas, podemos llevar a cabo comparaciones volumétricas y morfológicas macroscópicas. También podemos hacer comparaciones a una escala microscópica, pero en este caso, evidentemente, sólo entre especies vivas; se pierden, por tanto, todos los pasos intermedios que nos separan de los primates más cercanos a nosotros. A pesar de ello, la información obtenida de este tipo de comparaciones es enormemente fructífera, como veremos.

En el presente trabajo se revisan de manera concisa los diferentes hallazgos macroscópicos y microscópicos en relación con las singularidades del cerebro humano. Empezaremos por los datos obtenidos mediante una aproximación macroscópica.

EVIDENCIAS MACROSCÓPICAS

El proceso de encefalización

Siempre que se habla de humanización aparece inevitablemente el término 'encefalización'. Se puede dar por sentado que ser humano y tener un cerebro más grande son prácticamente sinónimos. Algo de verdad hay en esto, efectivamente, si bien no parece estar del todo claro cuándo debemos considerar que un cerebro es más grande que otro. Esto se puede hacer en términos absolutos; pero también lo podemos hacer en términos relativos, es decir, que el peso (o el volumen) de cada cerebro tendrá mayor o menor importancia en función del peso del cuerpo en el que está ese cerebro.

La respuesta clásica, y de hecho la que casi todo el mundo tiene en mente, ha sido que lo importante es el tamaño relativo. Si no fuera así, el elefante, con 5 kg de cerebro, estaría mucho más encefalizado que nosotros, que apenas llegamos a 1,5 kg, y la ballena, con 7,8 kg de cerebro, aún más. De ahí que, si se

Aceptado tras revisión externa: 28.04.08.

Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos. Madrid, España.

Correspondencia: Prof. Manuel Martín-Loeches. Centro Mixto UCM-ISCIII de Evolución y Comportamiento Humanos. Sinesio Delgado, 4. Pabellón 14. E-28029 Madrid. E-mail: mmartinloeches@isciii.es

© 2008, REVISTA DE NEUROLOGÍA

quiere encontrar en la encefalización la respuesta a la singularidad de nuestro cerebro, ésta debería medirse en términos relativos. Pero esta relación no puede ser exacta, ya que, por ejemplo, una simple musaraña, con 0,25 g de cerebro, estaría mucho más encefalizada que nosotros. Jerison, en 1973 [1], propuso que la relación entre el tamaño del cerebro y el del cuerpo debe hacerse considerando que los cuerpos más pequeños, en general, tienden a tener cerebros más grandes, mientras que los cuerpos más grandes tienden a tener cerebros proporcionalmente más pequeños, por una simple cuestión de alometría. Jerison propuso que, para medir la encefalización de una especie, hay que aplicar un factor de corrección que considere esas relaciones alométricas. Dicho factor de corrección implica calcular cuál sería el peso del cerebro esperado para un determinado peso del cuerpo, teniendo en cuenta las variaciones alométricas, y si el peso del cerebro excede de ese valor, entonces estaríamos ante una especie más encefalizada. Para calcular el peso esperado del cerebro para un peso determinado del cuerpo, se propuso inicialmente aplicar un factor de corrección consistente en un exponente de 0,67 al peso del cuerpo (es el valor de la pendiente entre la relación del peso del cerebro y el del cuerpo). Recientemente, sin embargo, el propio Jerison ha puesto en duda dicho valor y ha considerado más apropiado el de 0,75 [2].

No obstante, y en contra de la creencia clásica, en los últimos años hay autores que defienden que la medida más válida para estimar la encefalización de una especie debe ser el peso absoluto del cerebro y no el relativo, al menos para comparar especies de grupos taxonómicos cercanos. Esto parece particularmente importante cuando queremos hablar de las capacidades cognitivas, de habilidades intelectuales. Autores como Gibson [3] o Striedter [4] son acérrimos defensores de la importancia del tamaño absoluto del cerebro. De hecho, cuando se aplica el índice de encefalización en términos relativos, hay especies de monos e incluso algunos prosimios que dan índices superiores a los de algunos grandes simios, como por ejemplo los gorilas. Sin embargo, las habilidades intelectuales son mucho mayores en todos los grandes simios, incluidos los gorilas, que en cualquier otra especie de primates. Cuando se habla de habilidades intelectuales, se tienen en cuenta la construcción de herramientas, la capacidad para aprender un lenguaje (aunque sea sencillo y con esfuerzo), el reconocimiento de uno mismo en un espejo, y la capacidad de engañar y de comprender las mentes de otros ('teoría de la mente'), o de realizar operaciones mentales con cierto grado de estructura jerárquica.

Sin embargo, hay que decir que, si bien es cierto que el tamaño absoluto del cerebro puede ser más importante que el relativo, éste será el caso sólo cuando queramos comparar grupos taxonómicos cercanos, pero no para comparar, por ejemplo, elefantes o ballenas con humanos. Tampoco serviría, por otra parte, para realizar comparaciones dentro de un mismo grupo taxonómico, ya que los chimpancés, con unos 330 cm³ de cerebro, poseen más habilidades intelectuales que los gorilas o los orangutanes, con unos 400 cm³ de media. Es más, tampoco parece que nos sirva el tamaño absoluto para comparar cerebros, en cuanto a sus capacidades cognitivas, dentro de una misma especie, al menos no en la nuestra. Hasta hace poco, se creía que había una relación entre el tamaño absoluto del cerebro y la capacidad cognitiva en nuestra especie, pero no se había tenido en cuenta que el volumen de un cerebro viene determinado tanto por el genoma como por el ambiente. Como muy bien demostraron hace unos años Schoenemann et al [5], cuando se reali-

zan estudios que consideran el ambiente individual al que ha estado expuesto un cerebro (considerando la variabilidad del volumen cerebral dentro de una misma familia), un cerebro humano más grande no es necesariamente un cerebro más inteligente.

Si seguimos matizando aún más la postura de que el peso absoluto es la variable relevante para determinar la encefalización de una especie, tendremos que decir que dicha medida tampoco se puede aplicar al género *Homo* como sinónimo de capacidades intelectuales. Se observa, por el tipo de herramientas y otros restos dejados por especies de humanos hoy extintas, que la relación parece cumplirse sólo aproximadamente. Habrá que volver a aplicar la medida de la encefalización relativa cuando consideremos que los neandertales, e incluso especies anteriores, como *Homo heidelbergensis*, nos superaban en tamaño absoluto del cerebro. Sin embargo, si se tiene en cuenta la robustez de sus cuerpos, el tamaño relativo de sus cerebros era ligeramente inferior al nuestro, lo que parece colocar las cosas en su sitio. Pero no todo el mundo estaría de acuerdo con esta afirmación. Gibson [3] defiende que puede que los neandertales no fueran menos inteligentes que nosotros. Ciertamente, diversos autores están de acuerdo en que los neandertales y nuestra especie fueron muy similares intelectualmente hasta que, hace entre 80.000 y 60.000 años, o quizá menos, algo ocurrió en nuestro cerebro, un cambio que ya no tuvo nada que ver con el tamaño, que no varió en absoluto, pero que nos hizo finalmente diferentes.

Sea como sea, considerando cualquiera de las dos medidas de encefalización (la absoluta y la relativa) está claro que el cerebro del *Homo sapiens* es mucho mayor que el del chimpancé, la especie más cercana a nosotros evolutivamente hablando. Usando cualquiera de las dos medidas, el salto es enorme. Llegar a un cerebro tan grande como el nuestro ha sido un proceso que ha llevado varios millones de años, obviamente; aun así, hay que reconocer que el aumento de nuestro cerebro se puede considerar como un proceso muy rápido. Algunos autores, como Rakic y Kornack [6] o Finlay [7], ya propusieron hace unos años que el principal mecanismo para dar lugar a un cerebro más grande se produciría durante el desarrollo embrionario, al formarse las células precursoras que acabarían convirtiéndose en neuronas. Simplemente, al producir un mayor número de dichas células precursoras, se extendería más la superficie de la capa embrionaria a partir de la cual va a formarse el cerebro (el interior del tubo neural) y, al ampliarse dicha superficie, aumentaría el volumen del cerebro. Los últimos descubrimientos en genética parecen estar dando la razón a Rakic, Kornack y Finlay, al menos en parte.

