
DARWIN Y LA FACULTAD (NO TAN) HUMANA DEL LENGUAJE

GUILLERMO LORENZO

ABSTRACT. For Darwin, the human faculty of language was an ideal field for applying the evolutionary mechanism of sexual selection. Furthermore, he saw the song of birds as a perfect candidate to establish a line of continuity between language and the rest of the organic world. Recent molecular findings have revitalized both theses. This article reviews the question from a historiographic point of view and it offers some remarks concerning the parallelism of language and birdsong evolution from the perspective of current evo-devo biology.

KEY WORDS. Darwin, faculty of language, birdsong, sexual selection, FOXP2 gene, evolutionary developmental biology.

1. EL RUISEÑOR, EL GIBÓN Y EL HOMBRE

Darwin sostuvo una visión naturalista sobre el lenguaje ¹, al que consideraba un “instinto” de la especie humana (Darwin 1871: 20, 54) modelado por el mecanismo de “selección sexual” ², es decir, la proliferación de las características de los individuos más aventajados en el acceso a parejas y en la consumación de contactos reproductivos ³. En concreto, el lenguaje evolucionó, en su opinión, “gradualmente” (Darwin 1871: 20) a partir de primitivas formas de vocalización utilizadas como “reclamo sexual” (Darwin 1871: 91-92; 1872: 114-115). Al ser sumamente frecuente este tipo de vocalizaciones en la naturaleza (Darwin 1871: 480), Darwin conseguía de este modo establecer una línea de “continuidad” entre el lenguaje y el comportamiento del resto de los animales, conjurando así uno de los argumentos más fuertes relativos a la aparente excepcionalidad humana dentro del mundo orgánico: “Creemos —concluyó tranquilizadoramente— que la facultad del lenguaje articulado no ofrece seria objeción a la hipótesis de que el hombre descienda de una forma anterior” (Darwin 1871: 96).

Darwin era consciente de que su idea recibiría especial crédito al documentar este tipo de comportamiento entre los primates que suponía más

Departamento de Filología Española (Área de Lingüística), Universidad de Oviedo, España.
/ glorenzo@uniovi.es

próximamente emparentados con el hombre. Por esta razón señaló al gibón como un organismo idóneo para justificar su práctica por parte de un antepasado común no demasiado lejano en el tiempo ⁴. De todos modos, los organismos con los que Darwin podía más claramente fundamentar la acción de la selección sexual sobre el desarrollo de formas complejas de vocalización no eran realmente los primates, sino los pájaros, a cuyos cantos dedicó de hecho una especial atención (Darwin 1871: parte II; capítulo XVIII ⁵). En ellos vio razones para considerarlos muy próximos a las capacidades verbales de los humanos, como su carácter en parte innato y en parte aprendido, la existencia de una fase equiparable al balbuceo infantil o la diversidad geográfica a que sus manifestaciones suelen estar sujetas, incluso en el caso de una misma especie ⁶.

El argumento a través del cual Darwin estableció la relación evolutiva entre el lenguaje y otras formas de comportamiento vocal se puede reconstruir y resumir del siguiente modo:

1. Encontramos habilidades de tipo cuasi-musical ampliamente difundidas entre los animales (ejemplarmente las aves, pero también algunos primates), lo que da cuenta de su carácter ancestral. El lenguaje, por el contrario, es un atributo exclusivo del ser humano y, por tanto, una novedad evolutiva que acaso surge con la propia especie ⁷.
2. No obstante, puesto que no faltan en el lenguaje propiedades de tipo musical (como el carácter discreto o articulado de las señales, el empleo de la tonalidad y el ritmo, etc.) puede sostenerse que se trata un desarrollo natural de aquel tipo de habilidades ancestrales ⁸.
3. Por último, la asociación de esas vocalizaciones con estados emocionales especialmente intensos (los relacionados con el deseo, la competencia y la consumación sexuales) podría a su vez explicar su transformación en representaciones de tales estados y la emergencia de una primitiva facultad simbólica relacionada con el sexo. Ésta habría servido como base o modelo para un posterior simbolismo de alcance o propósito general ⁹.

