

FUNDAMENTOS NEUROCOGNITIVOS DEL PROCESAMIENTO LINGÜÍSTICO*

THE NEUROCOGNITIVE BASES OF LINGUISTIC PROCESSING

Olga Ivanova

UNIVERSIDAD DE SALAMANCA, FACULTAD DE FILOLOGÍA,
DEPARTAMENTO DE LENGUA ESPAÑOLA

RESUMEN

La investigación neurocientífica más reciente ha cambiado la perspectiva sobre los procesos neurocognitivos que subyacen al procesamiento lingüístico. Desde el ámbito de las ciencias cognitivas, el lenguaje —concebido como un órgano biológico con sustrato genético y fisiológico que se ha desarrollado en el proceso evolutivo— se define como una función cognitiva con arquitectura neuronal compleja manifiesta en redes de activación e interacción neuronal. El presente trabajo parte de esta definición para ofrecer, a partir de la revisión de las investigaciones neurolingüísticas más recientes, una perspectiva renovada sobre los fundamentos neurocognitivos que subyacen al procesamiento lingüístico. Después de referir el sustrato genético y la adaptación fisiológica del cerebro humano como condiciones sine qua non para el surgimiento de la habilidad lingüística, el trabajo debate sobre la lateralización hemisférica del procesamiento del lenguaje y revisa el concepto de la activación neuronal asociada al procesamiento de niveles lingüísticos específicos.

PALABRAS CLAVE: proceso neurocognitivo; hemisferios cerebrales; red neuronal; procesamiento del lenguaje; activación neuronal

* La autora quiere expresar su agradecimiento a los revisores anónimos de este trabajo por sus valiosos comentarios y sugerencias.

ABSTRACT

Recent neuroscientific research has influenced our vision of the neurocognitive bases of language processing. Language is now perceived as a biological organ with genetic and physiological substratum, which emerged over the course of evolution. It is defined as a cognitive function with a complex neural architecture, expressed through cortical activation and interaction networks. This work expands on this definition of language and reviews the findings of the most recent neurolinguistic research for a renewed view of the neurocognitive bases of language processing. Once the genetic basis and the physiological adaptation of the human brain are identified as the mandatory foundation for the development of language skills, this work focuses on the issue of hemispheric lateralization of language processing and discusses the question of neural activation associated with the processing at specific language levels.

KEYWORDS: neurocognitive process; brain hemispheres; neural network; language processing; neuronal activation

Fecha de recepción del artículo: 18 de diciembre de 2016

Fecha de recepción de la versión revisada: 15 de junio de 2017

Fecha de aceptación: 20 de junio de 2017

La correspondencia relacionada con este artículo debe dirigirse a:

Olga Ivanova

olga.ivanova@usal.es

1. INTRODUCCIÓN

En el número 63 de la revista *Estudios de Lingüística Aplicada*, J. A. Caballero Meneses (2016) publicó una nota sobre la organización cerebral de la prosodia. La importancia de aquella publicación radica —aparte del interés específico que suscita en relación con la gestión neurobiológica de los fenómenos suprasegmentales— en un hecho que, desde la lingüística, venimos contemplando desde hace pocos años. En contraste con la perspectiva tradicional sobre los fundamentos neurocognitivos y neurobiológicos subyacentes al lenguaje humano, la lingüística —por fin— ha tomado las riendas de un campo de estudio históricamente explorado por los psicólogos. Las cuestiones de cómo se originó el lenguaje humano y cómo es gestionado por nuestro órgano más importante, el cerebro, han pertenecido, hasta hace relativamente poco, al ámbito de estudio exclusivo de las ciencias cognitivas (Chater & Manning, 2006: 335), disciplinas más enfocadas a los procesos mentales que lingüísticos.

