CARACTERIZACIÓN NEUROANATÓMICA Y NEUROFISIOLÓGICA DEL LENGUAJE HUMANO

Antonio Benítez Burraco

Dep. de Lengua Española, Lingüística
y Teoría de la Literatura
Universidad de Sevilla

I. Introducción

Tradicionalmente la descripción de las bases anatómicas del lenguaje ha estado ligada al análisis de patologías caracterizadas por trastornos del lenguaje de diversa naturaleza y cuyo origen se encontraba en la presencia de lesiones cerebrales de extensión y localización diversas. Este tipo de estudios permitió establecer una dicotomía fundamental en lo que atañe a la organización de los centros lingüísticos cerebrales, que proviene de los trabajos seminales realizados por Wernicke y Lichtheim a finales del siglo xix, y que implicaría la existencia de una región anterior, involucrada en la representación motora de las palabras, y una región posterior, donde se localizaría la representación auditiva de las mismas (Martin 2003). De una manera u otra esta dicotomía ha estado presente hasta la actualidad en la descripción neuroanatómica del lenguaje y se habría terminado resolviendo básicamente mediante la distinción entre una región anterior, implicada en el procesamiento sintáctico y la ejecución motora del habla, y una posterior, responsable del procesamiento semántico (Caramazza y Berndt 1978); una tercera zona, la circunvolución angular, completaría este cuadro general, y sería la encargada del procesamiento fonológico y de la decodificación de los grafemas en fonemas durante el proceso de lectura (Neville y Bavelier 1998).

Este modelo tradicional ha sido cuestionado a la luz de los resultados obtenidos mediante dos categorías metodológicas diferentes. Por un lado, han

Revista Española de Lingüística, 35,2, 2006, págs. 461-494.

comenzado a realizarse análisis neuroanatómicos y conductuales individualizados de pacientes disfásicos, atendiendo especialmente a la caracterización específica de los déficit lingüísticos que presentan cada uno de ellos, prefiriendo evitar, de esta manera, una aproximación clínica tradicional, basada en la definición de un síndrome (como resultado de la homogeneización de los trastornos observados en un conjunto de individuos afectados) y en la adscripción de cada paciente a cada una de las categorías clínicas así definidas (Caramazza y McCloskey 1988). En particular, esta aproximación metodológica ha permitido establecer de forma progresiva que los déficit lingüísticos asociados desde siempre a las afasias tradicionales se deben realmente a la disfunción de áreas corticales (y aun subcorticales) más extensas, tanto en lo concerniente a la afasia de Broca (Mohr y otros 1978), como en lo que atañe a la de Wernicke (Dronkers y otros 2000). Por otro lado, la aplicación de técnicas de análisis no invasivas, como la tomografía por emisión de positrones (PET), la obtención de imágenes mediante resonancia magnética nuclear (fMRI), la medición de potenciales cerebrales relacionados con eventos (ERPs), la electroencefalografía (EEG) o la magnetoencefalografía (MEG) ha proporcionado una información adicional (y, sobre todo, mucho más precisa) a la obtenida a partir del análisis anatómico y conductual de los individuos afectados por algún tipo de trastorno lingüístico. A pesar de las dificultades que entraña en ocasiones el diseño de tareas experimentales que permitan aislar funciones cognitivas específicas mediante esta metodología (cf. Norris y Wise 2000), la conclusión fundamental obtenida a partir de los estudios realizados mediante este tipo de técnicas es sustancialmente la misma, a saber, que los centros encargados del procesamiento lingüístico no son homogéneos, sino que se organizarían como una red difusa de subcentros, cada uno de los cuales sería responsable del procesamiento de componentes específicos del lenguaje. Consecuentemente, estos subcentros neuronales podrían describirse con mayor propiedad en términos de su especialización lingüística, de manera que aquellos componentes del lenguaje (fonología, semántica, sintaxis) contarían, en principio, con un correlato estructural y funcional en lo que atañe a la organización cerebral. Y lo que es aún más significativo: cada uno de estos procesos (lingüísticos) puede a su vez fraccionarse, en el sentido de que circuitos neuronales diferentes se encargarían de aspectos distintos de los mismos.

II. La necesidad de un nuevo modelo y la cuestión de la modularidad

Tal como ponen de manifiesto las evidencias discutidas hasta el momento, parece cada vez más obvio que es necesario ampliar nuestra descripción de la localización de los centros lingüísticos más allá de la región del córtex perisilviano del hemisferio izquierdo (esto es, las áreas de Broca y Wernicke, situadas en torno a la cisura de Silvio), para contemplar el reclutamiento recurrente que la actividad lingüística hace de circuitos neuronales adicionales, que alcanza, en último término, a regiones cerebrales que se consideraban encargadas, en principio, de tareas no lingüísticas, produciéndose de esta manera un complejo patrón de asociación entre diferentes áreas corticales y subcorticales. Además, resulta especialmente interesante constatar cómo este reclutamiento progresivo no tiene un carácter aleatorio. Este último extremo se pone en evidencia de forma muy significativa en el caso del procesamiento semántico. Así, en general, las regiones que se activan durante el procesamiento de las palabras se encuentran localizadas en las proximidades de aquellas otras encargadas de la percepción de los atributos característicos de los objetos que dichas palabras designan, como su aspecto o su utilidad (Martin y otros 1995), de forma que los circuitos neuronales responsables del almacenamiento de conceptos no lingüísticos serían muy parecidos a (o, incluso, se solaparían parcialmente con) los implicados en la percepción de los objetos por ellos codificados (Nobre y Plunkett 1997, Lieberman 2002 y fig. 1), hecho que ya habría sido apuntado desde el campo de la psicología.

La forma en que tiene lugar este tipo de reclutamiento entronca necesariamente con la cuestión de la pertinencia de la modularidad como modelo descriptivo de la organización (anatómica y funcional) de la cognición (cf. Fodor 1983). Si la participación de determinados circuitos neuronales en tareas de procesamiento lingüístico no es constante ni obligada, sino que depende de la naturaleza del mensaje que es preciso codificar o decodificar, ¿dónde se encuentra, entonces, localizado el lenguaje? ¿Es posible, en este caso, establecer una relación biunívoca entre determinadas estructuras cerebrales y ciertos componentes del lenguaje, como se venía haciendo con la primitiva dicotomía anatómica establecida en el caso de las áreas de Broca y Wernicke, que implicaba también desde un primer momento una dicotomía funcional entre sintaxis y semántica? Aceptar la validez de un modelo estrictamente modular de la cognición en la descripción del lenguaje implicaría que, en determinadas circunstancias, podría producirse la disfunción del componente lingüístico y la conservación funcional del resto de los módulos cognitivos, como sucedería,

por definición, con los trastornos específicos del lenguaje (TEL; en inglés, *specific linguistic impairment*, SLI) (Bishop 1997) o, a la inversa, en los trastornos que se manifiestan en una disminución de las habilidades no lingüísticas que deja inalterado el lenguaje (Smith 1999). Algunos autores extenderían esta modularidad incluso a sus diferentes componentes, de forma que se habrían descrito diversos síndromes que comprometerían, por ejemplo, el acervo léxico del individuo, pero no su capacidad sintáctica (Sieratzki y Woll 2002), o viceversa (Smith y Tsimpli 1995).

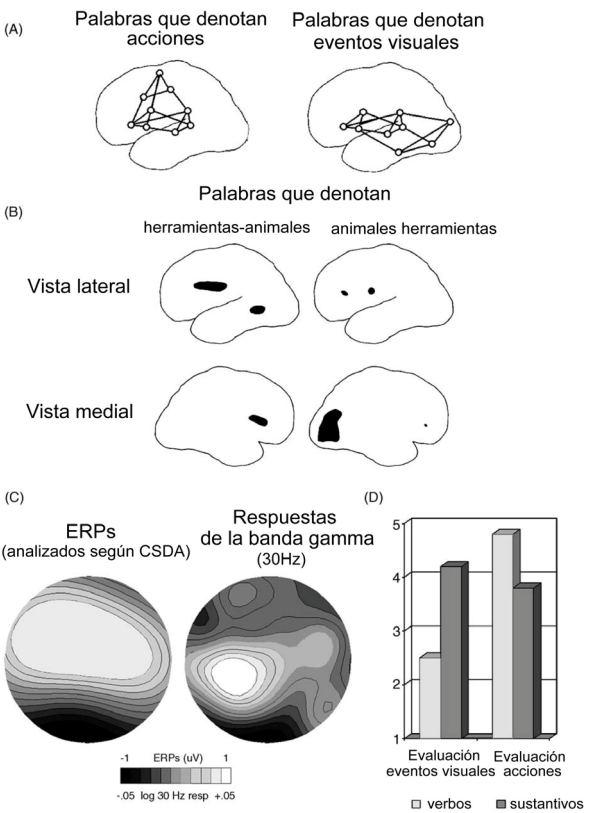

Figura 1. (A) Las asociaciones que mantienen las palabras con eventos visuales o con acciones puede rastrearse a nivel histológico en el hecho de que las redes funcionales que las sustentan se localizan más allá de las áreas perisilvianas asociadas tradicionalmente al lenguaje, alcanzando las áreas temporo-occipitales y frontocentrales, asociadas, respectivamente, a la visión y al control motor. Consecuentemente, la topografía cortical de las redes funcionales responsables

del procesamiento de las palabras que pueden asociarse primariamente a fenómenos visuales sería diferente de la correspondiente a las palabras asociadas principalmente a acciones. (B) Diferencias en la actividad metabólica cerebral en respuesta al procesamiento de sustantivos que denotan animales o herramientas, tal y como se observan en experimentos en los que se propone al sujeto que asigne un nombre a diferentes imágenes que se le muestran. Mientras que los sustantivos que se refieren a herramientas activan preferentemente una zona del córtex premotor y una parte de la región medial de la circunvolución temporal, los sustantivos que designan animales activan preferentemente diversas áreas del córtex occipital. (C) Diferencias electrofisiológicas detectadas en el procesamiento de sustantivos y verbos en un experimento de decisión léxica en dos puntos de medida, situados, respectivamente, en un área aneja al córtex motor y en una zona por encima del córtex visual. Las respuestas de la banda γ correspondientes al intervalo de los 30 Hz eran superiores en la zona próxima al córtex motor cuando los verbos denotaban acciones, mientras que eran mayores en el área situada por encima del córtex visual cuando se trataba de sustantivos con una asociación visual significativa. Diferencias parecidas se obtienen también cuando se emplean como técnica de análisis los ERPs. Los potenciales se analizaron según la metodología del Análisis de Densidad de Fuente Actual (*Current Source Density Analysis*, CSDA). (D) Los experimentos conductuales revelan que los sustantivos indujeron potentes asociaciones visuales, mientras que los verbos se relacionaron fundamentalmente con las acciones. Adaptado de Pulvermüller 2002.