Además, Darwin sintió la necesidad de acompañar su idea con algunas tesis auxiliares que, pese a su carácter evidentemente problemático, demuestran que no deseaba plantearla como una simple intuición y que era consciente de las dificultades a que se enfrentaba. En este sentido, se sintió inclinado a destacar la importancia que pudo tener en el proceso de evolución del lenguaje la imitación y modificación de los sonidos captados por el hombre en la naturaleza (Darwin 1871: 91) o los efectos hereditarios del uso y desuso de los órganos implicados (Darwin 1871: 92 ¹⁰). Con estas tesis sería posible justificar, por ejemplo, la inexistencia de este tipo de habilidades en especies mucho más próximas al hombre que las aves (acaso efecto del desuso en algún antepasado común) y su reaparición

entre los miembros de la especie humana (acaso efecto de la revitalización de una habilidad latente a partir de la observación e imitación de las vocalizaciones realizadas por otras especies).

En resumen, Darwin creyó conseguir con todas estas ideas vincular el lenguaje con otras capacidades presentes en el mundo orgánico desde tiempos ancestrales, abrir una importante franja temporal para asegurar su evolución gradual y justificarlo como una respuesta adaptativa (o “preadaptativa”, teniendo en cuenta su posterior diversificación funcional) a la presión sexual existente en las primeras poblaciones de humanos ¹¹. De este modo, Darwin ajustó a todos y cada uno de los puntos de su programa un rasgo especialmente desafiante para la consecución de una de sus más ambiciosos proyectos: el de explicar la naturaleza humana como un resultado más de la evolución de las especies.

2. PINZONES, GENES Y DISFASIAS

La relación evolutiva que Darwin adivinaba entre el canto de los pájaros y el lenguaje humano se ha visto nuevamente revitalizada, por razones obviamente insospechables para él, cuando celebramos el doscientos aniversario de su nacimiento. En el año 2001 fue identificado por primera vez un gen, conocido como *FOXP2*, relacionado más allá de cualquier duda con el desarrollo de las capacidades lingüísticas humanas (Lai, et al. 2001). Tal conclusión resultó posible gracias a la identificación años antes de un grupo familiar con un alto grado de prevalencia de un trastorno no exclusiva, pero sí centralmente, relacionado con diversas disfunciones lingüísticas (dificultades con el control fino de las articulaciones, algunos aspectos de la morfología productiva, etc.) (Gopnik 1997 ¹²). Una pauta de herencia típicamente mendeliana (prevalencia del trastorno en el cincuenta por ciento de los miembros de la familia e idéntica distribución en hombres y mujeres) ya había hecho pensar en la mutación de un gen autosómico y dominante, pero sólo la aparición de un afectado por el mismo trastorno ajeno al mencionado grupo familiar y portador de una disrupción en una región del cromosoma 7 (7q31) permitió la identificación entre los afectados del grupo originalmente estudiado de una mutación característica en esa misma región. Rápidamente se sucedieron estudios sobre las diversas estructuras orgánicas en que se expresa el gen (entre otras, el corazón, los pulmones o los intestinos ¹³), sobre su expresión en el cerebro (concretamente en los ganglios basales, el cerebelo y el cortex frontal ¹⁴), sobre su historia evolutiva (los cuales ponen de manifiesto su carácter altamente conservador ¹⁵), y sobre la compleja red de regulación en que participa (éstos aún relativamente escasos ¹⁶).

No obstante, uno de los hallazgos más sorprendentes de toda esta nueva industria científica en torno a *FOXP2* ha resultado ser la constata-

ción de que el gen homólogo (FoxP2) se relaciona en el caso de algunos pájaros con la adquisición social de los cantos, ya sea durante un periodo crítico juvenil (como en el caso de los pinzones), ya sea estacionalmente con la llegada de cada nuevo periodo de celo (como en el caso de los canarios). Se ha verificado, además, que dicha función se relaciona fundamentalmente con los niveles de expresión del gen en la llamada Área X, un componente del circuito cerebral anterior vinculado al aprendizaje del canto, la cual forma parte de la estructura homóloga a los ganglios basales humanos, en los que, como señalamos arriba, también que se expresa *FOXP2* (Haesler, et al. 2004, Jarvis 2004, Teramitsu, et al. 2004, Scharff & Haesler 2005, White & Teramitsu 2006, Haesler, et al. 2007, Rochefort, et al. 2007, Miller, et al. 2008 ¹⁷). En estas especies de pájaros el canto sirve como un reclamo por parte de los machos y como un estímulo para la disponibilidad hormonal y comportamental de las hembras con relación al sexo y la maternidad (Okanoya 2002 ¹⁸). Con todos estos datos sobre la mesa, la resurrección de una “peligrosa idea” más de Darwin parece lo suficientemente justificada.