No obstante, resulta esencial entender la relación del lenguaje y de su procesamiento neurocognitivo desde el prisma de la lingüística. En primer lugar, porque la perspectiva lingüística sobre los componentes de la habilidad comunicativa y simbólica que denominamos *lenguaje* es más específica (Fajardo & Moya, 1999: 3) y ofrece, por tanto, una visión más técnica y especializada en cuanto a la correlación entre unidades del habla y procesos neuronales (activación cortical funcional, resolución temporal y localización de la misma, o dinámica neuronal; Del Río, Santiuste, Capilla, Maestú, Campo, Fernández Lucas & Ortiz, 2005). En segundo lugar, porque una visión e interpretación del sustrato neurológico del habla, postulada desde el análisis de la lengua, nutre el diálogo entre los diversos ámbitos de la lingüística teórica y, sobre todo, de la lingüística aplicada. De hecho, la aproximación a nuestra disciplina del conocimiento sobre los fundamentos neurocognitivos asociados al lenguaje ya ha dado frutos manifiestos, por ejemplo, en el desarrollo y la puesta en práctica de la *neurodidáctica*, un enfoque pedagógico basado en los criterios de estimulación cerebral (Ivanova, 2014, 2017).

Siguiendo esta línea, el objetivo principal de este trabajo consiste en ofrecer a los lingüistas un estado de la cuestión actualizado sobre los fundamentos neurocognitivos del procesamiento del lenguaje desde el prisma de nuestra ciencia.

El procesamiento lingüístico es un complejo sistema de niveles y procesos cognitivos que, en los humanos, forman una arquitectura funcional (Véliz, Riffó & Arancibia, 2010: 75). Indagar sobre cómo ocurre tal procesamiento aporta importantes conocimientos para las diferentes ramas de la lingüística. Saber qué mecanismos neurobiológicos y neurocognitivos intervienen directamente en el procesamiento de la competencia lingüística —aquella que hace posible el uso de la lengua en un contexto dado (*knowledge processing*)— o en el procesamiento evolutivo —aquel que hace posible el aprendizaje de una lengua (*developmental processing*) (Sharwood Smith, 2000: 10)— puede beneficiar estudios con numerosos enfoques tanto teóricos como prácticos. Adentrarse en el procesador lingüístico humano, un mecanismo computacional separado de los conocimientos de una lengua específica (Pienemann, 1998: 5), supone comprender no solo los principios que sigue el desarrollo lingüístico de un ser humano, sino también por qué la adquisición del lenguaje debe ir necesariamente vinculada a su aprendizaje; por qué ese aprendizaje, a veces, falla, o por qué algunos contenidos del sistema lingüístico implican mayores problemas en el progreso individual.

Los últimos avances de la neurociencia, basados en la experimentación neurofisiológica (EEG y MEG)¹ y metabólico-funcional (IRMF)² (Friederici, 2011: 1357), han hecho posible acercarse al procesamiento lingüístico como fenómeno absoluto y no lingüísticamente relativo desde una perspectiva compleja, que tiene en cuenta no solo la activación neuronal que es específica del lenguaje sino también la implicación de los procesos mnésicos, particularmente, de la memoria de trabajo (Baddeley, 2003: 203–204), o bien de modelos probabilísticos (Chater & Manning, 2006). A pesar de ser un proceso cognitivo como muchos otros (Pickering, Clifton & Crocker, 2006: 2), el procesamiento lingüístico destaca por su gran complejidad como facultad mental debido al muy elevado número de niveles neuronales que implica y a la ambigüedad inherente a los mismos en relación con diferentes niveles lingüísticos (fonético, semántico o incluso sintáctico) (Garrod & Pickering, 1999: 1).

El cerebro humano es capaz de gestionar las ambigüedades lingüísticas en la interacción diaria de manera veloz y eficaz (Garrod & Pickering, 1999: 2) y

¹ EEG, electroencefalograma; MEG, magnetoencefalograma.