A falta de una caracterización exacta de las bases moleculares y neurofisiológicas que dan lugar a este tipo de trastornos del lenguaje, se viene produciendo inevitablemente desde hace décadas una reevaluación permanente del alcance fenotípico de los mismos y, en consecuencia, de su capacidad de validación de uno u otro de los modelos que se han propuesto sobre la organización de la cognición humana. Así, determinados investigadores han sugerido que una revisión de la sintomatología de la mayoría de las afecciones que, en principio, revisten un carácter exclusivamente lingüístico, desvelaría que también conllevan una disfunción de otras habilidades cognitivas o que tienen una base cognitiva más general (Nobre y Plunkett 1997), incluso en el caso del TEL (Joanisse y Seidenberg 1998, Leonard 1998). Y esto sería válido, igualmente, en lo que concierne a los diferentes componentes del lenguaje, puesto que también la reciente revisión de las evidencias psicolingüísticas proporcionadas por el análisis de los pacientes afectados por diferentes tipos de disfasias parece cuestionar las disociaciones que, supuestamente, existirían entre los hipotéticos módulos lingüísticos, en particular, la disociación paradigmática entre sintaxis y semántica en las afasias de Broca y Wernicke (Kaan y

Swaab 2002). De la misma manera, los datos proporcionados por las técnicas de imagen no invasivas parecen descartar un modelo estrictamente modular del lenguaje (y de la cognición en general). Es cierto que la capacidad resolutiva de este tipo de técnicas no permite rechazar de forma concluyente la posibilidad de que dentro de las áreas que parecen ser multifuncionales pueda existir alguna clase de disociación histológica entre diferentes tipos celulares y/o circuitos neuronales encargados de procesos lingüísticos específicos, si bien parece preferirse la hipótesis de trabajo de que la especialización podría ser meramente funcional, de forma que los diferentes aspectos del procesamiento lingüístico se deberían a la actividad coordinada de determinados circuitos especializados en la respuesta ante determinados estímulos y en la generación de determinadas respuestas (Kaan y Swaab 2002).

Por otro lado, no hay nada en la propia naturaleza de los circuitos neuronales que obligue a postular la existencia de una organización neuronal compleja (e independiente) como base de un comportamiento complejo como es el lenguaje, como parecen confirmar los modelos conexionistas de organización neuronal (Nobre y Plunkett 1997). Asimismo, no debería obviarse que, debido probablemente a limitaciones de tipo metodológico, la información proporcionada por las técnicas de neuroimagen durante la ejecución de determinadas tareas lingüísticas podría no corresponderse exactamente con lo que denominamos funciones o componentes funcionales del lenguaje (procesamiento fonológico, flexión, etc.), sino únicamente con una representación visual de dichas tareas. En todo caso, actualmente resulta también desconocido cómo aquellas funciones surgirían de la coordinación de los procesos de computación que llevan a cabo redes de neuronas activas (Kosik 2003). Y, finalmente, si la capacidad lingüística humana es innata, como desde hace tiempo se viene sosteniendo desde el propio ámbito de la Lingüística (Lightfoot 1983, Chomsky 1986, Jackendoff 2002), la modularidad del lenguaje debería responder a la existencia de un programa genético específico, que sería el encargado de regular el desarrollo y el funcionamiento de los circuitos neuronales existentes en los supuestos centros del lenguaje. Los genes que integrarían este programa se caracterizan ante todo por su inespecificidad en dos sentidos: por un lado, en el hecho de que la mayor parte se han identificado a partir de individuos en los que no sólo estaba afectada su competencia lingüística (total o parcialmente), sino también otras funciones cognitivas; por otro lado, en el sentido de que aquellos genes que se clonaron inicialmente a partir de individuos en los que sólo el lenguaje parecía hallarse afectado se expresan también en estructuras cerebrales que no parecen participar en el lenguaje, o, incluso, en tejidos ajenos al propio sistema nervioso (*FOXP2* sería un caso paradigmático [Lai y otros 2001]).

Probablemente, a los problemas que parece plantear el concepto de modularidad no sea ajena también una limitación de tipo conceptual, a saber, nuestra aparente necesidad de definir las estructuras cerebrales (pero también los genes o las neuronas) en términos funcionales, cuando esta definición resulta a todas luces incapaz de aprehender su naturaleza interactiva, es decir, cuando parece complicado aislar una función en un sistema que no es funcionalmente discreto; o dicho de otra manera, cuando la adscripción de una supuesta función a cada una de las unidades de dicho sistema parece exceder o no cubrir por completo (pero nunca ajustarse exactamente) a lo que dichas unidades hacen realmente *in vivo* (Kosik 2003).

III. Modularidad y ontogenia: el desarrollo funcional de los centros del lenguaje

El debate acerca del carácter modular de la mente se ha extendido al propio desarrollo ontogenético. Aunque cada vez existe un corpus mayor de trabajos relacionados con el proceso de emergencia del lenguaje, también es cierto que el análisis de las transiciones entre diversas modalidades de gramáticas infantiles es complejo y, en todo caso, no parece sino confirmar que las propiedades generales inferidas para la gramática adulta (el genotipo lingüístico) están ya presentes en ellas o, cuando menos, que las propiedades de las primeras no entran en confrontación con las de las segundas (Lightfoot 1983, págs. 172-184). Si para determinados lingüistas «los datos procedentes de las gramáticas infantiles son probablemente de menor utilidad que el análisis de las gramáticas maduras» (Lightfoot 1983, pág. 184), ¿qué es lo que puede aportar la neurociencia acerca del proceso de maduración de los centros neuronales relacionados con el lenguaje? La respuesta a esta pregunta nuevamente está ligada, como se ha sugerido, a la cuestión de la modularidad. Para muchos de los que defienden una teoría estrictamente modular de la cognición, los módulos (incluyendo el lenguaje) estarían presenten *ab initio*; otros investigadores sostienen, por el contrario, que, en caso de existir en el estadio adulto, los módulos serían el resultado final de un complejo proceso de desarrollo y no un punto de partida, de forma que, o bien no existirían al comienzo de la ontogenia, o bien podrían tener otra organización en las etapas iniciales de la misma (Elman y otros 1997; Paterson y otros 1999).

Consecuentemente, desde el punto de vista biológico sigue estando por aclarar la cuestión de si nacemos con un conjunto de módulos que se organi-

zan a lo largo de la ontogenia en virtud de un programa de autoensamblaje y que nos proporciona un conocimiento básico sobre nuestro entorno físico y social, o si, por el contrario, los cambios en nuestras habilidades cognitivas son consecuencia de la respuesta de un único mecanismo de aprendizaje frente a la multiplicidad de estímulos externos (Johnson 2003). No conviene olvidar que, aunque cada vez existe un conocimiento más detallado acerca del desarrollo anatómico e histológico de las estructuras cerebrales, no está tan claro, en cambio, cómo relacionar esta ontogenia neuroanatómica con la aparición de nuevas funciones cognitivas, esto es, con la evolución neurofuncional. Tampoco está claro hasta qué punto la progresiva especialización funcional resulta de un programa de desarrollo codificado genéticamente, aunque modulado hasta cierto grado en las últimas etapas por la experiencia, o si, por el contrario, es consecuencia fundamentalmente del efecto a largo plazo de estímulos externos prolongados tras el nacimiento. Y son éstas cuestiones cruciales en lo concerniente a la maduración (ontogenética) del lenguaje.

Los nuevos modelos desarrollados desde el ámbito de la neurociencia para tratar de explicar la emergencia del lenguaje (y, en general, de cualquier habilidad cognitiva) sostienen que dicho proceso no tiene lugar seguramente por la activación directa de determinados circuitos (ya presentes) que maduran en respuesta a estímulos o señales lingüísticas; antes bien, durante esta transición lingüística (y también en cualquier transición conductual responsable de la emergencia de cualquier nueva habilidad cognitiva) acontece con toda probabilidad un cambio en la actividad de determinadas regiones que ya eran activas previamente (Luna y otros 2001), de manera que el proceso debería describirse con mayor propiedad como una especialización interactiva, que supone que las propiedades funcionales de una determinada región surgen, en gran medida, como consecuencia de su interacción y de su competencia con otras regiones por ocuparse de una determinada función (Johnson 2000).

Por otro lado, es importante subrayar cómo las interacciones interregionales ayudan a configurar el patrón de conectividad intrarregional. Así, por ejemplo, y retomando el caso del procesamiento semántico, el reconocimiento de elementos léxicos parece involucrar en las primeras etapas del desarrollo ontogenético a áreas corticales muy extensas (o, al menos, más extensas en el niño que en los individuos adultos). A medida que el lexicón se incrementa, el área cortical implicada se va reduciendo, quedando restringida al córtex del lóbulo temporal del hemisferio izquierdo cuando aquél alcanza alrededor de doscientos elementos (Neville y otros 1992). Este patrón de emergencia lingüística parece estar en consonancia con la sobreabundancia inicial de interconexiones sinápticas y su posterior reducción, en respuesta a los estímulos discriminados que proporciona la experiencia, que se produce típicamente durante

la ontogenia (Hubbel y Wiesel 1962, Deacon 2000). Queda por determinar el alcance que, en el caso del lenguaje, tiene el aprendizaje en la adscripción de determinadas tareas lingüísticas a áreas cerebrales concretas, habida cuenta de que en otro tipo de funciones cognitivas se ha demostrado que ciertas zonas se especializan en determinadas tareas debido a un entrenamiento constante en el procesamiento de ciertos estímulos (Gauthier y otros 1999), el cual sería la causa de que las áreas implicadas en dichas tareas fuesen las mismas a lo largo de todo el desarrollo.

Por otro lado, resultaría poco plausible la existencia de una capacidad lingüística sustentada exclusiva e invariablemente por circuitos prefijados desde el nacimiento. Que como consecuencia de una misma alteración molecular (que afecte a un gen relevante para la proliferación neuronal o la sinaptogénesis) el fenotipo (léase el perfil cognitivo, el perfil lingüístico) varíe de un individuo a otro, y, especialmente, en las distintas etapas de desarrollo, es algo que un modelo estrictamente modular de la mente difícilmente puede explicar. Resulta más plausible interpretar esta variabilidad como una consecuencia de la interrupción del complejo patrón de interacción entre las distintas regiones que tiene lugar durante el desarrollo y que permite la emergencia de la nueva habilidad cognitiva (Johnson 2003). En este contexto, ya no resultaría adecuado describir los trastornos lingüísticos del niño como el resultado de una interacción entre módulos lingüísticos defectuosos y otros intactos, que es una idea que deriva del análisis de las disociaciones (que tampoco son del todo completas, como ya se ha apuntado) que aparecen en el cerebro adulto tras una lesión localizada. Un modelo de este tipo no tendría en cuenta ni la propia dinámica del desarrollo cerebral durante la ontogenia (Karmiloff-Smith 1998), ni la falta de biunivocidad que se ha encontrado en este tipo de trastornos entre determinadas funciones cognitivas y ciertos genes supuestamente responsables (de forma exclusiva) de éstas —cf. el caso paradigmático del síndrome de Williams (Frangiskakis y otros 1996)—. En consecuencia, actualmente se considera que el análisis fenotípico de un trastorno lingüístico en el estadio adulto no permitiría realizar legítimamente inferencias acerca de una supuesta naturaleza estrictamente modular del lenguaje en los estadios iniciales de su desarrollo; antes bien, si realmente pueden observarse tales módulos en el estadio adulto deberían caracterizarse, en parte, como un producto de dicho desarrollo (Karmiloff-Smith 1992, Paterson y otros 1999). Y este hecho podría ayudar a replantear el verdadero alcance de la intuición discutida anteriormente, desde el campo de la Lingüística, acerca de la importancia del análisis de las gramáticas infantiles para una biología del lenguaje humano.