3. DOS COMENTARIOS A VUELA PLUMA

Las ideas de Kazuo Okanoya representan probablemente la más completa reconstrucción del rompecabezas que todas estas piezas plantean. En su opinión, la sintaxis humana evolucionó con independencia del aspecto semántico o simbólico del lenguaje (efectivamente ausente en las vocalizaciones de los pájaros ¹⁹), a través de un proceso gradual mediado por la selección sexual de las combinaciones de vocalizaciones y gestos desplegados en los ritos de cortejo. La conexión con los sistemas simbólicos probablemente encargados de la representación del medio sólo habría tenido lugar con posterioridad, dando lugar a la sustitución de aquellos gestos y vocalizaciones rituales con unidades significativas y la consecuente semantización de las combinaciones resultantes (Okanoya 2002). Los datos aportados en la sección anterior llevan a concluir que, dada la implicación de una base genética y anatómica semejante, este proceso evolutivo no puede considerarse como un simple caso de convergencia evolutiva entre capacidades análogas, sino un ejemplo de auténtico paralelismo en la evolución de habilidades realmente homólogas. Quisiera concluir esta colaboración aportando dos comentarios al respecto, los cuales respaldan en parte, pero también en parte cuestionan, el tipo de escenario evolutivo antevisto por Darwin y desarrollado por Okanoya a propósito de los orígenes evolutivos del lenguaje humano.

El primer comentario tiene que ver con la inexistencia de formas más o menos complejas de sintaxis con algún reflejo en el comportamiento, comunicativo o no, de los primates más próximamente emparentados con

los humanos. ¿Representa esta discontinuidad un desafío para el escenario evolutivo que acabamos de presentar con relación al lenguaje? La respuesta nos la proporciona la moderna biología evolucionista del desarrollo (evo-devo²⁰). Pájaros y humanos pueden haber desarrollado independientemente habilidades de tipo combinatorio complejas, reclutando y modificando mínimamente la misma red de regulación genética ancestral de la que *FOXP2* forma parte. En la misma medida en que puede hablarse de la transmisión en herencia de tales sistemas de desarrollo, puede, asimismo, afirmarse que con ellos se transmite todo un capital de potencialidades que, lógicamente, podrán hacer su aparición efectiva aquí o allá dentro de líneas de descendencia filética en permanente diversificación. Estaríamos, pues, ante un caso de “homología profunda” o, por utilizar la feliz expresión de Gould (2002), de “paralelismo de los generadores subyacentes”, un modelo que justifica plenamente las posibles intermitencias en la expresión del sistema de desarrollo en rasgos con los que potencialmente correlaciona.

El segundo comentario, con la que quiero cerrar este breve homenaje a Darwin, introduce una nota algo más crítica: ¿resulta realmente necesario asumir un escenario de selección sexual si queremos dar por buenos los claros paralelismos entre la evolución del canto de los pájaros y la evolución del lenguaje humano? Mi opinión en este caso es negativa. Okanoya (2002) ha destacado que las emisiones de las diferentes especies de pinzones que ha estudiado, pese a su diferente grado de complejidad, son en todos los casos analizables como secuencias generables por un autómata de estados finitos (FSA), por tanto, mediante un tipo de procesamiento que sólo permite relacionar linealmente las unidades combinadas²¹. En las emisiones lingüísticas, en cambio, las unidades se agrupan y establecen relaciones jerárquicas y a larga distancia, lo que lleva a analizarlas como secuencias generables mediante un autómata con una pila de memoria de trabajo ampliada relativamente potente (PDA+). Existe un verdadero salto cualitativo entre uno y otro tipo de procesamiento, lo que significa: (1) que el sistema PDA+ no puede ser visto como una simple acumulación de modificaciones a partir del sistema FSA, el cual no requiere una verdadera memoria de trabajo; y (2) que no resulta por tanto obvio que el atractivo que Okanoya atribuye a las secuencias generables mediante un autómata de tipo FSA sea directamente trasladable a secuencias que suponen un verdadero salto generativo con relación a aquellas.

Balari y Lorenzo (2009a, 2009b) sostienen que el acceso a modelos combinatorios de complejidad creciente se obtiene evolutivamente mediante la prolongación en el desarrollo individual de determinadas fases del crecimiento del córtex, en el cual sitúan el componente de memoria de trabajo de los diferentes tipos de sistema de procesamiento. Señalan, asimismo, que si bien las perturbaciones sobre los mecanismos que los