² IRMF, imagen por resonancia magnética funcional.

de forma diferenciada (Howard, 2005: 157) gracias al sustrato neuroanatómico y neurocognitivo que le subyace. Existen cuatro características perceptivas esenciales para el procesamiento lingüístico: el soporte genético, el diseño fisiológico, la organización anatómico-funcional y la funcionalidad de múltiples niveles. Estas hacen posible que los humanos dispongamos de la habilidad, destreza única y privativa de la especie, de reconocer y procesar el lenguaje (Chomsky, 2003: 18). Conocer cuáles son los fundamentos de estas cuatro características perceptivas es esencial para explicar los diferentes aspectos teóricos y prácticos de la manifestación del lenguaje. En relación con su origen como un proceso cognitivo superior y a su localización en el cerebro humano, en las siguientes páginas se ofrecerá una síntesis muy breve de los principales saberes actuales en torno a las bases neurocognitivas del procesamiento lingüístico. Dicha exposición seguirá la hipótesis de que el lenguaje es una función cognitiva desarrollada de forma privativa por la especie humana como consecuencia de su evolución neurobiológica y anatómica y, a partir de la misma, desarrollará aspectos de la genética, fisiología y especialidad cerebral humanas que demuestran la existencia de un mecanismo neurocognitivo específico para la capacidad lingüística.

2. EL SUSTRATO DEL LENGUAJE: DE LA GENÉTICA A LA FISIOLÓGÍA

Lejos de la polémica que ha existido desde la antigüedad sobre el origen del lenguaje, la neurobiología deja claro que esta capacidad exclusivamente humana cuenta con un sustrato biológico innato (Lieberman, 2006: 218). Si bien es cierto que muchos componentes genéticos, evolutivos o neuronales subyacentes al lenguaje humano también están presentes en otras especies (Brainard & Fitch, 2014: 8), el *Homo sapiens* ha contado con una combinación de factores, adaptaciones genéticas y fisiológicas, por un lado (Arif, 2009: 174; Castaño, 2003: 781) y, por el otro, el desarrollo del control cognitivo y ejecutivo (Hage & Nieder, 2016: 814), que lo han convertido en un animal con habilidades expresivas superiores. Estas se manifiestan, sobre todo, en su capacidad única de emitir, con base en reglas gramaticales específicas y a partir de una serie finita de unidades sonoras, un número ilimitado de significados (Gacto, Sánchez & Gacto, 2006: 120). Las adaptaciones genéticas y fisiológicas del *Homo sapiens* han sido el

primer eslabón para el desarrollo del habla, y de allí parece correcto sostener que el lenguaje humano cuenta con un sustrato genético y fisiológico específico.

2.1. *El sustrato genético del órgano del lenguaje*

El fundamento genético del lenguaje ha sido estudiado desde hace relativamente poco. Sin embargo, no parece haber duda de que el cerebro humano tiene una predisposición genética para el lenguaje, basada en la ontogénesis de la expresión verbal (Benson, Whalen, Richardson, Swainson, Clark, Lai & Liberman, 2001: 365). Dicha predisposición genética supone la existencia de genes directamente involucrados en la regulación de la capacidad lingüística humana (Dediu, 2011), pese a que no siempre sean exclusivos de esta función cognitiva superior.

El descubrimiento de los genes del lenguaje comenzó con el estudio del famoso caso de la familia KE (Fisher, Vargha-Khadem, Watkins, Monaco & Pembrey, 1998; Lai, Fisher, Hurst, Vargha-Khadem & Monaco, 2001), una familia británica en la que casi la mitad de los miembros presentaba trastorno específico del lenguaje. Un examen genético reveló una mutación disfuncional en el gen FOXP2 (Nudel & Newbury, 2013), que desde entonces se ha vinculado de forma directa al correcto desarrollo de la capacidad de habla y lenguaje en humanos.