Si bien es cierto que las razones por las que hubo una aceleración tan notable en la evolución de nuestro cerebro no están claras (aunque el efecto de la cultura ha sido siempre uno de los candidatos más importantes), lo que sí parece claro es que dicha aceleración abarca al menos todo el género *Homo* y siguió su curso hasta la aparición del neandertal y de nuestra especie. Hasta hace poco se pensaba que la encefalización acelerada comenzó realmente con el género *Homo*, con *Homo habilis*, y que con *Homo erectus* apareció una nueva pendiente de aceleración, un salto más acusado en la encefalización. Sin embargo, en los últimos años se han reconsiderado varios de los valores utilizados hasta el momento, gracias fundamentalmente a que se han realizado nuevas reconstrucciones de los restos fósiles y a que han aparecido más ejemplares de diversas especies del género *Homo*. Se sugiere ahora, siguiendo a Holloway [8], que el cerebro empezó a aumentar notablemente de tamaño ya en los aus-

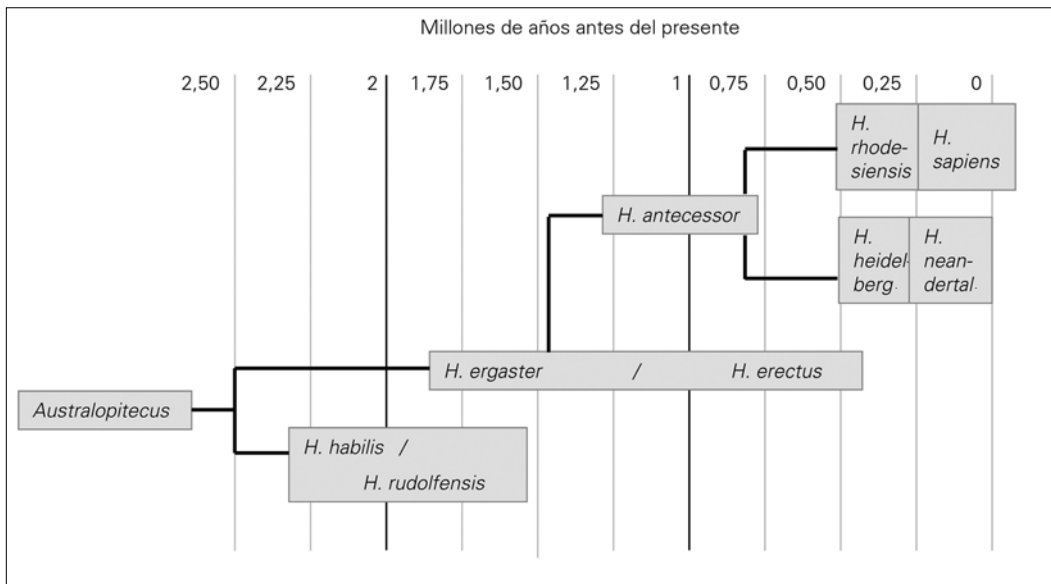


Figura. Situación en el tiempo de las distintas especies del género *Homo*.

tralopitecinos. Así, entre los especímenes de *Australopithecus africanus*, posibles predecesores inmediatos de nuestro género y con una media de volumen cerebral de unos 450 cm³, podemos encontrar ejemplares con 515 cm³. Con un tamaño corporal similar al del chimpancé, los cerebros de estos individuos ya empezaban a destacar (recordemos que el cerebro del chimpancé es de unos 330 cm³). De hecho, son varios los autores que piensan que algunos australopitecos eran ya capaces de realizar herramientas.

Por su parte, los primeros miembros del género *Homo* (*Homo habilis*, *Homo rudolfensis*) tenían de media cerca de 700 cm³, de manera que el salto hasta *Homo ergaster* y *Homo erectus*, con aproximadamente 1.000 cm³, ya no parecería tan brusco, sino más gradual. Si dibujáramos una línea que uniera estos tres volúmenes con relación al momento (en miles o millones de años) en que aparecieron, veríamos que es una línea recta con una pendiente suave y sin sobresaltos. Y si continuamos dicha línea recta, podremos situar al resto de las especies de nuestro género que se han ido sucediendo a lo largo de los miles de años siguientes. *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens*, con una media de unos 1.400 cm³ de volumen cerebral, están donde deberían estar. En la figura se pueden situar en el tiempo las distintas especies de nuestro género que estamos mencionando.

La forma del cerebro

El cerebro del ser humano no es como el de un chimpancé aumentado de tamaño. En primer lugar, se puede dar, y de hecho se ha dado, una importante reorganización del interior del cerebro, por lo que los cerebros de ambas especies difieren no sólo en su tamaño sino también en su organización interna. Hablaremos de esto más adelante. ¿Se puede apreciar en la superficie del cerebro ese cambio en su organización interna? ¿Se observa realmente que unas partes han aumentado más que otras? La respuesta provisional a esta pregunta es sí, si bien todavía no existe un consenso claro.

Las investigadoras Semendeferi y Damasio [9,10] sorprendieron hace unos años a la comunidad científica cuando, tras analizar los volúmenes de los lóbulos cerebrales de distintos si-

mios y del hombre actual mediante imagen por resonancia magnética, descubrieron que la idea de que el hombre es como es a consecuencia de una gran expansión de los lóbulos frontales era sólo un gran mito. Considerando las leyes alométricas, nuestros lóbulos frontales son más grandes, pero no más de lo esperado para un cerebro como el nuestro. Nuestros lóbulos frontales son los de un simio con un cerebro grande. A nuestro entender, sin embargo, esto no quita un ápice de importancia a los ló-

bulos frontales. Unos lóbulos frontales simplemente más grandes pueden tener consecuencias muy considerables en nuestro comportamiento. Además, aunque el tamaño total de los lóbulos frontales no sea mayor que el de un simio con el cerebro grande, veremos más adelante que algunas de sus partes sí parecen haber aumentado en nuestra especie notablemente (en detrimento de otras).

Otro de los descubrimientos de Semendeferi y Damasio fue que los lóbulos temporales sí aparecían anormalmente grandes en nuestra especie. Los lóbulos temporales son importantes no sólo para la audición y la visión, sino también para muchos procesos cognitivos superiores, como el lenguaje o la memoria. Por tanto, cabe pensar que hubiera una presión selectiva en el género *Homo* para que esta parte de nuestro cerebro aumentara más su tamaño.

Una más de las ideas importantes que surgieron de los trabajos de Semendeferi y Damasio fue que el cerebelo es más pequeño en nuestra especie de lo esperado para el volumen total de nuestro cerebro. Esto indicaría que el cerebelo ha desempeñado un papel probablemente poco importante durante el proceso gradual que nos hizo humanos. Sin embargo, estos datos contrastan con los obtenidos recientemente por Weaver [11] en un estudio que cuenta con la ventaja de incorporar no sólo datos de otras especies vivas, sino también de *Homo habilis*, *Homo erectus*, neandertales y *Homo sapiens* antiguos y modernos. Según Weaver, si bien es cierto que en nuestro género la tendencia ha sido ir reduciendo el tamaño del cerebelo con respecto al del resto del cerebro, el patrón da un giro inesperado al llegar al *Homo sapiens* moderno: nuestro cerebelo se hace más grande.

Esto explicaría, según Weaver, las notables capacidades cognitivas del *Homo sapiens* moderno, en comparación no sólo con otros miembros de nuestro género, incluido el neandertal, sino con nuestra propia especie antes de que se diera ese cambio en la anatomía del cerebro. Son varios los autores [para una revisión, véase 12] que piensan que en el cerebro de nuestra especie se produjo un cambio importante en los últimos 100.000 años, que dio lugar al cerebro del ser humano actual, con su mente y su comportamiento tan peculiares. Para Weaver, el antes y el

después de nuestro cerebro vendría determinado por lo que ocurrió con el cerebelo. Los datos de Weaver, sin embargo, contradicen los de Semendeferi y Damasio, que se basaron en homínidos modernos y no encontraron que el cerebelo de éstos fuera más grande.

Ciertamente, el cerebelo es aún uno de los grandes misterios de nuestro cerebro. Se sabe que participa en la mayoría de los procesos cognitivos superiores, incluido el lenguaje. Siempre, sistemáticamente, aparece activado en todo tipo de tareas complejas. A pesar de ello, se le suele ignorar, para centrarse en la corteza cerebral, algo que ocurre no sólo en la neurociencia cognitiva, sino también en la paleoantropología (específicamente en su vertiente conocida como 'paleoneurología'), de manera que, salvo excepciones, como el trabajo de Weaver, cuando se habla del volumen cerebral y de sus cambios a lo largo de la evolución, no se presta una atención individual al cerebelo. Los datos de Weaver, aunque no sean concluyentes, al menos ponen de manifiesto que el cerebelo podría ser crucial a la hora de buscar lo que nos hace humanos modernos.