desarrollan pueden tener lugar de manera gradual, la aparición de cada uno de los tipos de procesamiento debe, sin embargo, ser visto como un caso de “emergencia” (una novedad orgánica en sentido cualitativo) en determinados “puntos críticos” dentro de la serie (continua) de perturbaciones subyacentes ²². Tal visión, claramente justificable por el carácter muy limitado y discontinuo de dichos tipos de sistemas de procesamiento ²³, impide asumir que cada uno de ellos garantice el mismo tipo de ventajas adaptativas asociado a sistemas de menor complejidad computacional (se relacionen éstas con la selección sexual, con la natural o con ambas). Finalmente, Balari y Lorenzo (2009a) entienden que la función de *FOXP2* en el desarrollo de estos sistemas de procesamiento, aunque diste de estar clara, guarda probablemente relación con la interacción entre su componente de memoria, localizado en el córtex, y el componente generador de patrones, localizado en los ganglios basales ^{24 25}. Asumiendo la corrección de este extremo, las mutaciones humanas del gen habrían servido para robustecer tal interacción en un escenario de amplificación del potencial de memoria del sistema, independientemente de los efectos prácticos asociados. La motivación sexual de todo este proceso de evolución a través del desarrollo resulta, en definitiva, una tesis auxiliar dudosa y, dado el carácter costoso de cualquier tipo de adaptación, en principio evitable.

Quisiera concluir diciendo que esta escéptica nota final no cuestiona en absoluto la desbordante imaginación científica de Charles Darwin que, doscientos años después de su nacimiento, sigue inspirando, sea por la vía de la confirmación, de la corrección parcial o de la refutación, muchas de nuestras mejores ideas sobre la naturaleza humana.

NOTAS

- 1 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 Ciencia e Innovación (Gobierno de España) con financiación parcial FEDER.
- 2 Véase Pinker (1994) sobre la consideración del lenguaje como un "instinto" por parte de Darwin. Lorenzo (2001: Apéndice) matiza la afirmación de Pinker en el sentido de que Darwin fuese el primero en hacerlo.
- 3 Con diferentes matices, la aplicación del mecanismo de selección sexual al caso del lenguaje ha sido defendida recientemente en Ridley (1993), Deacon (1997), Miller (2000) y Mithen (2006). Véase Lorenzo (2006: Capítulo 3) a propósito de las limitaciones de la idea para explicar el diseño del lenguaje como resultado de la evolución natural.
- 4 Véase en Geissmann (2000) un análisis de las propiedades formales y utilidad de los cantos de los gibones, así como algunas reflexiones sobre su posible conexión evolutiva con la música.
- 5 La tendencia a comparar el lenguaje humano y el canto de los pájaros viene en realidad de muy lejos y cuenta con una amplísima tradición. Ya en el IV a.c., el maestro taoísta Zhuang Zi hacía la siguiente observación: "La palabra no está hecha sólo de aire / la palabra tiene un decir, / pero lo que dice no es nunca fijo. / ¿En verdad existen las palabras? / ¿En verdad se diferencian del piar de los pájaros?" (Zhuang Zi. *Los capítulos interiores*. Madrid, Trotta, 1998, p.47; traducción de Pilar González España y Jean Claude Pastor-Ferrer). En la tradición occidental, Aristóteles atribuía a algunas aves estar en posesión de una forma de lenguaje, lo que para él significaba la coordinación entre la voz obtenida con los órganos respiratorios y la actividad de la lengua (*Acerca del alma; Partes de los animales; Historia de los animales*). Siguiendo casi literalmente sus observaciones, encontramos también comentarios sobre el "lenguaje" de las aves en otros autores de la antigüedad clásica como Lucrecio (*La naturaleza*), Plinio el Viejo (*Historia natural*), Plutarco (*Sobre la astucia de los animales*), Claudio Eliano (*Historia de los animales*) o Filón de Alejandría (*Sobre los animales*). Montaigne (*Apología de Ramón Subiuda*) y Leibniz (*Nuevos Ensayos sobre el entendimiento humano*) se encuentran entre los que retoman la cuestión en tiempos algo más recientes. En el siglo XVIII, el escocés Lord Monboddó (James Burnett) defendía directamente que la observación del canto de los pájaros por parte del hombre estaba en el origen de la música y el lenguaje (*The Origin and Progress of Language*). Se trata, obviamente, de una relación de autores no exhaustiva.
- 6 "Ofrecen gran analogía con el lenguaje los sonidos emitidos por las aves, porque todos los individuos de la misma especie emiten los mismos gritos instintivos como expresión de sus emociones, y todos los pájaros que cantan ejercitan instintivamente la facultad que poseen; pero sus trinos, y aun las notas con que llaman, las aprenden de sus padres o nutricios, y como ha probado Daines Barrington, estos sonidos son más innatos en ellos que lo que es el lenguaje en el hombre'. Los primeros ensayos del ave que empieza a cantar pueden compararse al imperfecto 'balbuceo del niño'. Los machos continúan por diez u once meses practicando, o como dicen los aficionados, tomando el aire, y sus primeros ensayos sólo muestran los rudimentos de los futuros gorjeos. Empero, a medida que el pajarillo crece, nos deja percibir adónde intentan llegar, y luego decimos que ya redondea su canto. Las aves