En resumen, en el desarrollo estructural y funcional del cerebro (y, por inclusión, del lenguaje) sería preferible hablar de que existiría una cierta modu-

laridad local, que surgiría en respuesta a un programa de regulación genética, que conviviría, sin embargo, con la existencia generalizada de patrones conectivos que tenderían siempre a organizarse de una manera semejante (Deacon 2000, pág. 280) y, desde luego, con una acusada capacidad de respuesta y de adaptación de la organización de dichos circuitos a los cambios producidos en el ambiente (lingüístico) del individuo, esto es, al *input* lingüístico que provoca su emergencia.

IV. Un modelo general de organización anatómica y funcional del lenguaje

Lieberman 2002 ha descrito un modelo general de organización de los circuitos neuronales que permiten el lenguaje, que se encuentra en consonancia con los extremos discutidos anteriormente. En dicho modelo las diferentes estructuras neuroanatómicas que constituyen el cerebro humano no parecen regular aspectos discretos del comportamiento, sino que simplemente estarían constituidas por poblaciones celulares distintas, esto es, por grupos diferenciados de neuronas encargadas de determinados procesos neuronales y que se hallarían conectadas con otras poblaciones distintas. Como resultado de este complejo patrón de interconexión se organizarían los diferentes circuitos neuronales, cuya actividad se encontraría en la base de cada componente cognitivo, de manera que un comportamiento complejo dependería, ante todo, de la forma en que un amplio conjunto de circuitos se agrupasen para formar (complejas) redes neuronales.

Para Lieberman el lenguaje descansa fundamentalmente en la actividad coordinada de tres componentes diferentes: en primer lugar, de un mecanismo que permite el procesamiento secuencial de elementos de diversa naturaleza; en segundo lugar, de un dispositivo de memoria que capacita para mantener presentes dichos elementos mientras se opera con ellos; y, en tercer lugar, de un circuito de almacenaje de información lingüística y extralingüística sobre los elementos que deben procesarse.

Desde el punto de vista neuroanatómico, la novedad que presenta el modelo descrito por Lieberman es que confiere un papel muy significativo a las estructuras subcorticales, o, de forma más precisa, a la compleja interrelación que se establece entre dichas estructuras y las corticales mediante los denominados circuitos córtico-estriato-corticales, que permiten que la información cortical sea reprocesada por los ganglios basales y reenviada nuevamente al

córtex a través del tálamo (Cummings 1993), haciendo posible una modulación de diversos tipos de procesos. En este tipo de circuitos los ganglios basales se encargan del procesamiento de acciones secuenciales para permitir tareas rutinarias, pero también de su modificación en respuesta a cambios ambientales que demandan una alteración de dichos procesos (Marsden y Obeso 1994). La naturaleza de dichas acciones no sería únicamente motora, sino también cognitiva (Monchi y otros 2001), por cuanto los ganglios basales también estarían implicados en el aprendizaje asociativo mediante recompensa, de manera que la respuesta que elaboran se construye sobre la memoria y el aprendizaje (Graybriel 1995). La interacción de los ganglios basales con el cerebelo permitiría además que ambas estructuras subcorticales se encargasen del aprendizaje y la ejecución de procesos motores o cognitivos, con objeto de llevar a cabo toda suerte de actos intencionados (Lieberman 2002). En lo que atañe estrictamente al lenguaje, la función de las estructuras subcorticales consistiría en el procesamiento de las tareas secuenciales necesarias para la fonación o la sintaxis, lo que explicaría, por ejemplo, las peculiaridades fonéticas (y motoras) de los pacientes que sufren la afasia de Broca (Kimura 1993), que nunca ocurre sin daño subcortical (Dronkers y otros 1992), así como su capacidad disminuida de aprehender las diferencias semánticas basadas en la sintaxis (Blumstein 1995).

Esta correlación entre deficiencias motoras y lingüísticas en los casos en que existe una disfunción de los ganglios basales es también puesta de manifiesto por otras patologías, como es el caso del Parkinson (Grossman y otros 1991) o de la variante del TEL asociada a la mutación del gen *FOXP2* (Lai y otros 2001). Este gen, considerado por muchos investigadores como el primer «gen del lenguaje», codifica un factor regulador que funciona como represor transcripcional en el sistema nervioso central, donde parece regular la proliferación y/o la migración de poblaciones neuronales localizadas precisamente en los ganglios basales, aunque también en el córtex, el cerebelo y el tálamo (Ferland y otros 2003; Teramitsu y otros 2004). Pero lo más significativo en este contexto no es sólo que su mutación dé lugar a anomalías morfológicas y funcionales en dichas áreas que pueden correlacionarse satisfactoriamente con las características fenotípicas del trastorno, que son a la vez motoras y lingüísticas, sino que el análisis de su historia evolutiva sugiere que el factor transcripcional *FOXP2* habría sufrido una selección positiva durante la reciente historia evolutiva de la especie humana (Enard y otros 2002). Por lo que se refiere específicamente al cerebelo, implicado también de forma general en el aprendizaje motor, participaría en las tareas lingüísticas que implican la manipulación de imágenes motoras, siendo fundamental su colaboración en el mantenimiento de la denominada memoria de trabajo verbal (v. *infra)*. Lieberman 1984 sostiene que los patrones motores responsables de la articulación

serían aprendidos, en consonancia con el papel que reclama, en su descripción de los fundamentos neuroanatómicos del lenguaje, para este tipo de estructuras subcorticales especializadas en el aprendizaje y la memoria. Otros investigadores extienden este modelo a la actividad combinatoria que subyace a la sintaxis, lo que refuerza claramente el papel del aprendizaje en la adquisición de la competencia lingüística. Así, diversos lingüistas han propuesto que podría existir una única operación combinatoria *(merge)* subyacente a la sintaxis, de manera que la multiplicidad de relaciones sintácticas y de constricciones se derivaría de ella, incluyendo la estructura arbórea básica o las reglas de movimiento (Berwick 1998, págs. 324-337), lo que, desde el punto de vista que nos ocupa, casaría adecuadamente con la implicación en la actividad neuronal que sostiene el lenguaje de estructuras neuroanatómicas especializadas en el procesamiento de tareas secuenciales.

Un segundo componente fundamental del lenguaje lo constituye la memoria de trabajo verbal, que permite la manipulación y el almacenamiento a corto plazo de información lingüísticamente relevante (Gathercole y Baddeley 1993). Esta memoria de trabajo opera manteniendo presentes los elementos del lexicón que intervienen en la oración gracias a sus propiedades fonéticas, esto es, actuando como una suerte de «discurso silencioso» que involucra a circuitos que participan en la articulación explícita (Baddeley 1992, Lieberman 2002), de manera que podría afirmarse que la «articulación silenciosa» «refrescaría» las representaciones fonológicas basadas en las propiedades acústicas de dichos términos (Baddeley 1992). La memoria de trabajo verbal es el resultado de la actividad coordinada de distintos focos corticales, incluyendo el área de Wernicke, el área de Broca, diversas regiones frontales adyacentes al área de Broca, el córtex premotor, el córtex motor, el área motora suplementaria y la porción anterior de la circunvolución del cíngulo, muchas de las cuales son regiones corticales que también están involucradas en el control motor del habla (Lieberman 2002). No obstante, otro componente fundamental de la memoria de trabajo verbal es el cerebelo, que proporcionaría una interfaz para la interacción entre el lenguaje y otros dominios cognitivos necesarios para un correcto funcionamiento del primero, como sucede con el aprendizaje implícito o la memoria explícita (Desmond y Fiez 1998), de ahí la importancia de esta estructura en las tareas de generación verbal, por ejemplo (cf. Molinari y otros 1997).

De todas maneras, no se conoce con exactitud el patrón de interconexión que existe entre todas estas áreas ni, consecuentemente, la arquitectura anatomofisiológica precisa de la memoria de trabajo verbal. Para algunos investigadores (cf. Desmond y Fiez 1998) existiría un bucle que conectaría las representaciones de orden superior, basadas en la fonología y generadas fun-

damentalmente en el área de Broca, con las representaciones de orden inferior, basadas en patrones motores y mantenidas por el cerebelo y por el área motora suplementaria, así como con las representaciones de orden acústico correspondientes a los movimientos generados en las áreas anteriores. Para otros investigadores el cerebelo se reclutaría únicamente cuando la carga de trabajo de la memoria verbal se incrementa por encima de la capacidad operativa de las áreas corticales, comprometiéndose, en consecuencia, la fiabilidad del mecanismo del «discurso silencioso»; en estas condiciones el cerebelo actuaría comparando las representaciones fonológicas de orden acústico con el resultado articulatorio del «discurso silencioso» (Desmond y otros 1997). Otros investigadores sostienen que existirían dos memorias de trabajo verbal independientes, radicadas, respectivamente, en el área de Broca y en el propio cerebelo (Cubelli y Nichelli 1992). Finalmente, determinados autores, basados en evidencias clínicas, sugieren que la memoria de trabajo verbal tendría, incluso, tres componentes: semántico, sintáctico y fonológico (Martin y Romani 1994). De estos tres componentes, el semántico, que se encargaría de la reactivación de la representación semántica de los antecedentes, con objeto de relacionarlos adecuadamente con los elementos a los que se refieren, y situados posteriormente en la oración, tendría una localización exclusivamente cortical, situándose concretamente en la porción inferior del lóbulo frontal. Por el contrario, la localización anatómica del componente fonológico no se habría podido establecer con precisión hasta el momento: si bien los análisis clínicos parecen apuntar a regiones parietales y temporales del hemisferio izquierdo, incluyendo diversas zonas subcorticales (Martin 2003), los estudios mediante técnicas no invasivas sugieren que se localizaría en las zonas posteroinferiores del lóbulo frontal y en el córtex temporal medio-superior (Indefrey y Levelt 2000).