Un estudio reciente realizado por Bruner et al [13] comparó los endocráneos de distintas especies del género *Homo*. Curiosamente, estos autores encontraron que dentro de nuestro género se sigue un mismo patrón, una misma trayectoria alométrica, en el aumento del tamaño del cerebro. Sin embargo, nuestra especie se diferencia de las demás del género *Homo* por tener un patrón que ha dado lugar a una forma global del cerebro diferente. La principal diferencia entre nuestro cerebro y el de los demás integrantes de este género es una expansión del lóbulo parietal, particularmente de sus porciones superiores. Los lóbulos parietales, en su parte superior, serían, pues, los que más distinguirían a la nuestra de otras especies de humanos que no han sobrevivido hasta hoy. Como dato de gran interés, cabe señalar que una de las zonas del cerebro que se han visto particularmente implicadas en el procesamiento de la sintaxis y la gramática, precisamente una de las características más singulares del lenguaje humano, es la que según el trabajo de Bruner et al ha experimentado un aumento más espectacular en nuestra especie [14]. Por lo tanto, los datos parecen tener sentido.

Pero, una vez más, los hallazgos de Bruner et al contradicen los de Semendeferi y Damasio, que no encontraron que nuestro lóbulo parietal fuera más grande de lo esperado en un simio con un cerebro del tamaño del nuestro. A esto tenemos que añadir que Lieberman [15] ha propuesto que lo verdaderamente característico de nuestro cerebro es su forma globular, de manera que serían los lóbulos temporal y parietal, juntos, los que habrían experimentado una mayor expansión en nuestro cerebro.

Para concluir este apartado, debemos decir que, aunque no del todo concordantes, la mayoría de los datos apuntan a que el aumento de volumen no ha sido mayor en el lóbulo frontal que en otras zonas del cerebro. El lóbulo frontal ha crecido, pero no desproporcionadamente. Esto no contradice, sin embargo, el hecho de que, como veremos más adelante, en el lóbulo frontal unas zonas hayan crecido más que otras. También podemos concluir que, posiblemente, sí haya habido un crecimiento desproporcionado de otros lóbulos del cerebro, en particular del temporal y el parietal.

Diferencias entre hemisferios

La especialización hemisférica es una de las facetas más interesantes e importantes de la fisiología de nuestro cerebro. La cuestión que se plantea es si dichas diferencias funcionales podrían

conllevar desemejanzas en la forma del cerebro. La respuesta es positiva, ya que, efectivamente, se observan disimilitudes, y algunas de ellas son muy llamativas.

Precisamente, una de las más notorias y conocidas de esas diferencias en la forma del cerebro como consecuencia de la especialización hemisférica funcional son las denominadas 'petalias'. En el cerebro humano, incluido el de todos los miembros de nuestro género desde *Homo ergaster*, el lóbulo frontal derecho se extiende a lo ancho y a lo largo más que el izquierdo, y lo mismo ocurre con el lóbulo occipital izquierdo. Al observar un cerebro y fijarse en estas petalias (petalia frontal derecha y petalia occipital izquierda), da la sensación de que se han desplazado los dos hemisferios, el derecho hacia delante y el izquierdo hacia atrás. Este patrón recibe el nombre de 'torque'. Sin embargo, hoy por hoy se desconoce si en el *Homo habilis* este patrón se daba claramente, ya que no en todos los ejemplares se ha podido observar con claridad. Lo mismo ocurre con algunos australopitecos. El patrón parece tener que ver con nuestras especializaciones hemisféricas, ya que se correlaciona con el grado de dominancia de la mano derecha [16]. Dicho de otra forma, las personas con una alta dominancia de la mano derecha tienden a presentar ese torque con más claridad, mientras que los zurdos suelen mostrar un patrón más simétrico, hasta el punto de que muchos de ellos carecen de la petalia frontal derecha.

Diversos autores han propuesto que las petalias serían un patrón distintivo humano [17,18]. De hecho, los chimpancés no las tienen y presentan un cerebro mucho más simétrico que el nuestro. En cambio, los gorilas tienen petalia del lóbulo occipital, por lo que ésta no puede ser un rasgo exclusivamente humano. Por otra parte, como hemos visto, no todos los humanos presentan petalia frontal. Es más, tampoco absolutamente todos los humanos presentan petalia occipital. Es una cuestión de proporciones: la inmensa mayoría de los humanos (incluyendo otros que no son *sapiens*) presenta petalia occipital, y muchos de ellos también una petalia frontal, mientras que los gorilas con petalia occipital son poco más de la mitad y ninguno presenta petalia frontal. Hasta cierto punto, pues, las petalias serían distintivas del ser humano. Las petalias son, de hecho, una prueba importante de que el cerebro humano no sólo aumentó su tamaño, sino que también se reorganizó.

La existencia de petalias como rasgo característico de nuestra especie podría tener que ver, como parece lógico, con la mejoras de las funciones cognitivas del ser humano. Pero, al margen de que sí se ha comprobado su vinculación con índices de dominancia en el uso de la mano y de que estos índices suelen tener alguna relación con las facultades lingüísticas [19], poco más podemos decir, porque un mayor desarrollo del lóbulo frontal derecho ni del lóbulo occipital izquierdo no explicaría algunas de las más importantes singularidades del comportamiento humano. Ni el lenguaje ni otras capacidades cognitivas dependen, de manera crucial, de la actividad de estas dos partes del cerebro, al menos no directamente. ¿Cuál sería entonces el verdadero significado funcional de las petalias? Se ha propuesto que la expansión del lóbulo occipital izquierdo es consecuencia del empuje producido por el ensanchamiento de otras zonas, principalmente parietales y temporales, que sí están más directamente vinculadas con el lenguaje. Pero falta comprobar de manera fehaciente que las personas con mayores petalias occipitales presenten realmente áreas del lenguaje parietotemporales de mayor tamaño.

Las petalias no son la única evidencia de asimetría en la superficie del cerebro humano. Siempre que se habla de asimetría

cerebral, se mencionan dos regiones de la corteza que tienen mucho que ver con el lenguaje humano: las áreas de Broca y de Wernicke. Éstas se localizan, en más del 95% de los humanos modernos, en el hemisferio izquierdo. Hace años se observó que los endocráneos de las especies del género *Homo*, incluidos los de *Homo habilis*, parecen presentar un ligero abultamiento en las partes correspondientes a ambas áreas, particularmente al área de Broca, lo que indicaría un crecimiento por encima de lo 'normal'. Estamos hablando de los ya clásicos estudios de Holloway et al, que se remontan a los años setenta del pasado siglo [20].

Sin embargo, el estado actual de la cuestión es que, en realidad, no podemos dar por zanjado que las áreas de Broca y Wernicke sean exclusivamente humanas, ya que se han observado áreas del cerebro de chimpancés y gorilas que podrían ser homólogas de aquéllas [21]. También se ha constatado que ya en estas especies se puede encontrar una cierta asimetría de esas áreas, con una mayor superficie en el lado izquierdo en comparación con el derecho. Una parte del área de Wernicke, por ejemplo, la conocida como plano temporal, presenta una marcada asimetría en el cerebro humano (es claramente mayor en el lado izquierdo), pero igualmente asimétrica se ha encontrado en el chimpancé [22]. Muy recientemente, además, se ha constatado la existencia del fascículo arqueado, que une las áreas de Broca y Wernicke, en macacos y chimpancés, si bien en el ser humano presenta un patrón distintivo al inervar una región mucho mayor en zonas parietotemporales cercanas al área de Wernicke [23]. Junto con el mayor desarrollo de las áreas de Broca y Wernicke, también se suele decir que podemos encontrar una cisura de Silvio mucho más larga y marcada en el hemisferio izquierdo como patrón distintivo de nuestro cerebro [19]. Sin embargo, los macacos también presentan este patrón.

No todos los autores están de acuerdo en que las áreas propuestas como homólogas de las de Broca y Wernicke en los grandes simios sean realmente tales, lo que las haría distintivas, de alguna manera, de nuestro cerebro. Además, las asimetrías halladas en esas especies no son tan marcadas como en la nuestra, de manera que, como ocurría con las petalias, mientras que las encontramos en la inmensa mayoría de los humanos, sólo se observan en poco más de la mitad de los individuos de otras especies.