que por casualidad aprenden en el nido el canto de otras aves, como los canarios del Tirol, enseñan y transmiten a su prole las nuevas modulaciones y las ligeras diferencias naturales ofrecidas en el canto por las aves de la misma especie que habitan distintas comarcas pueden compararse a los dialectos provinciales, así como los cantos de las especies afines, aunque distintas, a las lenguas de las diversas razas humanas" (Darwin 1871: 91). Véanse algunas aproximaciones recientes a estas cuestiones en Aronov, et al. (2008) y Todt & Hultsch (2002).

- 7 "Al tener nosotros toda clase de razones para suponer que el lenguaje articulado es una de las últimas adquisiciones del hombre, al par que la más grande, y como la facultad instintiva de emitir notas musicales y ritmos existe aun entre los animales más bajos de la escala, sería contrario en un todo al principio de la evolución si admitiéramos que la capacidad musical del hombre se desarrolló de las cadencias empleadas en el lenguaje apasionado" (Darwin 1871: 480).
- 8 "Tenemos que suponer que el ritmo y las cadencias de la oratoria se derivaron de anteriores facultades musicales desarrolladas. Así podemos explicarnos por qué música, baile, canto y poesía son artes tan antiguas. Aún podemos ir más lejos [...] y sospechar que los sonidos musicales fueron una de las bases del desarrollo del lenguaje" (Darwin 1871: 480).
- 9 "El hombre primitivo o, mejor, alguno de los primitivos progenitores del lenguaje humano, hizo, según todas las probabilidades, uso de su voz produciendo cadencias musicales, o sea, cantando, como lo hacen hoy en día algunos gibones; y de analogías muy generalmente extendidas podemos deducir que esta facultad fue ejercida muy especialmente durante la época del celo, en que ambos sexos se buscan, siendo entonces más particular la expresión de emociones tan varias como las del amor, celotipia, triunfo, etc., así como para desafiar rivales. Es, pues, probable que la imitación de los gritos musicales, por medio de sonidos articulados, haya podido engendrar palabras expresando diversas emociones" (Darwin 1871: 91-92). "Los individuos de muchos tipos de animales llaman sin cesar al sexo opuesto durante época de celo, y en no pocos casos el macho consigue atraer o excitar a la hembra. Tal como intenté demostrar en *El origen del hombre*, este parece haber sido sin duda el uso más primitivo y la causa del desarrollo de la voz. [...] El hábito de emitir sonidos musicales se desarrolló en principio como medio de cortejo en los primitivos antecesores del hombre, llegándose a asociar así con las más fuertes emociones que eran capaces de sentir, como el amor ardiente, la rivalidad y el triunfo. [...] A partir de este hecho, y por analogía con otros animales, he llegado a pensar que los progenitores del hombre usaron quizá tonos musicales antes de que alcanzaran la facultad del lenguaje articulado" (Darwin 1872: 114-115).
- 10 "No abrigamos la menor duda de que el lenguaje debe su origen a la imitación y modificación de varios sonidos naturales, de la voz de otros animales y de los mismos gritos instintivos del hombre, ayudados de gestos y señas particulares" (Darwin 1871: 91). "[...] Reforzando y perfeccionando conforme al principio de los efectos hereditarios del uso, lo cual, sin género de duda alguno, debió también influir en la facultad del hablar" (Darwin 1871: 92).
- 11 Aunque la explicación evolutiva del lenguaje ha sido un tema tabú para la lingüística teórica, prácticamente hasta la última década del siglo XX, una interesante excepción es el caso del lingüista danés Otto Jespersen, quien además hizo propias las tesis darwinista sobre la relación evolutiva entre el