El tercer componente del lenguaje es el lexicón o diccionario mental, que incluye el significado y los requerimientos sintácticos de las palabras que se combinan para constituir la oración. La información que contiene el lexicón descansa, en gran medida, en la estructura del mundo real, de tal manera que, como se ha comentado anteriormente (v. fig. 1), la evocación de una palabra activa circuitos contiguos a (o cuando menos solapados anatómica y/o funcionalmente con) los relacionados con el significado. El significado de una palabra emergería, así, como consecuencia de una actividad funcionalmente similar y coincidente en el tiempo del mosaico de circuitos neuronales responsables de los diferentes rasgos de ésta, con la peculiaridad de que a este complejo entramado de redes neuronales podría accederse a partir de diversas clases de estímulos (visuales, auditivos, etc.). Dichos circuitos se encontrarían localizados en áreas corticales de procesamiento (perceptivo y motor) muy diversas,

haciendo que «el significado no sea una representación amodal, invariable e inmutable, localizada en un área cerebral que pueda identificarse o lesionarse fácilmente, sino, por el contrario, un proceso polimodal, sensible al contexto, constructivo, espacialmente distribuido y prolongado en el tiempo» (Kutas y Federmeier 2000, pág. 468). En último término, el lexicón funcionaría conectando el conocimiento del mundo real, tal como se recoge en los conceptos codificados por las palabras, con el patrón fonético mediante el cual transmitimos dichos conceptos. Desde el punto de vista anatómico, el diccionario mental parece ser el resultado de la actividad de circuitos neuronales localizados en el área de Wernicke, pero también en las regiones corticales y subcorticales localizadas a lo largo de las áreas temporal e inferotemporal situadas por debajo de ella (Damasio y otros 1996). Es importante destacar que la estructuración del lexicón tal como se postula desde el ámbito de la Semántica parece tener una base neuronal, al menos en el sentido de que fenómenos como la contigüidad asociativa (p. ej. *abeja* → *miel)* o semántica (p. ej. *miel* → *azúcar)* se traducen en diferencias electrofisiológicas, de forma que dicha contigüidad modifica la intensidad de las descargas neuronales asociadas a las diferentes palabras (Kutas y Federmeier 2000). Hay que tener en cuenta, no obstante, que la comprensión del significado de una oración no resulta únicamente de la integración de la información semántica y sintáctica contenida en las palabras del lexicón, sino de información de tipo pragmático. Ésta es la razón principal que explica el hecho de que, como se discute más adelante, conforme se incrementa la complejidad de la oración (y del discurso), se vayan reclutando progresivamente aquellas regiones corticales donde se almacena habitualmente este tipo de información.

V. Aspectos anatómicos y funcionales del procesamiento lingüístico

Para el lingüista tendrá seguramente un mayor interés una caracterización de los mecanismos neuronales involucrados en el lenguaje (que será complementaria a la esbozada anteriormente), que tenga en cuenta aspectos propiamente lingüísticos y que, fundamentalmente, trate de explicar desde el punto de vista anatómico y funcional la manera en que el cerebro se ocupa del procesamiento de las palabras y la forma en que dichas palabras son manipuladas para crear (e interpretar) oraciones.

5.1. *Interpretación de la palabra*

En lo que atañe al procesamiento de las palabras Martin 2003 ha propuesto un modelo general, que constituye el fundamento de la exposición que sigue y que englobaría tanto la recepción como la producción de elementos léxicos (fig. 2). Dicho modelo se fundamenta en las evidencias proporcionadas por los estudios clínicos de pacientes con diversos tipos de afasias, pero también en los análisis realizados utilizando técnicas de imagen no invasivas.

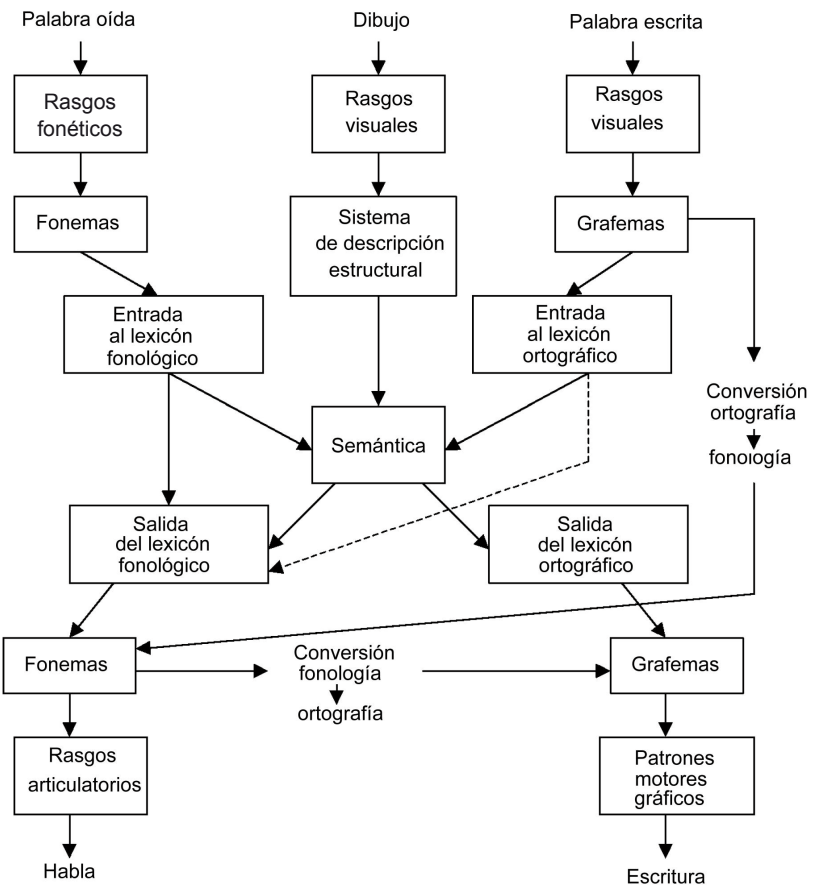

Figura 2. Modelo ilustrativo del procesamiento receptivo de una palabra aislada cuando es percibida a través del oído o cuando es leída, así como de su mecanismo de producción. Se han incluido asimismo los procesos involucrados en

la asignación de etiquetas léxicas a imágenes. Adaptado de Martin 2003 (Reproducido con el permiso pertinente a partir de *Annual Review of Psychology,* Vol. 54, 2003, Annual Reviews, www.annualreviews.org)

El primer paso en el procesamiento de una palabra consistiría en la discriminación de los rasgos acústicos propios de los sonidos del habla, lo que parece deberse a una capacidad de percepción de cambios muy rápidos en las características acústicas del sonido percibido (Wang 2000). Este tipo de discriminación sería el resultado de la actividad de circuitos neuronales específicos, que diferirían, no obstante, de los involucrados en la percepción de sonidos no lingüísticos (Poeppel 2001), y que estarían localizados en la porción superior de ambos lóbulos temporales (Zatorre y otros 1992; Poeppel 2001). Precisamente, parece que uno de los déficit nucleares del TEL sería una disfunción de esta capacidad de resolución temporal, que comprometería la discriminación de estímulos breves o muy próximos en el tiempo (el otro parece ser un déficit en la memoria fonológica a corto plazo) (Tallal y otros 1993), aunque determinados investigadores sostienen que lo que realmente se vería afectada en este trastorno sería la capacidad de discriminación de determinadas frecuencias (McArthur y Bishop 2001), lo que distorsionaría la categorización fonológica y, en último término, el proceso de adquisición del lenguaje. Un segundo nivel de procesamiento lo constituiría la extracción de los rasgos fonéticos con valor fonológico (fig. 3), que, a diferencia de lo que sucede en el caso anterior, nunca es independiente (a nivel neuronal), sino que se halla necesariamente ligado al componente léxico, en el sentido de que se lleva a cabo mediante el establecimiento de una asociación entre significante y significado, en consonancia con lo que se ha propuesto desde el campo de la Lingüística.

Esta es la razón por la que no se ha logrado identificar pacientes que sean a la vez incapaces de reconocer fonemas, pero capaces de percibir sonidos sin valor fonológico con las mismas propiedades acústicas (Martin 2003), como sucede con las pseudopalabras o las palabras emitidas de forma reversa (Binder y otros 2000) (fig. 3). No obstante, y aunque conectados funcionalmente, los circuitos encargados del procesamiento fonológico son diferentes de los involucrados en el almacenamiento de información semántica, puesto que su interrupción no afecta, por ejemplo, al procesamiento de los grafemas (Martin 2003). Estos circuitos parecen localizarse en los lóbulos temporal y parietal del hemisferio izquierdo (Howard y Franklin 1988), aunque también podrían estar implicadas determinadas regiones anteriores, como el área de Broca (Blumstein 1998) y ciertas áreas frontales (Zatorre y otros 1992).

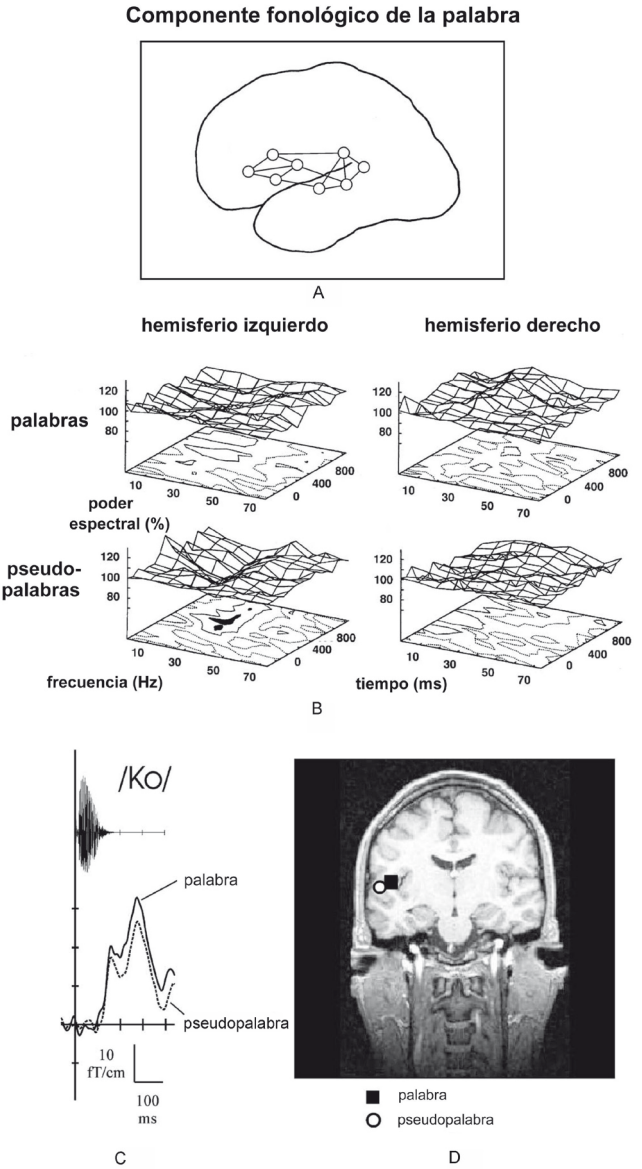

Figura 3. (A) Las redes neuronales funcionales encargadas del procesamiento fonológico de las palabras se distribuirían por las áreas corticales perisilvianas del hemisferio izquierdo. Los círculos representan grupos locales de neuronas

y las líneas, las conexiones recíprocas que se establecerían entre ellos. (B) En comparación con lo que sucede en el caso del procesamiento de pseudopalabras, una palabra real da lugar a una respuesta más intensa en la banda γ a frecuencias elevadas, alrededor de los 30 Hz, especialmente en el hemisferio izquierdo. No obstante, es posible que la causa de esta diferencia en los valores obtenidos en la banda de alta frecuencia durante los experimentos de electroencefalografía (EEG) y magnetoencefalografía (MEG) se deba a la existencia de circuitos especulares o reverberantes dentro de las redes neuronales encargadas del procesamiento de las palabras. (C) El correlato magnético de la negatividad de desapareamiento (*mismatch negativity*, MMN), cuyo acrónimo es mMMN, fue mayor en respuesta al procesamiento de palabras reales en comparación con el obtenido durante el procesamiento de pseudopalabras. Las diferencias más significativas aparecían ya a los 150 milisegundos del momento en que se producía el reconocimiento de la palabra, sugiriendo que la activación de las redes neuronales funcionales relacionadas con el procesamiento de éstas (lo que se ha denominado redes de acceso léxico) es un fenómeno significativamente precoz. (D) El principal generador del desapareamiento comentado en (C) se localiza en la zona superior del lóbulo temporal del hemisferio izquierdo. Adaptado de Pulvermüller 2002.