No obstante, muchos de los estudios realizados recientemente con técnicas como la resonancia magnética no suelen encontrar que el volumen de las áreas de Broca y Wernicke en nuestro cerebro se aleje significativamente de lo que se encuentra en otras especies no humanas [9,10]. Además, la localización de las áreas de Broca y de Wernicke no está clara ni en el cerebro humano, ya que existe una gran variabilidad entre individuos incluso utilizando la medida más fidedigna, que suele ser un microscopio. ¡Cuán difíciles de localizar serán estas áreas en base a unos giros de la corteza cerebral que no son siempre sus límites reales y que tampoco dejan siempre una huella muy evidente en el endocráneo! Como está ocurriendo con tantas otras ideas consolidadas, la llegada de nuevas técnicas, junto con la aparición de más y más datos, acaban por matizar las afirmaciones más clásicas y categóricas. Faltaría además un estudio que compruebe si realmente el tamaño individual de las áreas de Broca y Wernicke tiene que ver con una mayor competencia lingüística. Sólo en el caso del plano temporal (parte del área de Wernicke) se ha comprobado una relación con la dominancia manual, pero nada más.

Para terminar este apartado, y por resumir de manera general, podemos extraer la idea, avalada por un consenso más o menos generalizado, de que áreas similares a las de Broca y Wernicke están presentes en los grandes simios, y de que ya en éstos parecen mostrar un cierto patrón de asimetría según el cual suelen ser mayores en el lado izquierdo que en el derecho, patrón que se hace mucho más acusado en los humanos, probablemente por su relación con el lenguaje.

EVIDENCIAS MICROSCÓPICAS

La corteza cerebral

El aumento del volumen cerebral en el género *Homo* ha consistido principalmente en un incremento de la corteza cerebral, que ha crecido tanto que constituye aproximadamente un 80% de nuestro cerebro. Es lógico, por tanto, que se crea que la gran mayoría de nuestras capacidades cognitivas más complejas depende en gran medida (si no totalmente) de la corteza. Sería la corteza cerebral lo que nos hace humanos, y hasta cierto punto esto es así.

Lo primero que encontramos cuando comparamos nuestra corteza cerebral con la del chimpancé o el gorila, dos de las especies genéticamente más cercanas a la nuestra, es que no hay áreas citoarquitectónicas (áreas de Brodmann) nuevas. Son prácticamente las mismas, hasta el punto de incluir las consabidas áreas de Broca y Wernicke para el lenguaje, las cuales, como ya hemos visto, se pueden encontrar incluso en el macaco y no parecen ser más grandes en el ser humano de lo que nos correspondería por motivos alométricos. Salvo excepciones, el aumento de la corteza cerebral parece haber supuesto el de todas las áreas citoarquitectónicas a la vez. Cuando comparamos nuestra corteza con la de los grandes simios también podemos constatar que su grosor, al contrario de lo que ocurre con su extensión, no ha aumentado en nuestra especie. Sus entre 2 y 5 mm de espesor son apenas poco más de lo que encontramos en un chimpancé.

Pero acabamos de mencionar que hay excepciones. Son ya varios los estudios que han confirmado que el área 10 de la corteza prefrontal presenta un aumento en nuestra especie mucho mayor de lo que cabría esperar para un cerebro de primate de nuestro tamaño. Los trabajos de diversos autores [24] demuestran no sólo que el área 10 es más grande, sino que, al parecer, existe una relación entre su tamaño y el funcionamiento cognitivo de los sujetos. Personas con un área 10 más grande obtienen mejores puntuaciones en determinadas pruebas que miden la capacidad del individuo para planificar y organizar su conducta. Mientras que la corteza, en general, es del orden de cuatro veces mayor en el hombre que en el chimpancé, el área 10 es seis veces mayor. Por lo tanto, ha habido un aumento desproporcionado de un área que tiene que ver con aspectos complejos de nuestra conducta, como veremos a continuación.

Los datos revisados por Schoenemann [24] demuestran igualmente que otras áreas de la región prefrontal cercanas al área 10 han aumentado también desproporcionadamente de volumen en nuestra especie, aunque no en el grado en el que lo ha hecho aquélla. Pero también hay excepciones al aumento alométrico de la corteza, aunque en sentido contrario: el área 13, muy cercana a la 10 y que tiene que ver con aspectos emocionales de la conducta social, sólo es 1,5 veces mayor en nuestra especie que la de un chimpancé. Es, por lo tanto, de un tamaño desproporcionadamente menor a lo esperado. Paradójicamente, esto vendría a indicar que quizá el área 13 no tenga mucha importancia

para lo que nos hace humanos. Y decimos que es paradójico porque el área 13 parece de capital importancia para muchos aspectos de la toma de decisiones dentro del ámbito personal y social, lo que últimamente se denomina 'inteligencia social' [25].

Considerando lo que hemos visto en la primera parte de este trabajo, que el lóbulo frontal en general no muestra un mayor volumen del esperado en términos alométricos, lo que nos están diciendo estos datos obtenidos con el microscopio es que, dentro de él, algunas áreas sí han aumentado desproporcionadamente, y que lo han hecho en detrimento de otras. Entre estas últimas debemos incluir no sólo el área 13, sino también las zonas motoras y premotoras del lóbulo frontal. Mirando el cerebro al microscopio, sin embargo, no se observa que en las regiones posteriores de la corteza (temporales y parietales) haya habido un aumento considerable en la extensión de ninguna de sus divisiones citoarquitectónicas, mientras que a escala macroscópica vimos en la primera parte de este trabajo que algunos autores hablan de un incremento significativo del tamaño del lóbulo temporal, del parietal, o de ambos. Cabe suponer, pues, que ese aumento de volumen de las partes posteriores de nuestro cerebro ha debido ser homogéneo, que ninguna de sus divisiones ha crecido notablemente más que las otras.

Interconexiones funcionales

La opinión más generalizada hasta hace poco, aunque errónea, era la de que el aumento de la extensión de la corteza en nuestro género ha consistido simplemente en un incremento del número de columnas corticales, manteniéndose el patrón dentro de cada columna básicamente idéntico en los primates y en el hombre. Con este mecanismo tan simple se habría acrecentado la extensión de las áreas en las que se divide nuestra corteza. Pero con independencia de si ha habido o no una variación en la organización interna de las columnas, sí parece cierto que el número de éstas se ha elevado considerablemente en nuestra especie. Y al haber más columnas, hay que hacer más conexiones, tanto entre las diversas zonas de la corteza como entre la corteza y otras zonas del cerebro o del sistema nervioso.

Pero se sabe que el aumento de conexiones no es proporcional al mayor número de neuronas o columnas de nuestra corteza. El número de conexiones aumenta, pero en general es algo menor de lo esperado, lo que ya de por sí supone una cierta reorganización cerebral. Además, el que unas áreas de la corteza hayan crecido más o menos que otras ha hecho variar también los patrones de conexión entre las distintas partes del cerebro. Esto se debe al principio del 'desplazamiento', propuesto por Deacon [26]. Según este principio, el desarrollo embrionario de cada parte del cerebro depende del de las otras partes con las que se conecta, de manera que, cuando dos partes del cerebro compiten entre sí en sus conexiones con otra parte del cerebro, la que envíe más axones será la que dirija con mayor eficacia la actividad de las neuronas de la zona contactada. Dicho de otra forma, las conexiones que vienen de la parte del cerebro más grande tendrán mayor probabilidad de permanecer tras los procesos de reajuste de las conexiones neuronales y apoptosis, en detrimento de las conexiones que vienen de la parte más pequeña, que ven reducido su número respecto a lo que debería haber sido si no hubiera habido competencia. De esta manera, las partes del cerebro que más hayan aumentado su volumen tenderán a tener más conexiones con otras partes del cerebro que las que les corresponderían por el mero incremento de su tamaño; lo contrario ocurre en aquellas partes del cerebro que tengan me-

nor tamaño. Esto, que se puede aplicar a lo que sucedería con un crecimiento desproporcionado de determinadas partes de la corteza en detrimento de otras, también se puede aplicar a la corteza como un todo, que también ha experimentado un crecimiento desproporcionado toda ella en comparación con otras partes del sistema nervioso. Por lo tanto, no sólo hemos aumentado el número de neuronas y sus conexiones, sino que además ambos fenómenos se han dado de manera diferente según la zona de la corteza, del cerebro o del sistema nervioso de la que estamos hablando.