- canto de algunos animales y el lenguaje, y sobre la motivación sexual de las más primitivas formas de lenguaje. Véase Jespersen (1922).
- 12 En el capítulo sexto de Lenneberg (1967) se puede encontrar ya una síntesis de los principales estudios realizados hasta ese momento sobre la afectación de trastornos lingüísticos en grupos familiares y entre gemelos, los cuales apuntaban ya claramente en la dirección que se ha visto confirmada en esta primera década del siglo XXI.
 - 13 Shu *et al.* (2001).
 - 14 Ferland *et al.* (2003), Lai *et al.* (2003), Liégeois *et al.* (2003) y Takahashi *et al.* (2003).
 - 15 Enard *et al.* (2002), Krause *et al.* (2007), Coop *et al.* (2008) y Benítez Burraco *et al.* (2008).
 - 16 Spiteri *et al.* (2007). Véase Benítez Burraco (2009) como síntesis actualizada de toda la información reunida hasta el momento sobre *FOXP2*, así como las clarificadoras interpretaciones de Longa (2006) y Piattelli-Palmarini & Uriagereka (en prensa).
 - 17 *FOXP2* se ha relacionado además con las vocalizaciones por ultrasonidos de los ratones (Shue *et al.* 2005, Fujita *et al.* 2008) y con la ecolocación de los murciélagos (Li *et al.* 2007). Véase Uriagereka (2007) para una interpretación de toda esta bibliografía desde el punto de vista de su relación con el lenguaje humano.
 - 18 Véase además Ding & Perkel (2002), Gale & Perkel (2005), Sasaki *et al.* (2006), Cornil *et al.* (2008) y Huang & Hessler (2008) acerca de las abundantes similitudes desde un punto de vista neuro-químico.
 - 19 Véase Marler (1989).
 - 20 Véase Hall (1999), Carroll (2005) o Minelli (2007).
 - 21 Todt & Hultsch (1998) concluyen lo mismo con relación al canto, más complejo aún, de los ruiseñores.
 - 22 Sobre el concepto de “emergencia de punto crítico”, véase Reid (2007).
 - 23 Muy esquemáticamente: (1) sistemas regulares, aptos para el procesamiento de relaciones lineales (FSA); (2) sistemas insensibles al contexto, aptos además para el procesamiento de relaciones jerárquicas (PDA); (3) sistemas sensibles al contexto, aptos además para el procesamiento de relaciones a distancia (PDA+); y (4) sistemas irrestrictos, aptos para cualquier tipo de procesamiento, aunque no realizables naturalmente (Máquina Turing). Véase Hopcroft & Ullman (1979) y Weir (1994).
 - 24 Lieberman (2006).
 - 25 Williams (1966).

REFERENCIAS

- Aronov, D., Andalman, A.S. y Fee, M.S. (2008), "A specialized forebrain circuit for vocal babbling in the juvenile songbird", *Science* 230: 630-634.
- Balari, S. y Lorenzo, G. (2009a), "Computational phenotypes: Where the theory of computation meets Evo-Devo", *Biolinguistics* 3(1): 2-60.
- Balari, S. y Lorenzo, G. (2009b), "Pere Alberch's developmental morphospaces and the evolution of cognition", *Biological Theory* 4(4): en prensa.
- Benítez-Burraco, A. (2009), *Genes y lenguaje. Aspectos ontogenéticos, filogenéticos y cognitivos*. Barcelona: Reverté.
- Benítez-Burraco, A., Longa V. M., Lorenzo, G. y Uriagereka, J. (2008), "Also sprach Neanderthalis... or did she?", *Biolinguistics* 2.2-3: 225-232.
- Carroll, S.B. (2005), *Endless Forms Most Beautiful. The New Science of Evo-Devo*. New York: Norton & Company.
- Coop, G., Bullaughey, K., Luca, F. y Przeworski, M. (2008), "The timing of selection at the human FOXP2 gene". *Molecular Biology and Evolution* 25/7: 1257-1259.
- Cornil, C.A., Castelino, C.B. y Ball, G.F. (2008), "Dopamine binds -adrenergic receptors in the song control o zebra finches (*Taeniopygia guttata*)", *Journal of Chemical Neuroanatomy* 35: 202-215.
- Darwin, Ch. (1871), *El origen del hombre y la selección en relación al sexo*. Madrid: Edaf [1989].
- Darwin, Ch. (1872), *La expresión de las emociones en los animales y en el hombre*. Madrid: Alianza [1984].
- Deacon, T. (1997), *The Symbolic Species. The Co-Evolution of Language and the Human Brain*. London: Penguin.
- Ding, L. y Perkel, D.J. (2002), "Dopamine modulates excitability of spiny neurons in the avial basal ganglia", *Journal of Neuroscience* 22: 5210-5218.
- Enard, W., Przeworski, M., Fischer, S.E., Lai, C.S., Wiebe, V., Kitano, T., Monaco, A.P. y Pääbo, S. (2002), "Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language", *Nature* 418: 868-872.
- Ferland, R.J., Cherry, T.J., Preware, P.O., Morrissey, E.E. y Walhs, Ch.A (2003), "Characterization of FOXP2 and FOXP1 ARNm and protein in the developing and mature brain", *Journal of Comparative Neurology* 460(2): 266-279.
- Fujita, E., Tanabe, Y., Shiota, A., Ueda, M. Suwa, K., Momoi, M.Y. y Momoi, T. (2008), "Ultrasonic vocalization impairment of *Foxp2* (R552H) knocking mice related to speech-language disorder and abnormality of Purkinje cells", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 3117-3122.
- Gale, S.D., y Perkel, D.J. (2005), "Properties of dopamine release and uptake in the songbird basal ganglia", *Journal of Neurophysiology* 93: 1871-1879.
- 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 (MA): The MIT Press, pp. 103-123.
- Gopnik, M. (ed.) (1997), *The Inheritance and Innateness of Grammars*. Oxford: Oxford University Press.
- Gould, S.J. (2002), *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge (MA): Belnap Press.
- Haesler, S., Wada, K., Nshdejan, A., Morrissey, E., Lints, T., Jarvis, E. D. y Scharff, C. (2004), "*Foxp2* expression in avian vocal learners and non-learners", *The Journal of Neuroscience* 24: 3164-3175.