La combinación de sonidos con valor fonológico es la clave para el acceso al lexicón. Los circuitos neuronales implicados en la organización de la información semántica se localizan, como ya se apuntado al tratar la naturaleza neuronal del diccionario mental, en las regiones inferiores y mediales del lóbulo temporal del hemisferio izquierdo (Shelton y Caramazza 2001), aunque también podrían estar implicadas, hasta cierto punto, las zonas homólogas del hemisferio derecho. Participan, asimismo, en la categorización semántica y en la manipulación y comparación de información semánticamente relevante diversas zonas de la porción inferior del lóbulo frontal del hemisferio izquierdo (Roskies y otros 2001), que formarían parte de la memoria de trabajo verbal. La relación de los circuitos que constituyen el sustrato neuronal del lexicón con otras áreas corticales encargadas del procesamiento de información no lingüística también se ha discutido previamente, especialmente lo que atañe a la relevancia que esta asociación tiene para la organización del contenido semántico de determinados tipos de palabras, así como las implicaciones que este hecho plantea acerca de la posible existencia de un fundamento anatómico para la heterogeneidad categorial que, desde el punto de vista semántico, existiría entre determinados elementos del lexicón (así, palabras que designan instrumentos, palabras que denotan colores, etc.).

La información de tipo semántico, fonológico y gramatical que contiene el lexicón, relativa a cada uno de sus elementos, será utilizada tanto para

la recepción-emisión de la palabra, como para su adecuada integración en el esqueleto de la oración. No obstante, se desconoce si a nivel anatómico existiría un único nivel de representación que contendría los tres tipos de información o si, en cambio, y como proponen determinados autores, habría dos niveles diferentes: uno que almacenaría información de carácter semántico y sintáctico, y otro que procesaría la información relevante desde el punto de vista fonológico (Nickels 2001). Por otra parte, y por lo que concierne a la organización de dicha información dentro del lexicón, diversas evidencias, referidas fundamentalmente a ciertas disociaciones que parecen observarse en determinados pacientes afásicos (Druks 2002), indicarían que la distinción gramatical que permite discriminar entre las diferentes clases de palabras según su papel en la oración (en particular, entre elementos de relación y palabras con un contenido léxico), no descansaría únicamente en criterios semánticos (Berndt y otros 2002), como sucede, por ejemplo, con la diferenciación entre sustantivos y verbos (Zingeser y Berndt 1990), sino que podría tener una base neuronal. Asimismo, parece contar con un sustrato anatómico la distinción que, desde el campo de la Lingüística, se ha venido estableciendo entre los elementos léxicos que se obtienen por derivación y aquellos que deben aprenderse de memoria, esto es, cualquier listema. Resulta especialmente interesante el hecho de que los circuitos neuronales responsables del proceso de computación necesario para una correcta derivación morfológica se hallen localizados precisamente en las regiones cerebrales anteriores (fundamentalmente en el córtex frontal y en los ganglios basales), implicadas en la generación de tareas sintácticas (Ullman y otros 1997), y, por tanto, en zonas presumiblemente diferentes de las encargadas del almacenamiento de los listemas.

5.2. *Generación de la palabra*

La información contenida en el lexicón constituye también el punto de partida para la generación de la palabra en el discurso. Dicha generación implica una serie de tareas secuenciales que se suceden en un orden opuesto al descrito anteriormente, de manera que los rasgos semánticos privativos del concepto que se desea transmitir se emplearán para la selección del significante apropiado, el cual será luego estructurado fonológicamente y emitido finalmente gracias a los movimientos articulatorios realizados por el aparato fonador. No obstante, parece que existen dos circuitos diferentes para la entrada y la salida al lexicón, que serían responsables de la representación fonológica de la palabra durante la recepción y durante la producción, res-

pectivamente. De todas maneras, no está claro si la independencia es completa o si, por el contrario, sólo el primero de dichos circuitos sería necesario para la recepción, mientras que los dos serían precisos para la producción, como parecen sugerir determinados datos clínicos (Hillis y otros 1999). Los estudios realizados mediante técnicas de imagen no invasivas indican, en general, que durante ambos procesos se activan las mismas regiones del lóbulo temporal (Indefrey y Levelt 2000), aunque quizás puedan existir diferencias a un nivel más preciso desde el punto de vista anatómico. En todo caso, durante la generación de la palabra se producirían necesariamente, según Dell y O'Seagdha 1992, diferentes efectos de retroalimentación entre los niveles semántico, léxico y fonológico, aunque el grado de interconexión entre los mismos es objeto de debate (cf. Rapp y Goldrick 2000). La existencia de esta interconexión explicaría, para algunos investigadores (cf. Dell y otros 1997), el hecho de que la lesión de los circuitos que sostienen alguno de dichos niveles dé lugar habitualmente a errores característicos de la interrupción de los circuitos implicados en alguno de los otros dos; otros autores defienden, en cambio, la independencia de los tres tipos de circuitos de procesamiento (Foygel y Dell 2000) y, consecuentemente, el carácter predominante semántico (el paciente emite incorrectamente palabras semánticamente relacionadas), léxico (el paciente emite palabras fonológicamente relacionadas) o fonológico (el paciente emite secuencias fonológicamente semejantes, pero que no se corresponden con palabras reales) de los errores producidos durante la generación de una palabra (Martin 2003). En todo caso, estos circuitos parecen localizarse predominantemente en la zona posterior del lóbulo temporal del hemisferio izquierdo (Indefrey y Levelt 2000).

Es importante reseñar que, como ya se ha discutido (cf. Lieberman 2002), una vez decidida la estructura fonológica de la palabra, dicha información es mantenida activa por parte de la memoria de trabajo verbal hasta que se produce la activación de los centros neuronales que controlan los movimientos articulatorios. Por lo que se refiere a la regulación motora de la articulación, parece que descansa en circuitos situados en la periferia de los principales centros lingüísticos y localizados fundamentalmente en las circunvoluciones pre- y postcentrales de ambos hemisferios, la porción superior de la zona anterior de la circunvolución temporal del hemisferio izquierdo, y, lógicamente, en áreas implicadas en el control motor, como el área motora suplementaria del hemisferio derecho y el cerebelo (Martin 2003). Resulta importante resaltar que, debido a sus dificultades inherentes, el control preciso de la actividad motora responsable de la articulación y de la fonación es uno de los procesos ontogenéticos que se completan más tarde. Con todo, el cerebro humano está especialmente adaptado para conseguir dicha regulación, desde el momento en

que el habla es el medio de transmisión fundamental de información lingüística en todos los seres humanos (y acaso lo haya sido durante mucho tiempo en términos evolutivos) y a que la significativa velocidad de transferencia de información conceptualmente compleja que comporta evidentes ventajas adaptativas (Lieberman 2002). Lieberman 2002 también ha destacado cómo los mecanismos que permiten la codificación y la decodificación de mensajes orales cuentan con una prolongada historia evolutiva, ligada a la de los centros cerebrales responsables del lenguaje, fundamentalmente a la de los ganglios basales, si bien lo que resulta especialmente relevante en este contexto es cómo dicha evolución ha comportado una importante remodelación de la innervación motora del tracto supralaríngeo, que ha dejado de estar controlado fundamentalmente por el sistema nervioso autónomo para pasar a depender del encéfalo. Este cambio en el patrón de inervación se ha traducido, en la práctica, en una separación de las emisiones vocales de carácter lingüístico de aquellas otras involuntarias, asociadas a las emociones, que siguen dependiendo del sistema nervioso autónomo, como aún sucede por completo en los primates superiores (Deacon 2000). La evolución de los centros neuronales que controlan su actividad debería haber sido, en consecuencia, anterior a la del propio tracto vocal supralaríngeo (Lieberman 2002).

5.3. *Interpretación de la oración*

La información contenida en el lexicón constituye también un punto de partida para la comprensión y la generación de la oración. Tanto las investigaciones realizadas con pacientes (cf. Caplan y otros 1996), como los estudios de neuroimagen llevados a cabo empleando técnicas no invasivas (cf. Kaan y Swaab 2002), parecen sugerir que la comprensión sintáctica descansa en la actividad coordinada de un complejo sistema de circuitos neuronales distribuidos por diferentes áreas cerebrales, cuestionando, consecuentemente, no sólo, como ya se ha discutido, el supuesto carácter estrictamente modular de la sintaxis en términos anatómicos (cf. Fodor 1983), sino, asimismo, su aparente independencia de los circuitos encargados del procesamiento de la información semántico-conceptual (cf. Chomsky 1965). Sin embargo, hasta la fecha no ha sido posible establecer una asociación concluyente entre los diferentes aspectos que entraña la comprensión de una oración (como la asignación de papeles temáticos, la computación de cláusulas que operan a larga distancia o la asignación de la jerarquía sintáctica) y algunas de las áreas cuya actividad parece modificarse en respuesta a las demandas que plantea el procesamiento sintáctico (Martin 2003). Las áreas corticales directamente

involucradas en dicho procesamiento parecen localizarse en las zonas anteriores de ambos lóbulos temporales (Dronkers y otros 1994), así como en las circunvoluciones temporales media y superior (Kaan y Swaab 2002), en la porción posterior del surco temporal superior y, en menor medida, en la zona anterior de dicha región (Friederici y otros 2000), así como en determinadas áreas frontales (Indefrey y otros 2001; Moro y otros 2001). Es importante reseñar que todas estas áreas desempeñan funciones adicionales a las del procesamiento sintáctico, incluyendo tareas no relacionadas con el lenguaje (Kaan y Swaab 2002). Y tampoco conviene olvidar el papel fundamental que desempeñan en la sintaxis diversas estructuras subcorticales (v. *supra)*.

Con respecto a la comprensión semántica, cabe señalar que el registro de la actividad cerebral durante la interpretación de la oración mediante técnicas más discriminativas que las basadas en la hemodinámica cortical (la más importante sería la de los ERPs) ha permitido analizar con gran detalle la manera en que funciona el cerebro durante el procesamiento lingüístico. Se pone así de manifiesto que en la interpretación del significado de una oración existe una interacción recurrente entre el componente semántico de la memoria de trabajo verbal, sensible al contexto y que mantiene presentes elementos ya procesados, y el propio lexicón, que funcionaría como una suerte de memoria a largo plazo y cuya estructuración semántica (y, por tanto, no sólo su contenido) influiría en los procesos neuronales responsables de la interpretación de la oración. Esto implica que el conocimiento acumulado experimentalmente por el individuo (y contenido en esa memoria) condiciona de forma inevitable los procesos neuronales reclutados para la interpretación en tiempo real del *input* lingüístico (Kutas y Federmeier 2000) (fig. 4). El objetivo de aquella interacción es poder predecir, a partir de ambos tipos de información (contextual y asociativa-semántica, respectivamente), los rasgos perceptivos y semánticos de los elementos que presumiblemente aparecerán posteriormente en la oración, de forma que la velocidad de comprensión se adecúe a la velocidad con que va siendo escuchada por el oyente. Una estrategia como la descrita permite reducir al máximo el tiempo dedicado a la búsqueda de información en la memoria semántica y facilita el procesamiento de cada nuevo elemento. Es evidente que surgirá inevitablemente un problema cuando no se cumplan las expectativas derivadas del análisis contextual, como sucede cuando el elemento entrante resulta inesperado. En este caso, el sistema de comprensión lingüística recurre a una estrategia integrativa (del tipo «esperar y ver»), en lugar de a una predictiva (Kutas y Federmeier 2000).