En los últimos años, Oxnard ha demostrado que no sólo la corteza cerebral se ha expandido de manera desproporcionada en nuestra especie, sino que otra serie de núcleos y centros cerebrales también lo han hecho con ella, probablemente como consecuencia de la importancia de sus relaciones mutuas [27], importancia que vendría precisamente determinada por patrones de comportamiento específicos del ser humano. Este autor ha observado que el tamaño de una zona concreta del cerebro, sea o no de la corteza, está determinado, al menos en parte, por sus relaciones funcionales con otras áreas y que estas múltiples conexiones son mayores o menores en función del estilo de vida de la especie estudiada. Por ejemplo, determinadas zonas del sistema nervioso varían conjuntamente de tamaño en los murciélagos dependiendo de si éstos se alimentan de sangre o de fruta, ya que cada tipo de recurso alimenticio conlleva maneras y estrategias distintas de conseguirlo.

Entre los primates, Oxnard encuentra un patrón común según el cual la corteza, el estriado, el cerebelo y el diencefalo han aumentando conjuntamente su tamaño con relación a otras partes del sistema nervioso. Oxnard sugiere que estos cambios se deben a un estilo de vida basado en la importancia del uso de las extremidades superiores en estas especies, y la nuestra sigue este patrón. Sin embargo, en el humano se dan también unos patrones más específicos por los cuales algunas zonas del sistema límbico, como el septo o la corteza olfativa, así como el mesencefalo, podrían haber variado de tamaño con respecto a la corteza cerebral.

Los resultados de Oxnard muestran claramente que ha habido una reorganización dentro del sistema nervioso que no se debe a un mero aumento del volumen total del cerebro. Es más, los datos de Oxnard permiten entender que, si en un endocráneo se observan incrementos de volumen mayores en unas zonas que en otras (con independencia de que para nuestro género y nuestra especie falte aún un consenso acerca de si son los lóbulos temporales, los parietales, o ambos), lo que están reflejando esos aumentos particulares es que las diferentes conexiones de esas zonas con otras partes del cerebro están relacionadas con aspectos concretos del comportamiento de la especie, de su estilo de vida, y deben estar acompañados del crecimiento de otras partes del interior del cerebro que no vemos en un endocráneo.

Preuss [28] también ha encontrado más evidencias de reorganización cerebral en nuestra especie. Según este autor, las conexiones entre el tálamo y la corteza occipital han sufrido modificaciones importantes en el *Homo sapiens*. Concretamente, desde el tálamo se envía más información sobre el movimiento de los objetos en el espacio que en otras especies cercanas a la nuestra. Para Preuss esto sólo se puede deber a que estos cambios son el producto de la necesidad que tienen los humanos de analizar los rápidos movimientos de la boca que se producen durante el habla, junto con los movimientos de las manos que acompañan a ésta.

Queda claro, por lo tanto, que son muchas las evidencias de que nuestro cerebro no sólo ha aumentado de tamaño, y en unas partes más que en otras, sino que en él se ha dado una reorganización interna en cuanto a sus conexiones. El principio del desplazamiento de Deacon y los hallazgos de Oxnard o Preuss ponen de manifiesto que no todo ha sido acrecentar el número de neuronas y sus conexiones. Pero, como destacan Rakic y Kornack [6], durante el desarrollo embrionario el número de neuronas precede a la formación de las conexiones neuronales, de forma que el principal mecanismo de esa reorganización cerebral puede ser un simple cambio en el número de neuronas, sin que se necesiten genes adicionales que guíen las conexiones neuronales. Dicho de otra manera, sólo harían falta unos pocos cambios en los genes reguladores que determinan el número de ciertas neuronas en algunas partes del cerebro para tener todo un cerebro diferente, organizado de manera distinta. Una vez ha cambiado el número de neuronas en algunas partes del cerebro, lo demás puede seguir su curso con poca ayuda de los genes. Lo que nos hace humanos parece depender de mecanismos muy sencillos.

Columnas corticales

Hay más pruebas de que el aumento de volumen de nuestro cerebro ha ido unido a una reorganización interna que ha llegado a afectar incluso al interior de nuestras columnas corticales.

Un buen indicador de cuántos contactos tiene una neurona es el número de sus ramas dendríticas. En las dendritas de las células piramidales de la corteza se suelen observar también multitud de pequeñas protuberancias, las conocidas como 'espinas dendríticas', que también son un buen indicador del número de contactos que tiene una neurona. Los trabajos de Elston y De Felipe han demostrado que en nuestra corteza el número de ramas y espinas dendríticas de las neuronas piramidales de la capa III es mucho mayor en las regiones prefrontales que en otras partes de la corteza [29-31]. Entre ellas está el área 10 de Brodmann, que ha crecido desproporcionadamente en nuestra especie. A su vez, en otras zonas de la corteza relacionadas con procesos cognitivos complejos, como algunas áreas anteriores del lóbulo temporal, la arborización dendrítica y el número de espinas también es mayor que en otras zonas de la corteza dedicadas a aspectos cognitivos más básicos, como la percepción visual, en el lóbulo occipital, si bien no alcanzan la cantidad encontrada en las neuronas de la corteza prefrontal. Este patrón también se da de alguna manera en los macacos, pero, mientras que la arborización dendrítica y el número de espinas del lóbulo occipital apenas difieren entre el macaco y el hombre, las divergencias entre estas dos especies son grandes en el lóbulo temporal de asociación y muchísimo más en las regiones prefrontales. Lo interesante de estos hallazgos es que demuestran una reorganización cerebral que no es la consecuencia directa del aumento del volumen general de la corteza.

Es curioso observar que, como demostró el investigador español Marín-Padilla en la década de los setenta [32], las personas con retraso mental presentan una considerable reducción en el número de espinas dendríticas de las neuronas de la corteza cerebral. Ésta es una evidencia directa de que nuestras capacidades intelectuales, que tanto distinguen al ser humano, tienen relación con esas espinas dendríticas. Aunque aquí estamos hablando de diferencias dentro de una misma especie, los recientes descubrimientos de Haier [33] muestran también que la cantidad de sustancia gris de la corteza cerebral está muy relaciona-

da con la inteligencia general. Esto quiere decir que, si comparamos dos cerebros con un mismo volumen, con igual número de columnas corticales, el que tenga más neuronas en ese mismo volumen tendrá más posibilidades de ser el más inteligente. Por lo tanto, la cantidad de neuronas por columna cortical también puede variar, variación que se relaciona estrechamente con la inteligencia. Aunque estos datos explicarían principalmente la existencia de diferencias intelectuales entre individuos de una misma especie –de la especie humana, en particular–, ponen de manifiesto claramente que el número de neuronas por columna no es fijo. El anteriormente mencionado Preuss [28] considera precisamente que una de las principales diferencias entre el cerebro humano y el de otras especies es que en el nuestro ha aumentado el número de neuronas por columna, e insiste en el hecho de que éste varía mucho de unas zonas a otras de la corteza.

Esa multiplicación del número de neuronas por columna no tiene por qué ser necesariamente generalizada, es decir, no necesariamente se incrementan las neuronas de todas las columnas. Para empezar, el aumento habría sido mayor en las columnas de unas zonas de la corteza que en otras. Además, podría haber sido diferente para unos u otros tipos de neuronas dentro de una columna. De hecho, cuando se consideran las proporciones entre neuronas excitatorias e inhibitorias dentro de las columnas corticales, los estudios con distintos mamíferos, incluido el hombre, muestran notables diferencias entre especies, incluso cuando se comparan áreas que deberían ser idénticas en cuanto a este tipo de organización interna (por ejemplo, el área 17 del lóbulo occipital, o el área 10 en el frontal). Aunque hasta ahora estos estudios no incluyen ni grandes simios ni otros primates no humanos, sí podrían hacernos esperar la posibilidad de que al menos en algunas partes de la corteza humana existan combinaciones específicas de circuitos excitatorios (células piramidales y estrelladas) e inhibitorios (interneuronas) dentro de las columnas, combinaciones adaptadas a las particularidades de nuestro comportamiento. Y no sólo dentro de las columnas, ya que las interneuronas llamadas 'de doble buqué', ubicadas entre las columnas, también muestran diferencias en su forma, número y funcionamiento al comparar el cerebro del humano con el de otras especies [34].

Células 'en huso' o de von Economo

Se puede decir categóricamente que no existen neuronas específicas del ser humano. Absolutamente todas las piezas de la maquinaria de nuestro cerebro ya están presentes en otras especies. Hay, no obstante, neuronas que, sin serlo realmente, casi cumplen la condición de ser exclusivamente humanas y podrían ser una de las claves más relevantes a la hora de entender qué nos hace diferentes. Estas neuronas sólo están presentes en los grandes simios y en el hombre actual, y muy recientemente se ha descubierto que también aparecen en algunas especies de ballenas [35,36]. Se podría afirmar casi con toda seguridad que estuvieron también presentes en los cerebros de todos los miembros de nuestro género ahora extinguidos.