- Haesler, S., C. Rochefort, Georgi, B. Licznarski, P., Osten, P. y Scharff, C. (2007), "Incomplete and inaccurate vocal imitation after knockdown of FoxP2 in songbird basal ganglia nucleus Area X", *PLoS Biology* 5(12): e321.
- Hall, B.K. (1999), *Evolutionary Developmental Biology. Second edition*. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Hopcroft, J.E. y J.D. Ullman (1979), *Introduction to Automata Theory, Languages, and Computation*. Reading (MA): Addison Wesley.
- Huang, Y.C. y Hessler, N.A. (2008), "Social modulation during songbird courtship potentiates midbrain dopaminergic neurons", *PLoS ONE* 3(10): e3281.
- Jarvis, E.D. (2004), "Learned bird song and the neurobiology of human language", *Annuary of the New York Academy of Sciences* 1016: 749-777.
- Jespersen, O. (1922). *Language. Its Nature, Development and Origin*. London: George Allen & Unwin Ltd. [1964].
- Krause, J., Lalueza-Fox, C., Orlando, L., Enard, W., Green, R. E., Burbano, H. A., Hublin, J.-J., Hänni, 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", *Current Biology* 17(21): 1908-1912.
- Lai, C.S., Fisher, S.E., Hurst, J.A., Vargha-Khadem, F. y Monaco, A.P. (2001), "A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder", *Nature* 413: 519-523.
- Lai, C.S., Gerrelli, D., Monaco A.P., Fisher, S.E., y Copp, A.J. (2003), "FOXP2 expression during brain development coincides with adult sites of pathology in a severe speech and language disorder", *Brain* 126: 2455-2462.
- Lenneberg, E. (1967), *Biological Foundations of Language*. New York: Wiley.
- Li, G., Wang, J., Rossiter, S. J., Jones, G. y Zhang, S. (2007), "Accelerated FoxP2 evolution in echolocating bats", *PLoS ONE* 2(9): e900.
- Lieberman, P. (2006), *Toward an Evolutionary Biology of Language*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Liégeois, F., Badelweg, T., Connelly, A., Gadian, D.G., Mishkin, M. y Vargha-Khadem, F. (2003), "Language fMRI abnormalities associated with FOXP2 gene mutation", *Nature Neuroscience* 6(11): 1230-1237.
- Longa, V.M. (2006), "Sobre el significado del descubrimiento del gen FOXP2", *Estudios de Lingüística. Universidad de Alicante* 20: 177-207.
- Lorenzo, G. (2001), *Comprender a Chomsky. Introducción y comentarios a la filosofía chomskyana sobre el lenguaje y la mente*. Madrid: Antonio Machado Libros.
- Lorenzo, G. (2006), *El vacío sexual, la tautología natural y la promesa minimalista. Ensayos de biolingüística*. Madrid: Antonio Machado Libros.
- Marler, P. (1998), "Animal communication and human language", in N.G. Jablonski y L.C. Aiello (eds.), *The Origin and Diversification of Language*. San Francisco: Memoirs of the California Academy of Sciences 24, pp. 1-19.
- Miller, G. (2000), *The Mating Mind. How Sexual Choice the Evolution of Human Nature*. New York: Anchor Books [2001].
- Miller, J.E., Spiteri, E., Condro, M.C., Dosumu-Johnson, R.T., Geschwind, D.H. y White, S.A. (2008), "Birdsong decreases protein levels of FoxP2, a molecule required for human speech", *Journal of Neurophysiology* 100(4): 2015-2025.
- Minelli, A. (2007), *Forms of Becoming. The Evolutionary Biology of Development*. Princeton and Oxford: Princeton University Press [2009].
- Mithen, S. (2006), *The Singing Neanderthals. The Origins of Music, Language, Mind, and Body*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Okanoya, K. (2002), "Sexual display as a syntactic vehicle: The evolution of syntax in birdsong and human language through sexual selection", in A.