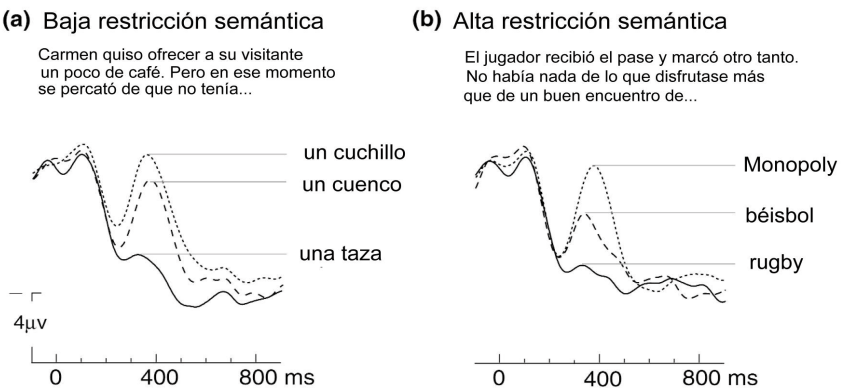

Figura 4. Interacción de la estructuración del lexicón y la restricción contextual (en la que interviene la memoria de trabajo verbal) en la interpretación de la oración. Diversas evidencias sugieren que la naturaleza y el patrón de actividad de la memoria semántica pueden analizarse recurriendo a la medición de diferentes parámetros electrofisiológicos cerebrales. La rapidez de los procesos cerebrales relacionados con el significado escapa a la capacidad de detección de los métodos no invasivos basados en la medición del flujo sanguíneo, de manera que deben emplearse métodos alternativos, como los potenciales relacionados con eventos (ERPs). Uno de los más utilizados es el componente N400, cuya denominación se debe a la constatación de que existe un pico negativo en los ERPs localizado, precisamente, alrededor de los 400 milisegundos (ms), el cual varía sistemáticamente durante el procesamiento de información de tipo semántico. El N400 es especialmente sensible al contexto oracional, de forma que su amplitud cambia, entre otros factores, en función de la congruencia del término analizado con respecto a las restantes palabras que integran la oración de la que forma parte, su posición física en ésta o su grado de repetición a lo largo de ella (Kutas y Federmeier 2000). Pero el N400 no sólo es sensible al contexto, sino, asimismo, a la organización del lexicón y a la manera en que la información semántica a corto y a largo plazo interaccionan durante la interpretación de la oración. En el experimento mostrado en esta figura se clasificaron las oraciones en dos grupos, atendiendo a un criterio de restricción semántica, esto es, a la circunstancia de que el contexto limitase en mayor o menor medida las posibilidades de elección de la palabra final que completaba la oración. Como era esperable, la falta de plausibilidad condicionaba la respuesta electrofisiológica, incrementando la amplitud del N400. Sin embargo, dicho incremento era menor cuando se producía una violación intracategorial (líneas discontinuas) de las expectativas del oyente, en comparación con el valor obtenido cuando tenía lugar una violación inter-

categorial (líneas punteadas) de dichas expectativas. En tanto que en el primer caso el término inesperado comparte todavía numerosos rasgos semánticos con el esperado según el contexto oracional, estos resultados parecen indicar que la plausibilidad por sí sola no determina la amplitud de la respuesta a los 400ms, sino que la organización del lexicón desempeña también un papel crucial en la manera en que el cerebro procesa la información semántica de la oración en tiempo real. Por otro lado, cuando se comparan los datos obtenidos en diferentes condiciones de restricción semántica, se pone de manifiesto que cuando tiene lugar una violación intracategorial la amplitud del N400 es mayor en las oraciones de baja restricción semántica (a) que en las de alta restricción (b). Que la respuesta (fisiológica) a la violación de expectativas intracategorial sea menor cuando la restricción semántica es mayor no es lo esperado, en principio, si únicamente estuviese operando el principio de plausibilidad. Estos resultados sugieren que la propia organización del lexicón no sólo tiene un impacto inevitable en el procesamiento de la oración (como ya se ha discutido), sino que la fuerza de dicho impacto se correlaciona positivamente con el efecto del contexto, con el objeto de amplificar lo máximo posible la capacidad de predicción y preactivación del elemento esperado. Y así, en términos del experimento descrito, que *béisbol* y *rugby* compartan numerosos rasgos semánticos en el mundo real (al menos, más que *taza* y *cuenco)*, facilita su procesamiento cuando, de forma inesperada, uno sustituye al otro. Adaptado de Kutas y Federmeier 2000.

Los circuitos neuronales responsables de este tipo de procesamiento se localizan a lo largo de ambos hemisferios, si bien el hemisferio izquierdo parece ser el encargado específicamente de la organización de la memoria semántica, con el objetivo de preactivar el significado de los elementos que presumiblemente aparecerán en la oración según la información contextual precedente, mientras que el derecho se hallaría integrado dentro de la memoria de trabajo verbal (Kutas y Federmeier 2000). Este sistema es muy versátil y puede extenderse hasta alcanzar niveles contextuales superiores, como el discursivo (St. George y otros 1997).

Por otra parte, ya se ha apuntado que cuanto mayor es la complejidad de la oración desde el punto de vista sintáctico, mayor es el número de áreas corticales reclutadas para conseguir su comprensión (fig. 5). Este hecho tiene que ver, en gran medida, con el incremento de la demanda computacional de la memoria de trabajo verbal, cuyo sustrato anatómico se ha descrito anteriormente, que mantiene en suspenso parte de los elementos oracionales que han sido procesados, mientras se trabaja con el resto de los componentes de la oración, de manera que pueda lograrse una comprensión global de la misma (Gibson 1998).

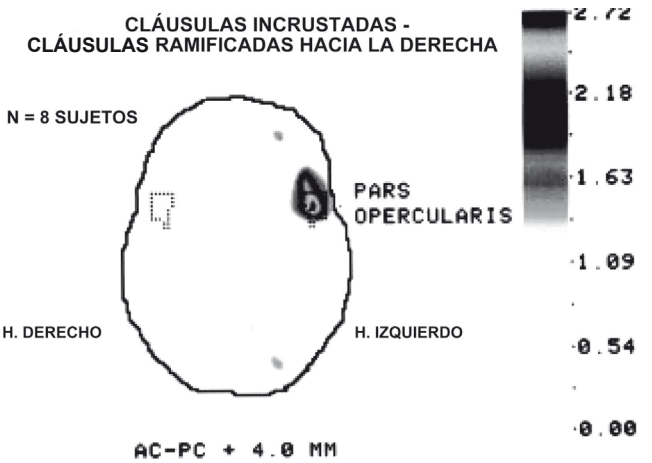

Figura 5. Un ejemplo del reclutamiento de nuevas áreas corticales en respuesta a la demanda de capacidad de procesamiento por parte de la memoria de trabajo verbal. El mapa paramétrico estadístico *(omnibus subtraction image)* muestra el incremento del flujo sanguíneo cerebral a nivel regional (*regional cerebral blood flow*, rCBF), determinado mediante PET, que tiene lugar en la *pars opercularis* del hemisferio izquierdo durante el procesamiento de oraciones con cláusulas incrustadas, que resulta más costoso en términos de memoria de trabajo verbal que el de las oraciones ramificadas hacia la derecha. Tomado de Stromswold y otros 1996.

Resulta especialmente significativo que el área de Broca, que se ha venido considerando tradicionalmente la zona cortical encargada del procesamiento sintáctico, sería únicamente uno de los componentes de dicha memoria de trabajo verbal, reclutándose fundamentalmente cuando se produce un aumento de la carga de procesamiento debido, entre otros factores, al incremento de la complejidad léxica de la oración (Kaan y Stowe 2002). Entre las áreas que se van reclutando también figuran las zonas centrales y posteriores del lóbulo temporal, la región del lóbulo occipital asociada a la memoria de trabajo visual, el córtex prefrontal dorsolateral (el cual habitualmente no está asociado al lenguaje) y, en general, diversas áreas del hemisferio derecho, que comienzan a intervenir en tareas de procesamiento lingüístico que superan los límites de la oración, como el análisis prosódico (Friederici 2002) o el procesamiento del discurso (St. George y otros 1999). Es el caso, por ejemplo, de las regiones homólogas a las áreas de Broca y Wernicke situadas en el hemisferio derecho (Just y otros 1996).

5.4. *Generación de la oración*

Por lo que se refiere al proceso de construcción de la oración, parece que, en principio, serían precisos dos niveles de representación gramatical (fig. 6): el nivel funcional, que implicaría el acceso al lexicón, la selección de los elementos del mismo relevantes para la conformación del mensaje que desea emitirse y, finalmente, la determinación de las relaciones funcionales entre dichos elementos; y, en segundo lugar, un nivel posicional, que implicaría la elección de la estructura sintáctica necesaria para reflejar las relaciones funcionales existentes entre los elementos seleccionados y, consecuentemente, la organización de los mismos en una secuencia lineal (Bock y Levelt 1994). Llegados a este punto tendría lugar su codificación fonológica, tal como se ha descrito anteriormente, y en su caso, su emisión mediante la actividad del aparato fonador.

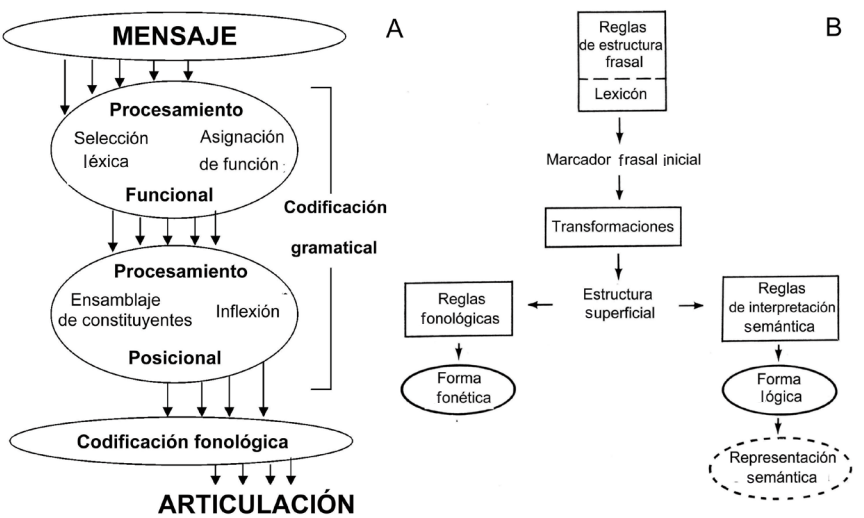

Figura 6. A. Modelo (adaptado) de generación de la oración propuesto por Bock y Levelt 1994 y que constituye la base del análisis anatómico y funcional desarrollado por Martin 2003 (Reproducido con el permiso pertinente a partir de *Annual Review of Psychology*, Vol. 54, 2003, Annual Reviews, www.annualreviews.org). B. Modelo Estándar Extendido de generación de la oración postulado por Chomsky (adaptado de Lightfoot 1983 con el permiso de The MIT Press).