Hace unos años, el equipo de Hof [35] resaltó la importancia de las llamadas 'neuronas en huso', caracterizadas (como su nombre indica) por poseer un cuerpo celular muy alargado y que se va estrechando en los extremos. Como los mismos autores reconocieron, sin embargo, dichas células ya habían sido descritas mucho antes por von Economo, su descubridor, y por otros autores, incluido Ramón y Cajal, pero habían quedado relegadas al olvido. Hof y su equipo corroboraron la existencia de

dichas neuronas en los cerebros de unas especies que tuvieron un antepasado común hace unos 15 ó 20 millones de años: los humanos, los chimpancés, los gorilas y los orangutanes. Hasta el reciente descubrimiento por parte de este mismo equipo de investigadores de que las ballenas también presentan este tipo de neuronas, se creía que ninguna otra especie en el planeta las poseía.

Las neuronas en huso son simplemente una forma derivada de las células piramidales de la capa V de la corteza, pero se encuentran principalmente, aunque no exclusivamente, en un sitio muy concreto de la corteza: el cíngulo anterior (área 24 del mapa de Brodmann). Además, curiosamente, el volumen del cuerpo celular de las neuronas en huso aumenta de manera lineal con el volumen del cerebro, algo que no se observa en otras neuronas. También se han encontrado células en huso, aunque en menor medida, en la parte anterior de la ínsula y en el córtex orbitofrontal.

El cíngulo anterior es una parte filogenéticamente muy antigua, y se sabe que participa en la regulación de procesos fisiológicos tales como la presión arterial, la tasa cardíaca o la digestión. Pero en los seres humanos, y no sabemos si en otras especies, el cíngulo anterior interviene también de manera muy activa en la regulación de procesos cognitivos complejos. Así, se sabe de su participación en la atención voluntaria y en la valoración del grado de placer o desagrado que se puede esperar de una acción determinada. El cíngulo anterior desempeña un papel también en muchas otras facetas de nuestro comportamiento como, por ejemplo, el reconocimiento de expresiones faciales, las emociones intensas, la resolución de problemas difíciles, la detección de errores, las relaciones sociales, el autocontrol e incluso la autoconciencia [37].

Todas estas funciones del cíngulo anterior se podrían resumir diciendo que esta parte de nuestro cerebro está continuamente controlando y valorando las relaciones del individuo con su medio, particularmente aquellas que puedan afectar a su supervivencia y reproducción. Y lo hace explorando posibles reacciones emocionales en relación con nuestro comportamiento, sopesando los costes y ganancias emocionales de cada uno de nuestros actos. Si a esto añadimos que el homínido (considerando como tales a orangutanes, gorilas, chimpancés y humanos) que más neuronas en huso tiene es el ser humano, que esas neuronas sólo están presentes en muy contadas especies (los grandes simios y las ballenas), y que se encuentran casi exclusivamente en el cíngulo anterior, podemos darnos cuenta de que esta zona del cerebro es una parte importante de lo que nos hace humanos.

En este sentido, Allman et al [38] han propuesto recientemente que esta parte de la corteza, junto con el área 10, pueden ser parte de la clave de lo que nos hace humanos. Estos autores enumeran una serie de funciones en las que participa el área 10 y que la hacen particularmente relevante para las funciones del cíngulo anterior. Entre otras, destacan su papel en procesos de planificación y toma de decisiones, en los procesos de memoria, en la evaluación de las distintas recompensas o castigos que se puedan derivar de una acción, o en la formulación de estrategias de comportamiento.

Si bien es cierto que aún no se conoce en detalle cuáles son las zonas del cerebro con las que conectan las células en huso del cíngulo anterior, el equipo de Allman propone que, dadas las similitudes funcionales entre una y otra área, el principal destino de las células en huso deben ser las neuronas del área 10. El

cíngulo anterior y el área 10 constituirían, pues, un módulo de funcionamiento conjunto en el cual el primero controlaría o evaluaría la situación actual de premios y castigos, la situación actual de consecuencias agradables o desagradables de nuestro comportamiento en curso, mientras que el área 10 compararía esa situación actual evaluada por el cíngulo con experiencias pasadas y, basándose en esa comparación, decidiría qué comportamiento seguir.

El puesto de 'células que nos hacen humanos' que tenían hasta hace muy poco las células en huso lo han perdido en gran parte tras constatarse recientemente que varias especies de ballenas también las tienen [36], además, en abundante cantidad (hasta tres veces más que en nuestro cerebro). En las ballenas, al igual que en nuestra especie, estas neuronas se distribuyen principalmente en el cíngulo y en la parte anterior de la ínsula, aunque también se han podido encontrar en zonas en las que nuestro cerebro carece absolutamente de ellas. Según sus descubridores, sería un rarísimo caso de convergencia evolutiva. El antepasado común de cetáceos y primates vivió hace 95 millones de años, y se puede asegurar que no poseía este tipo de neuronas. Han debido surgir de manera independiente en el antepasado de los grandes simios y el hombre, hace 15 millones de años, y en el antepasado común a las especies de ballenas que las poseen, hace 30 millones de años. Hasta el momento no se han encontrado en otras especies de cetáceos, incluidos algunos delfines. Los mismos autores que las han descrito sugieren que estas neuronas podrían desempeñar un papel determinante en la gran complejidad de comportamiento de estos cetáceos, incluidas su gran inteligencia y su complicada red de relaciones sociales.

Neuronas espejo

En los últimos años está adquiriendo un papel muy relevante un tipo de neuronas que, aun no siendo exclusivas de un grupo muy minoritario de especies entre las que se encuentre la nuestra, pueden ser importantes a la hora de determinar las peculiaridades de nuestro comportamiento. Se trata de las conocidas como 'neuronas espejo', descubiertas casualmente por el grupo de Rizzolatti, de la Universidad de Parma, mientras registraba la actividad de las neuronas de la parte inferior del lóbulo frontal de un macaco, en la denominada área F5 y que corresponde aproximadamente a la parte más inferior del área 6 de Brodmann en el hombre (quizá también a parte del área 44) [39]. Dicha zona es eminentemente motora, por lo que el grupo de Rizzolatti se sorprendió enormemente cuando se activaron esas neuronas en el momento en que uno de los investigadores cogía alimento de una fuente cercana, y en ausencia total de movimiento por parte del macaco.

Las neuronas espejo son básicamente neuronas piramidales de ciertas zonas de la corteza cerebral, concretamente de la parte inferior del lóbulo frontal, así como de la parte inferior del lóbulo parietal, que se disparan tanto cuando los demás efectúan algún tipo de acción como cuando es uno mismo el que la realiza. Por tanto, se distinguen de otras neuronas no por su forma ni su tamaño, sino por su función.

Estas neuronas son, además, selectivas y producen una categorización de los actos en curso. No se activan ante cualquier movimiento visto en los demás, sino preferentemente por aquellos que se puedan categorizar, que se refieran a una acción concreta, como coger o romper algo, más que por la simple actividad de una parte aislada del cuerpo. Las neuronas espejo se activan cuando el macaco rasga una hoja de papel, cuando lo ve

hacer a una persona, e incluso cuando sólo oye el sonido de una hoja de papel que se rasga. Esto ha llevado a considerar que las neuronas en espejo codifican conceptos relativos a acciones (rasgar, romper, coger, tirar, etc.) y, de hecho, pueden ser muy selectivas a este respecto. Por ejemplo, algunas neuronas espejo pueden reaccionar al movimiento de coger una manzana para comérsela, pero no cuando se trata sólo de moverla a otro sitio.

Teniendo en cuenta estas características tan peculiares, se ha supuesto que estas neuronas tienen un importante papel en la imitación, en la comprensión de las acciones e intenciones de los demás, e incluso en nuestra capacidad para tener 'teoría de la mente' (comprender que los demás tienen una mente individual y pueden, por tanto, pensar de manera distinta a nosotros). Se ha dado a estas neuronas una importancia de tal magnitud que incluso se ha propuesto la posibilidad de que estén en el origen del lenguaje humano. Arbib [40] ha sido uno de los más acérrimos defensores de esta teoría según la cual, desde el sistema de neuronas espejo que ya poseen los macacos y cuya única misión sería en estos animales la de detectar acciones en los demás, se habría ido pasando paulatinamente por diversas etapas hasta llegar a nuestro lenguaje actual. Según esta propuesta, en los grandes simios este sistema ya habría podido usarse para la imitación de los otros y con la aparición de *Homo habilis* habría alcanzado la complejidad suficiente como para reconocer las intenciones de los demás [41]. En la transición entre *Homo habilis* y *Homo sapiens*, se habría ido transformando paulatinamente en un sistema para transmitir intenciones a los demás. Para que se produzcan todos estos cambios, se considera necesario que haya habido sucesivas mutaciones en el material genético de nuestros antepasados, a excepción del último paso, la aparición de nuestro lenguaje actual, que se originaría por el perfeccionamiento cultural de un sistema ya muy avanzado de comunicación que utilizaba principalmente los movimientos braquiomanuales, a la vez que empezaba a incorporar las vocalizaciones. Para estos autores, pues, el lenguaje humano moderno se originaría en un sistema de comprensión e imitación manual o braquiomanual antes que en un sistema de vocalizaciones, que se incorporarían más tarde.