- Wray (ed.), *The Transition to Language*. Oxford: Oxford University Press, pp. 46-64.
- Piattelli-Palmarini, M. y Uriagereka, J. (en prensa), "A geneticist's dream, a linguist's nightmare: The case of FOXP2", in A.M. Di Sciullo y C. Aguero (eds.), *Biolinguistic Investigations*. Cambridge: Mass. The MIT Press.
- Pinker, S. (1994), *El instinto del lenguaje*. Madrid: Alianza Psicología Minor [1995].
- Reid, R.G.B. (2007), *Biological Emergences. Evolution by Natural Experiment*. Cambridge (MA): The MIT Press.
- Ridley, M. (1993), *The Red Queen. Sex and the Evolution of Human Nature*. New York: Perennial.
- Rocheffort, C., He, X., Scotto-Lomassese, S. y Scharff, C. (2007), "Recruitment of FoxP2-expressing neurons to area X varies during song development", *Developmental Neurobiology* 67(6): 809-17.
- Sasaki, A., Sotnikova, T.D., Gainetdinov, R.R. y Jarvis, J.D. (2006), "Social context-dependent singing-regulated dopamine", *Journal of Neuroscience* 26: 9010-9014.
- Scharff, C. y Haesler, S. (2005), "An evolutionary perspective on FoxP2: strictly for the birds?", *Current Opinion in Neurobiology* 15: 694-703.
- Shu, W., Cho, J. Y., Jiang, Y., Zhang, M., Weisz, D., Elder, G. A., Schmeidler, J., De Gasperi, R., Gama Sosa, M. A., Rabidou, D., Santucci, A. C., Perl, D., Morrosey, E. y Buxbaum, J. D. (2005), "Altered ultrasonic vocalization in mice with a disruption in *Foxp2* gene", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 9643-9648.
- Shu, W., Yang, H., Zhang, L., Lu, M.M. y Morrissey, E.E. (2001), "Characterization of a new family of winged helix/forkhead (Fox) genes that are expressed in the lung and act as transcriptional repressors", *Journal of Biological Chemistry* 276: 27488-27497.
- Spiteri, E., Konopka, G., Coppola, G., Bomar, J., Oldham, M. Ou, J., Vernes, S. C., Fisher, S. E., Ren, B. y Geschwind, D. H. (2007), "Identification of the transcriptional targets of FOXP2, a gene linked to speech and language, in developing human brain", *American Journal of Human Genetics* 81: 1144-1157.
- Takahashi, K., Liu, F.-Ch., Hirokawa, K. y Takahashi, H. (2003), "Expression of FOXP2, a Gene Involved in Speech and Language, in the Developing and Adult Striatum", *Journal of Neuroscience Research* 73(1): 61-72.
- Teramitsu, I., Kudo, L.C., London, S.E, Geschwind, D.H. y White S.A. (2004), "Parallel FoxP1 and FoxP2 expression in songbird and human brain predicts functional interaction", *Journal of Neuroscience* 24: 3152-3163.
- Todt, D. y Hultsch, H. (1998), "How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory", *Biological Cybernetics* 79: 487-500.
- Todt, D. y Hultsch, H. (2002), "Social aspects of vocal learning and song use in birds", *Proceedings of the 23rd International Ornithological Congress, Beijing*. Vol. 3, pp. 112-118.
- Uriagereka, J. (2007), "What songbirds, dancing, and knot-tying can tell us about why we speak", *Seedmagazine.com* [september 25].
- Weir, D. (1994), "Linear iterated pushdowns", *Computational Intelligence* 10: 431-439.
- White, S. y Teramitsu, I. (2006), "FoxP2 regulation during unidirectional singing in adult songbirds", *Journal of Neuroscience* 26: 7390-7394.
- Williams, G.C. (1966), *Adaptation and Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.