Resulta interesante constatar que determinados déficit relacionados con el procesamiento sintáctico (como, por ejemplo, los problemas para establecer una correlación adecuada entre los papeles temáticos y los gramaticales en el nivel funcional de la generación de la oración) parecen tener un mismo correlato sintomático en lo concerniente a la interpretación de la misma (Caramazza y Miceli 1991), lo que sugeriría que el mecanismo neuronal subyacente a la interpretación y a la generación de la oración podría ser común, al menos a este nivel. Además, un análisis aún más detallado de los trastornos lingüísticos que presentan determinados pacientes en lo concerniente a aspectos específicos de la construcción de la oración (como sucede, por ejemplo, con las dificultades para una correcta utilización de los elementos de relación) está resultando especialmente provechoso a la hora de validar los modelos generales de organización sintáctica y de acceso a los diferentes tipos funcionales de palabras que han de integrarse en la misma (Martin 2003). Por lo que se refiere a la localización anatómica de las áreas cerebrales involucradas en la construcción de la oración, el mayor cúmulo de evidencias proviene, consecuentemente, del análisis del discurso agramatical (en el que se omiten gran parte de las palabras sin contenido léxico y de los morfemas flexivos) o paragramatical (donde se emplean incorrectamente dichos elementos, aunque su número no se ve reducido) de individuos afectados por diversas variantes de la afasia de Broca, que suelen ir acompañadas, además, de la sobreproducción de determinadas formas de uso frecuente en la lengua nativa del paciente (allí donde la flexión es posible) y de la reducción de la complejidad estructural de la oración (Martin 2003). La proporción de errores morfológicos y sintácticos en estos pacientes es, consecuentemente, muy variable, sugiriendo la existencia de diversos grados de disociación en lo que atañe a la capacidad flexiva, el uso de elementos de relación y la capacidad de procesamiento sintáctico (Miceli y otros 1989). La correcta utilización de elementos de relación parece deberse, en particular, a la actividad de circuitos neuronales localizados en los lóbulos temporal y/o parietal (Nespoulous y otros 1988), mientras que la incapacidad para la adjudicación de los papeles temáticos parece correlacionarse con la existencia de lesiones parietales y/o temporo-parietales (Caramazza y Miceli 1991). Curiosamente, las lesiones que afectan exclusivamente al área de Broca no conllevan la aparición de errores gramaticales (Mohr y otros 1978). Por lo que se refiere a la memoria de trabajo verbal, su actividad en la construcción de la oración puede verse comprometida por lesiones localizadas en diversas áreas, como la región posterior de la circunvolución frontal inferior del hemisferio izquierdo, las zonas anejas del lóbulo parietal (Freedman 2001) y, seguramente, la propia área de Broca y las zonas posteriores adyacentes (Indefrey y otros 2001). La función de la memoria de trabajo verbal durante la construcción de la oración

parece ser semejante a la desempeñada durante el proceso de comprensión de la misma. De todas formas, son éstos resultados preliminares que deberán ser corroborados y ampliados mediante futuros experimentos.

Más allá de los límites de la morfosintaxis oracional, existe poca información disponible acerca de la localización de las áreas corticales involucradas en el procesamiento de la información adicional, de tipo pragmático y discursivo, utilizada para la construcción de la oración, aunque se cree que podrían ser las mismas que (o, cuando menos, parcialmente solapantes a) las encargadas del análisis prosódico o del procesamiento del discurso durante su interpretación.

VI. Conclusiones

La mayor resolución que presentan las técnicas empleadas actualmente para el análisis de la actividad cerebral está permitiendo conocer con más detalle la naturaleza y el alcance de los procesos neuronales que permiten el lenguaje. Este análisis neuroanatómico y neurofisiológico parece imbricarse satisfactoriamente con los modelos que describen la estructura y el funcionamiento del lenguaje desarrollados desde el campo de la Lingüística. Consecuentemente, hay planteada una importante línea de investigación del lenguaje humano que busca caracterizar de forma precisa y rigurosa sus bases biológicas. Resulta plausible aventurar que en un futuro próximo ambas aproximaciones al fenómeno lingüístico deberán complementarse con un análisis neurogenético del mismo, cuyo objetivo sea la clonación y caracterización de los genes responsables del desarrollo y el funcionamiento de las estructuras cerebrales que lo sostienen, discutidas sucintamente en este artículo. Ya desde Chomsky 1986 se ha sostenido, a partir del análisis de las lenguas naturales y de la caracterización en términos lingüísticos del proceso de adquisición del lenguaje durante la ontogenia, la posibilidad de que el propio lenguaje y, más concretamente, aspectos específicos de la Gramática Universal, estén codificados genéticamente, lo que implicaría que deberían ser el resultado de la actividad coordinada de diversos productos bioquímicos sintetizados a partir de la información contenida en las secuencias de ADN que denominamos genes (aunque, ciertamente, desde la década de los años noventa, con la adopción del denominado Programa Minimalista, el pensamiento chomskyano ha ido evolucionando hacia una suerte de innatismo sin Gramática Universal). A pesar de las dificultades que entrañará seguramente esta aproximación molecular a la

neurogenética del lenguaje, son también muchos los beneficios potenciales que cabría esperar de un resultado exitoso de la misma, en particular, un mejor conocimiento de la emergencia, el funcionamiento y la organización del lenguaje en términos anatómicos, fisiológicos, histológicos y bioquímicos; una definición más exacta del fenotipo lingüístico en términos biológicos y, finalmente, una mejor comprensión de su origen evolutivo y de su función biológica. Esta nueva aproximación al lenguaje no dejaría de suponer, con toda probabilidad, un estímulo muy importante para la propia Lingüística teórica, puesto que aportaría nuevos elementos a la discusión que se viene planteando desde hace bastante tiempo acerca de cuestiones tan relevantes como las relaciones existentes entre el lenguaje y la cognición (y aun entre los diferentes componentes del lenguaje, incluyendo su supuesto carácter modular), el patrón de adquisición de la competencia lingüística durante la ontogenia, o el origen (filogenético) del lenguaje, que se ha convertido en una de los cuestiones candentes que más interés está despertando últimamente entre los propios lingüistas.

Referencias Bibliográficas

Baddeley, A. 1992: «Working memory», *Science* 255, págs. 556-559.

Berndt, R. S. y otros 2002: «Grammatical class and imageability in aphasic word production: their effects are independent», *J. Neurolinguist.* 15, págs. 353-371.

Berwick, R. C. 1998: «Language evolution and the Minimalist Program: the origins of syntax», en Hurford, J. R., Studdert-Kennedy, M. y Knight, C. (eds.), *Approaches to the Evolution of Language*, Cambridge, Cambridge University Press, págs. 299-304.

Binder, J. R. y otros 2000: «Human temporal lobe activation by speech and nonspeech sounds», *Cerebr. Cortex* 10, págs. 512-528.

Bishop, D. V. M. 1997: *Uncommon Understanding: Development and Disorders of Language Comprehension in Children*, Londres, Psychology.

Blumstein S. E. 1998: «Phonological aspects of aphasia», en Sarno, M. T. (ed.), *Acquired Aphasia*, San Diego, Academic Press, págs. 157-185.

— 1995: «The neurobiology of language», en Miller, J. y Elmas, P. D. (eds.), *Speech, Lang. Commun*, San Diego, Academic Press, págs. 339-370.

Bock, K. y Levelt W. 1994: «Language production: grammatical encoding», en Gernsbacher, M. A. (ed.), *Handbook of Psycholinguistics*, San Diego, Academic Press, págs. 945-984.

Caplan, D. y otros 1996: «Location of lesions in stroke patients with deficits in syntactic processing in sentence comprehension», *Brain* 119, págs. 933-949.

Caramazza A. y Berndt, R. S. 1978: «Semantic and syntactic processes in aphasia: a review of the literature», *Psychol. Bull.* 85, págs. 898-918.

— y McCloskey, M. 1988: «The case for single patient studies», *Cogn. Neuropsychol.* 5, págs. 517-528.
— y Miceli, G. 1991: «Selective impairment of thematic role assignment in sentence processing», *Brain Lang.* 41, págs. 402-436.
Chomsky N. A. 1965: *Aspects of the Theory of Syntax*, Cambridge, MIT Press.
— 1986: *Knowledge of Language: Its Nature, Origin and Use*, Nueva York, Prager.
Cubelli, R. y Nichelli, P. 1992: «Inner speech in anarthria: neuropsychological evidence of differential effects of cerebral lesions on subvocal articulation», *J. Clin. Exp. Neuropsychol.* 14, págs. 499-517.
Cummings, J. L. 1993: «Frontal-subcortical circuits and human behavior», *Arch. Neurol.* 50, págs. 873-880.
Damasio, H. y otros 1996: «A neural basis for lexical retrieval», *Nature* 300, págs. 499-505.
Deacon, T. W. 2000: «Evolutionary perspectives on language and brain plasticity», *J. Commun. Disord.* 33, págs. 273-291.
Dell, G. y O'Seaghdha, P. 1992: «Stages of lexical access in language production», *Cognition* 42, págs. 287-314.
Dell y otros 1997: «Lexical access in aphasic and nonaphasic speakers», *Psychol. Rev.* 104, págs. 801-838.
Desmond, J. E. y Fiez, J. A. 1998: «Neuroimaging studies of the cerebellum: language, learning and memory», *Trends Cogn. Sci.* 2, págs. 355-362.
— y otros 1997: «Lobular patterns of cerebellar activation in verbal working memory and finger tapping tasks as revealed by functional MRI», *J. Neurosci.* 17, págs. 9675-9685.
Dronkers N. F. y Larsen, J. 2001: «Neuroanatomy of the classical syndromes of aphasia», en Boller, F. y Grafman, J. (eds.), *Handbook of Neuropsychology*, Nueva York, Elsevier Science, págs. 19-30.
— y otros 1995: «Lesion localization in chronic Wernicke's aphasia», *Brain Lang.* 51, págs. 62-65.
— y otros 1992: «The role of Broca's area in Broca's aphasia», *J. Clin. Exp. Neuropsychol.* 14, pág. 198.
— y otros 1994: «A reconsideration of the brain areas involved in the disruption of morphosyntactic comprehension», *Brain Lang.* 47, págs. 461-463.
— y otros 2000: «The neural architecture of language disorders», en Gazzaniga, M. S. (ed.), *The New Cognitive Neurosciences*, Cambridge, MIT Press, págs. 949-961.
Druks, J. 2002: «Verbs and nouns: a review of the literature», *J. Neurolinguist.* 15, págs. 289-315.
Elman, J. y otros 1997: *Rethinking Innateness: A Connectionist Perspective on Development*, Cambridge, MIT Press.
Enard, W. y otros 2002: «Molecular evolution of *FOXP2*, a gene involved in speech and language», *Nature* 418, págs. 869-872
Ferland, R. J. y otros. 2003: «Characterization of Foxp2 and Foxp1 mRNA and protein in the developing and mature brain», *J. Comp. Neurol.* 460, págs. 266-279