La neuroglía

La importancia de las células gliales en el funcionamiento del cerebro se ha ido haciendo cada vez más evidente en las últimas décadas. Han pasado de ser células cuyo papel era meramente el de mantener, soportar y conservar a las neuronas, a tener un protagonismo importante en numerosos procesos, incluidos los sinápticos. A este respecto, cabe destacar que en la corteza cerebral humana, en comparación con la del chimpancé, se segrega hasta seis veces más cantidad de trombospondina, una proteína producida por los astrocitos y que facilita la formación de sinapsis [42].

Algunos estudios han demostrado una relación entre inteligencia y cantidad de sustancia blanca [33], asumiendo que ésta sería una medida, al menos indirecta, que permitiría estimar el número de axones existentes y, por tanto, de conexiones inter-neuronales. Ha sido una creencia generalizada hasta hace muy poco que la cantidad de sustancia blanca de nuestro cerebro había aumentado desproporcionadamente, lo cual estaría relacionado con un incremento, también desproporcionado, de las conexiones inter-neuronales. Sin embargo, como ha demostrado recientemente Sherwood [43], en nuestra especie, la cantidad de sustancia blanca y, por tanto, el número de conexiones no pare-

ce ser mayor de lo que cabe esperar en un cerebro del tamaño del nuestro, siempre siguiendo las leyes de la alometría. No obstante, no se puede descartar que, por el principio de desplazamiento de Deacon, las conexiones de ciertas zonas del cerebro no se hayan llevado una mayor cantidad del total, en virtud de su mayor tamaño. En esas zonas sí podría haberse producido un aumento desproporcionado de la cantidad de sustancia blanca, como parecen demostrar algunos hallazgos recientes respecto a la sustancia blanca prefrontal [44].

Sistemas de receptores

En los últimos años son ya varios los investigadores centrados en el sistema de receptores de las neuronas como fuente de conocimiento para la evolución de nuestro cerebro. Recientemente se ha observado que hay notables diferencias entre unas y otras especies animales en cuanto a la complejidad de estos sistemas de receptores y que el sistema de receptores humano es de los más complejos que podemos encontrar. Para algunos autores, como Grant [45], los cambios sufridos a lo largo de la evolución en el sistema de receptores de las neuronas pueden ser más importantes incluso que el aumento del volumen cerebral a la hora de explicar nuestras capacidades cognitivas. Esta propuesta, que es muy reciente, echaría por tierra la tradicional creencia de que los sistemas de receptores son muy similares en todas las especies. De hecho, podríamos estar ante una de las claves de nuestra evolución. Según estos autores, algunas clases de proteínas receptoras surgieron en momentos concretos de la evolución que precedieron (esto es lo relevante) a los aumentos de volumen de nuestro cerebro, como si la aparición de esas proteínas hubiera sido un requisito fundamental para el crecimiento del cerebro.

Por otra parte, todo el sistema implicado en los procesos de recepción de neurotransmisores parece hacerse más y más complicado a medida que pasamos de invertebrados a vertebrados y, dentro de éstos, según nos vamos aproximando a nuestra especie. Así, por ejemplo, un complejo fundamental para los procesos de aprendizaje y memoria, el NRC/MASCm, que incluye receptores de N-metil-D-aspartato (NMDA), se compone en los vertebrados de al menos 100 proteínas diferentes (entre receptores, canales y enzimas), que contribuyen conjuntamente a la totalidad del proceso de recepción del neurotransmisor. Sin embargo, en los invertebrados el número de proteínas implicadas en este complejo es mucho menor. Se ha comprobado en ratas que la pérdida selectiva (por manipulación genética) de determinadas proteínas que intervienen en estos intrincados sistemas de recepción puede alterar significativamente comportamientos específicos, como aprender tareas espaciales, sin que se afecte en absoluto la visión del animal. Además, es de destacar que la complejidad de los sistemas de recepción puede variar de una zona a otra del cerebro, así como dentro de la corteza, lo que daría a entender que se relaciona con aspectos funcionales del cerebro.

Para estos autores, por tanto, los sistemas de receptores se han ido haciendo cada vez más complejos a lo largo de la evolución, hasta hacer posible la existencia de los complicados circuitos neuronales que subyacen a nuestras capacidades cognitivas.

Por otra parte, Zilles [46] ha encontrado diferencias notables entre los mamíferos en el tipo de receptores neuronales dependiendo de la zona del cerebro. No se refiere este autor a la complejidad de todo el sistema de proteínas que intervienen en la recepción, sino tan sólo a las diferencias en las cantidades de receptores específicos para un tipo de neurotransmisor u otro. Las

comparaciones realizadas por Zilles entre el macaco y el humano han dado lugar a la constatación de diferencias muy interesantes. Por ejemplo, mientras que en las células de algunas capas del hipocampo del macaco hay abundancia de receptores específicos para algunos neurotransmisores (como el ácido kaínico, o el tipo muscarínico M2 para la acetilcolina), este patrón no se da en el humano, en el cual, por el contrario, se observa en esas células la presencia de receptores que no se encuentran en el macaco, como los receptores para el ácido γ -aminobutírico (GABA).

También se han encontrado notables diferencias en la proporción de unos y otros tipos de receptor entre las distintas zonas de la corteza cerebral de una misma especie. Muchas de esas diferencias son comunes al macaco y al hombre, y definirían lo que Zilles llama 'unidades funcionales' dentro de la corteza, es decir, zonas con un tipo similar de función. Un buen ejemplo es la especial abundancia de receptores muscarínicos M2 para la acetilcolina en las zonas perceptivas de la corteza para el tacto (área 3 del mapa de Brodmann), el oído (área 41) y la vista (área 17). Para Zilles, pues, el análisis de estas diferencias a lo largo de la corteza puede poner de manifiesto la exis-

tencia de principios de organización corticales relacionados con sistemas complejos.

Al respecto, Zilles encuentra que las áreas 10 y 11 de Brodmann formarían una unidad funcional muy distinta, por sus receptores, del resto del cerebro. Lo que las diferencia es una particular combinación en la cantidad de diversos receptores para los neurotransmisores glutamato, GABA, acetilcolina, serotonina y dopamina. Esta unidad funcional, sin embargo, existe tanto en el macaco como en el hombre. La única unidad funcional que parece específica del ser humano está situada en la parte inferior del lóbulo parietal y abarca parte de las áreas 2 y 5, así como la totalidad de las áreas 39 y 40. En el macaco, estas zonas no constituyen una unidad funcional independiente, ya que cada una de ellas forma parte, por separado, de otras unidades funcionales cercanas. Es importante reseñar aquí que esa unidad funcional, que es propia del ser humano, al menos al compararlo con el macaco, coincide en gran medida con la parte posterior del sistema de las neuronas espejo, lo que constituiría de alguna manera una evidencia de que entre el macaco y el hombre dicho sistema realmente ha cambiado.

BIBLIOGRAFÍA

1. Jerison HJ. Evolution of the brain and intelligence. New York: Academic Press; 1973.
2. Jerison, H.J. The study of primate brain evolution: where do we go from here? In Falk D, Gibson KR, eds. Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex. Cambridge: Cambridge University Press; 2001. p. 305-37.
3. Gibson KR, Rumbaugh D, Beran M. Bigger is better: primate brain size in relationship to cognition. In Falk D, Gibson KR, eds. Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex. Cambridge: Cambridge University Press; 2001. p. 79-97.
4. Striedter GF. Précis of principles of brain evolution. Behav Brain Sci 2006; 29: 1-36.
5. Schoenemann PT, Budinger TF, Sarich VM, Wang WSY. Brain size does not predict general cognitive ability within families. Proc Natl Acad Sci U S A 2000; 97: 4932-7.
6. Rakic P, Kornack DR. Neocortical expansion and elaboration during primate evolution: a view from neuroembryology. In Falk D, Gibson KR, eds. Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex. Cambridge: Cambridge University Press; 2001. p. 30-56.
7. Finlay BL, Darlington RB, Nicastro N. Developmental structure in brain evolution. Behav Brain Sci 2001; 24: 283-308.
8. Holloway RL, Broadfield DC, Yuan MS. The human fossil record. Vol 3. Brain endocasts. The paleoneurological evidence. New York: Wiley-Liss; 2004.
9. Semendeferi K, Damasio H. The brain and its main anatomical subdivisions in living hominoids using magnetic imaging. J Hum Evol 2000; 38: 317-32.
10. Semendeferi K, Lu A, Schenker N, Damasio H. Humans and great apes share a large frontal cortex. Nat Neurosci 2002; 5: 272-6.
11. Weaver, AH. Reciprocal evolution of the cerebellum and neocortex in fossil humans. Proc Natl Acad Sci U S A 2005; 102: 3576-80.
12. Martín-Loeches M. La mente del Homo sapiens. Madrid: Aguilar; 2008.
13. Bruner E, Manzi G, Arsuaga JL. Encephalization and allometric trajectories in the genus Homo: Evidence from Neandertal and modern lineages. Proc Natl Acad Sci U S A 2003; 100: 15335-40.
14. Friederici AD, Fiebach CJ, Schlesewsky M, Bornkessel ID, von Cramon DY. Processing linguistic complexity and grammaticality in the left frontal cortex. Cereb Cortex 2006; 16: 1709-17.
15. Lieberman DE, McBratney BM, Krovitz G. The evolution and development of cranial form in Homo sapiens. Proc Natl Acad Sci U S A 2002; 99: 1134-9.
16. Leask SJ, Crow TJ. Word acquisition reflects lateralization of hand skill. Trends Cogn Sci 2001; 5: 513-6.
17. Falk D. Evolution of the primate brain. In Henke W, Tattersall I, eds. Handbook of Paleoanthropology, Vol. 2: Primate evolution and human origins. New York: Springer Verlag; 2007.
18. Gillisen E. Structural symmetries and asymmetries in human and chimpanzee brains. In Falk D, Gibson KR, eds. Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex. Cambridge: Cambridge University Press; 2001. p. 187-215.
19. Tzourion N, Nkanga-Ngila B, Mazoyer B. Left planum temporale surface correlates with functional dominance during story listening. Neuroreport 1998; 9: 829-33.
20. Bruner E. Fossil traces of the human thought: paleoneurology and the evolution of the genus Homo. Journal of Anthropological Sciences 2003; 81: 29-56.
21. Aboitiz F, García R, Bosman C, Brunetti E. Cortical memory mechanisms and language origins. Brain Lang 2006; 98: 40-56.
22. Gannon PJ, Holloway RL, Broadfield DC, Braun AR. Asymmetry of chimpanzee planum temporale: humanlike pattern of Wernicke's brain language area Homolog. Science 1998; 282: 220-2.
23. Rilling JK, Glasser MF, Preuss TM, Ma X, Zhao T, Hu X, Behrens TEJ. The evolution of the arcuate fasciculus revealed with comparative DTI. Nat Neurosci 2008; 11: 426-8.
24. Schoenemann PT. Evolution of the size and functional areas of the human brain. Annual Reviews in Anthropology 2006; 35: 379-406.
25. Goleman D. Inteligencia social: la nueva ciencia de las relaciones humanas. Barcelona: Kairós; 2006.
26. Deacon TW. Rethinking mammalian brain evolution. Am Zool 1990; 30: 629-705.
27. Oxnard CE. Brain evolution: mammals, primates, chimpanzees, and humans. Int J Primatol 2004; 25: 1127-58.
28. Preuss TM. The discovery of cerebral diversity: an unwelcome scientific revolution. In Falk D, Gibson KR, eds. Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex. Cambridge: Cambridge University Press; 2001. p. 138-64.
29. Elston GN, Benavides-Piccione R, DeFelipe J. The pyramidal cell in cognition: a comparative study in human and monkey. J Neurosci 2001; 21: 1-5.
30. Elston GN. Cortex, cognition and the cell: new insights into the pyramidal neuron and prefrontal function. Cereb Cortex 2003; 13: 1124-38.
31. DeFelipe J, Alonso-Nanclares L, Arellano JI. Microstructure of the neocortex: comparative aspects. J Neurocytol 2002; 31: 299-316.
32. Marín-Padilla M. Pyramidal cell abnormalities in the motor cortex of a child with Down's syndrome. J Comp Neurol 1976; 167: 63-82.
33. Haier RJ, Jung RE, Yeo RA, Head K, Alkire MT. Structural brain variation and general intelligence. Neuroimage 2004; 23: 425-33.
34. Ballesteros I, Muñoz A, Contreras J, González J, Rodríguez-Vega E, DeFelipe J. Double bouquet cell in the human cerebral cortex and a comparison with other mammals. J Comp Neurol 2005; 486: 344-60.
35. Nimchinsky EA, Gilissen E, Allman JM, Perl DP, Erwin JM, Hof PR. A neuronal morphologic type unique to humans and great apes. Proc Natl Acad Sci U S A 1999; 96: 5268-73.
36. Hof PR, van der Gucht E. Structure of the cerebral cortex of the humpback whale, Megaptera novaeangliae (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae). Anat Rec (Hoboken) 2007; 290:1-31.

37. Devinsky O, Morrell MJ, Vogt BA. Contributions of anterior cingulate cortex to behaviour. *Brain* 1995; 118: 279-306.
38. Allman J, Hakeem A, Watson K. Two phylogenetic specializations in the human brain. *Neuroscientist* 2002; 8: 335-46.
39. Rizzolatti G, Buccino G. The mirror neuron system and its role in imitation and language. In Dehaene S, Duhamel JR, Hauser MD, Rizzolatti G, eds. *From monkey brain to human brain*. Cambridge MA: MIT Press; 2005. p. 213-34.
40. Arbib MA. From monkey-like action recognition to human language: an evolutionary framework for neurolinguistics. *Behav Brain Sci* 2005; 28: 105-67.
41. Rizzolatti G. What happened to *Homo habilis*? (language and mirror neurons). *Behav Brain Sci* 1998; 21: 527-8.
42. Cáceres M, Suwyn C, Maddox M, Thomas JM, Preuss TM. Increased cortical expression of two synaptogenic thrombospondins in human brain evolution. *Cereb Cortex* 2007; 17: 2312-21.
43. Sherwood CC, Stimpson CD, Raghanti MA, Wildman DE, Uddin M, Grossman LI, et al. Evolution of increased glia-neuron ratios in the human frontal cortex. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2004; 103: 13606-11.
44. Schoenemann PT, Sheelan MJ, Glotzer LD. Prefrontal white matter volume is disproportionately larger in humans than in other primates. *Nat Neurosci* 2005; 8: 242-52.
45. Balter M. Brain evolution studies go micro. *Science* 2007; 315: 1208-11.
46. Zilles K. Evolution of the human brain and comparative cyto- and receptor architecture. In Dehaene S, Duhamel JR, Hauser MD, Rizzolatti G, eds. *From monkey brain to human brain*. Cambridge MA: MIT Press; 2005. p. 41-56.

THE EVOLUTION OF THE BRAIN IN THE GENUS HOMO: THE NEUROBIOLOGY THAT MAKES US DIFFERENT

Summary. Introduction. *For the most part, what makes us different from other animal species is comprised within our brain. However, there is no single factor, no singular reason accounting for the difference between our brain and others; rather, differences appear multiple. Development and conclusions. Here we perform an up-to-date review of the main divergences between ours and other species' brains, which might be explaining the singularities of our behavior. When brain volume is on focus, it can be appreciated that our brain is certainly large both in relative and absolute terms, being also the case that some subdivisions of the prefrontal regions, as much as the parietal or temporal lobes appear notably increased in size relative to other brain areas. Also at variance with other species, our brain is consistently more asymmetric. But differences also involve the cellular level. In this regard, they have been reported different and peculiar proportions of neurons both within and between cortical columns, as much as certain types of neurons (like fusiform and mirror neurons) that, even if they are not exclusively human, they display in our species peculiar quantitative and functional features. Finally, neuronal receptor systems seem to exhibit exclusively human traits that might be crucial to understanding some of the singularities of the evolution of our brain. [REV NEUROL 2008; 46: 731-41]*

Key words. Brain. Cognition. Evolution.