Fodor, J. A. 1983: *The Modularity of Mind. An Essay on Faculty Psychology*, Cambridge, MIT Press.
Foygel, D. y Dell, G. S. 2000: «Models of impaired lexical access in speech production», *J. Mem. Lang.* 43, págs. 182-216.
Frangiskakis, J. M. y otros 1996: «LIM-kinase1 hemizygosity implicated in impaired visuospatial constructive cognition», *Cell* 86, págs. 59-69.
Freedman, M. L. y Martin, R. C. 2001: «Dissociable components of short-term memory and their relation to long-term learning», *Cogn. Neuropsychol.* 18, págs. 193-226.
Friederici, A. D. y otros 2000: «Auditory language comprehension: an event-related fMRI study on the processing of syntactic and lexical information», *Brain Lang.* 74, págs. 289-300.
— 2002: «Towards a neural basis of auditory sentence processing», *Trends Cogn. Sci.* 6, págs. 78-84.
Gathercole, S. E. y Baddeley, A. D. 1993: *Working Memory and Language*, Hillside, Lawrence Erlbaum Associates.
Gauthier, I. y otros 1999: «Activation of the middle fusiform *face area* increases with expertise in recognizing novel objects», *Nat. Neurosci.* 2, págs. 568-573.
Gibson, E. 1998: «Linguistic complexity: locality of syntactic dependencies», *Cognition* 68, págs. 1-76.
Graybiel, A. M. 1995: «Building action repertoires: memory and learning functions of the basal ganglia», *Curr. Opin. Neurobiol.* 5, págs. 733-741.
Grossman, M. G. y otros 1991: «Sentence comprehension and praxis deficits in Parkinson's disease», *Neurology* 41, págs. 1620-1628.
Hillis, A. E. y otros 1999: «Making sense out of jargon: a neurolinguistic and computational account of jargon aphasia», *Neurology* 53, págs. 1813-1824.
Howard, D. y Franklin, S. 1988: *Missing the Meaning: A Cognitive Neuropsychological Study of Processing of Words by an Aphasic Patient*, Cambridge, MIT Press.
Hubel, D. y Wiesel, T. 1962: «Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex», *J. Physiol.* 160, págs. 106-154.
Indefrey, P. y Levelt, W. 2000: «The neural correlates of language production», en Gazzaniga, M. S. (ed.), *The New Cognitive Neurosciences*, Cambridge, MIT Press, págs. 845-865.
— y otros 2001: «A neural correlate of syntactic encoding during speech production». *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, págs. 5933-5936.
Jackendoff, R. 2002: *Foundations of Language: Brain, Meaning, Grammar, Evolution*, Oxford, Oxford University Press.
Joanisse, M. y Seidenberg, M. 1998: «Specific language impairment: a deficit in grammar or processing», *Trends Cogn. Sci.* 2, págs. 240-247.
Johnson, M. H. 2000: «Functional brain development in infants: Elements of an interactive specialization framework», *Child Dev.* 71, págs. 75-81.
— 2003: «Development of human brain functions», *Biol. Psychiatry* 54, págs. 1312-1316.

Just, M. A. y otros 1996: «Brain activation modulated by sentence comprehension», *Science* 274, págs. 114-116.
Kaan, E. y Swaab, T. Y. 2002: «The brain circuitry of syntactic comprehension», *Trends Cogn. Sci.* 6, págs. 350-356.
Karmiloff-Smith, A. 1992: *Beyond Modularity: A Developmental Perspective on Cognitive Science*, Cambridge, MIT Press.
— 1998: «Development itself is the key to understanding developmental disorders», *Trends Cogn. Sci.* 2, págs. 389-398.
Kimura, D. 1993: *Neuromotor Mechanisms in Human Communication,* Nueva York, Oxford University Press.
Kosik, K. S. 2003: «Beyond phrenology, at last», *Nat. Rev. Neurosci.* 4, págs. 234-239
Kutas, M. y Federmeier, K. D. 2000: «Electrophysiology reveals semantic memory use in language comprehension», *Trends Cogn. Sci.* 4, págs. 463-470.
Lai, C. S. y otros 2001: «A novel forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder», *Nature* 413, págs. 519–523
Larsell, O. y Jansen, J. 1972: *The Human Cerebellum, Cerebellar Connections, and Cerebellar Cortex*, Mineápolis, Univerity of Minnesota Press.
Leonard, L.B. 1998: *Children with Specific Language Impairment*, Cambridge, MIT Press.
Lieberman, P. 1984: *The Biology and Evolution of Language*, Cambridge, Harvard University Press.
— 2002: «On the nature and evolution of the neural bases of human language», *Am. J. Phys. Anthropol.* 45, págs. 36-62.
Lightfoot, D. 1983: *The Language Lottery: Toward a Biology of Grammars*, Cambridge, MIT Press.
Luna, B. y otros 2001: «Maturation of widely distributed brain function subserves cognitive development», *Neuroimage* 13, págs. 786-793.
Marsden, C. D. y Obeso, J. A. 1994: «The functions of the basal ganglia and the paradox of sterotaxic surgery in Parkinson's disease», *Brain* 117, págs. 877-897.
Martin, A. y otros 1995: «Discrete cortical regions associated with knowledge of color and knowledge of action», *Science* 270, págs. 102-l05.
Martin, R. C. 2003: «Language processing: functional organization and neuroanatomical basis», *Annu. Rev. Psychol.* 54, págs. 55-89.
— y Romani, C. 1994: «Verbal working memory and sentence comprehension: a multiple-components view», *Neuropsychology* 8, págs. 506-523.
McArthur, G. M. y Bishop, D. V. M. 2001: «Auditory perceptual processing in people with reading and oral language impairments: Current issues and recommendations», *Dyslexia* 7, págs. 150-170
Miceli, G. y otros 1989: «Variation in the pattern of omissions and substitutions of grammatical morphemes in the spontaneous speech of socalled agrammatic patients», *Brain Lang.* 36, págs. 447-492.
Mohr, J. P. y otros 1978: «Broca aphasia: pathologic and clinical», *Neurology* 28, págs. 311-24.

Molinari, M. y otros 1997: «Verbal fluency and agrammatism», *Int. Rev. Neurobiol.* 41, págs. 325-339.

Monchi, O. y otros 2001: «Wisconsin Card Sorting revisited: distinct neural circuits participating in different stages of the task identified by event related functional magnetic resonance imaging», *J. Neurosci.* 21, págs. 7733-7741.

Moro, A. y otros 2001: «Syntax and the brain: disentangling grammar by selective anomalies», *Neuroimage* 13, págs. 110-118.

Nespoulous, J. L. y otros 1988: «Agrammatism in sentence production without comprehension deficits: reduced availability of syntactic structures and/or of grammatical morphemes? A case study», *Brain Lang.* 33, págs. 273-295.

Neville, H. J. y Bavelier, D. 1998: «Neural organization and plasticity of language», *Curr. Opin. Neurobiol.* 8, págs. 254-258.

— y otros 1992: «Fractionating language: Different neural subsystems with different sensitive periods», *Cereb. Cortex* 2, págs. 244-258.

Nickels L. 2001: «Spoken word production», en Rapp, B. (ed.), *The Handbook of Cognitive Neuropsychology: What Deficits Reveal About the Human Mind*, Filadelfia, Psychology Press/Taylor y Francis, págs. 291-320.

Nobre, A. C. y Plunkettt, K. 1997: «The neural system of language: structure and development», *Curr. Opin. Neurobiol.* 7, págs. 262-266.

Norris, D. y Wise, R. 2000: «The study of prelexical and lexical processes in comprehension: psycholinguistics and functional neuroimaging», en Gazzaniga, M. S. (ed.), *The New Cognitive Neurosciences*, Cambridge, MIT Press, págs. 867-880.

Paterson, S. J. y otros 1999: «Cognitive modularity and genetic disorders», *Science* 286, págs. 2355-2357.

Poeppel D. 2001: «Pureword deafness and the bilateral processing of the speech code», *Cogn. Sci.* 25, págs. 679-693.

Pulvermüller, F. 2002: «A brain perspective on language mechanisms: from discrete neuronal ensembles to serial order», *Prog. Neurobiol.* 67, págs. 85-111

Rapp, B. y Goldrick, M. 2000: «Discreteness and interactivity in spoken word production», *Psychol. Rev.* 107, págs. 460-499.

Roskies, A. L. y otros 2001: «Task-dependent modulation of regions in the left inferior frontal cortex during semantic processing», *J. Cogn. Neurosci.* 13, págs. 829-843.

Shelton, J. R. y Caramazza, A. 2001: «The organization of semantic memory», en Rapp, B. (ed.), *The Handbook of Cognitive Neuropsychology: What Deficits Reveal About the Human Mind,* Filadelfia, Psychology Press/Taylor y Francis, págs. 423-443.

Sieratzki J. y Woll, B. 2002: «Toddling into language: precocious language development in motor-impaired children with spinal muscular atrophy», *Lingua* 112, págs. 423-433.

Smith, N. V. 1999: «Dissociation and modularity», en Banich, M. T. y Mack, M. (eds.), *Mind, Brain and Language: Multidisciplinary Perspectives,* Hillsdale, Erlbaum.

— y Tsimpli, I. M. 1995*: The Mind of a Savant: Language-Learning and Modularity*, Oxford, Blackwell.

St. George, M. y otros 1999: «Semantic integration in reading: engagement of the right hemisphere during discourse processing», *Brain* 122, págs. 1317-1325.

— y otros 1997: «Individual differences in inference generation: an ERP analysis», *J. Cogn. Neurosci.* 9, págs. 776-787.

Stromswold, K. y otros 1996: «Localization of Syntactic Comprehension by Positron Emission Tomography», *Brain Lang.* 52, págs. 452-473.

Tallal, P. y otros 1993: «Neurobiological basis of speech: a case for the pre-eminence of temporal processing», en Tallal, P., Galaburda, A. M., Llinas, R. R. y von Euler, C. (eds.), *Ann. NY Acad. Sci: Temporal Information Processing in the Nervous System,* Vol. 682, Nueva York, New York Academy of Sciences, págs. 27-47

Teramitsu, I. y otros 2004: «Human brain predicts functional interaction», *J. Neurosci.* 24, págs. 3152-3163

Ullman, M. y otros 1997: «A neural dissociation within language: lexicon a part of declarative memory, grammar processed by procedural system», *J. Cogn. Neurosci.* 9, págs. 266-276.

Wang 2000 (v. pág. 477).

Zatorre, R. J. y otros 1992: «Lateralization of phonetic and pitch discrimination in speech processing», *Science* 256, págs. 846-849.

Zingeser, L. B. y Berndt, R. S. 1990: «Retrieval of nouns and verbs in agrammatism and anomia», *Brain Lang.* 39, págs. 14-32.