Aunque la mutación del FOXP2 también deriva en trastornos no lingüísticos (Nudel & Newbury, 2013), hoy en día hay consenso sobre su condición como gen primario para el desarrollo del lenguaje (Enard, Przeworski, Fisher, Lai, Wiebe, Kitano, Monaco & Pääbo, 2002: 869), pues su importancia no es nada desdeñable para comprender por qué solo los humanos tienen esta función cognitiva superior. Desde el punto de vista evolutivo, una mutación de FOXP2 en el *Homo sapiens* como proceso selectivo dio lugar a cambios en la codificación de aminoácidos y polimorfismo de nucleótidos (Enard *et al.*, 2002: 869), por lo que posibilitó el desarrollo del lenguaje humano como medio de expresión autónomo (Gacto *et al.*, 2006: 123). Esta mutación no ocurrió, sin embargo, en otras especies en las que este gen se encuentra presente (Nudel & Newbury, 2013), entre las que se hallan otros *Hominidae* (como los chimpancés, las gorilas, los orangutanes o los bonobos).

El papel que el gen FOXP2 —con expresión exclusiva en el cerebelo, el tálamo, el núcleo caudado y el putamen (Nudel & Newbury, 2013: 551)— desempeña

en la sustentación genética del lenguaje humano es trascendental. Su insuficiencia deriva durante la embriogénesis en la formación anormal de las estructuras neuronales necesarias para el correcto desarrollo del habla (Lai *et al.*, 2001; Nudel & Newbury, 2013: 556). La mutación de FOXP2, además, puede dar lugar a diversos trastornos del lenguaje (Newbury, Bonora, Lamb, Fisher, Lai, Baird, Jannoun, Slonims, Stott, Merricks, Bolton, Bailey, Monaco & The International Molecular Genetic Study of Autism Consortium, 2002: 1318), al tiempo que su correcta expresión génica es responsable de que el procesamiento lingüístico se realice de manera adecuada (Lai *et al.*, 2001; Nudel & Newbury, 2013).

A pesar de la gran importancia de FOXP2, este no es el único gen que regula la función lingüística humana. Se ha descrito, sobre todo gracias a estudios de diferentes trastornos del lenguaje y del habla, la participación de muchos otros genes en la regulación de esta función cognitiva. Destacan, por ejemplo, el gen COMT, codificador de la catecol-O-metiltransferasa que degrada el neurotransmisor dopamina, el cual lleva a cabo el correcto desarrollo de la habilidad de percepción y procesamiento lingüístico en niños (Sugiura, Toyota, Matsuba-Kurita, Iwayama, Mazuka, Yoshikawa & Hagiwara, 2017), o el gen CNTNAP2, cuya mutación se vincula con el retraso del desarrollo del lenguaje, sobre todo en el autismo (Toma, Hervás, Torrico, Balmaña, Salgado, Maristany, Vilella, Martínez Leal, Planelles, Cuscó, Del Campo, Pérez Jurado, Caballero Andaluz, De Diego Otero, Pérez Costillas, Ramos Quiroga, Ribasés, Bayés & Cormand, 2013). Numerosos estudios centrados en los trastornos específicos del lenguaje (TEL) y la dislexia también han destacado la implicación de genes como ATP13A4 (Benítez Burraco, 2006), ASPM, MCPH1, GLUD1-GLUD2 (Ramos Valencia, 2014), CNTNAP2, KIAA0319 o DCDC2 (Dediu, 2011) en el fundamento genético del lenguaje. Algunos de estos genes (como variantes en KIAA0319, DCDC2, ACOT13, DYX1C1, DYX3, FOXP2 y CNTNAP2) están vinculados a la variación en las estructuras cerebrales relacionadas con el lenguaje (Gialluisi, Guadalupe, Francks & Fisher, 2017), mientras que otros (como DYX1C1, DCDC2, KIAA0319, ROBO1, CMIP, ATP2C2 o CNTNAP2) repercuten en el correcto desarrollo de la función lingüística (Jiménez Bravo, Marrero & Benítez Burraco, 2017; Wang, Zhou, Gao, Chen, Xia, Xu, Huen, Siok, Jiang, Tan & Sun, 2015).

Si bien el sustrato genético del lenguaje humano sigue siendo un enigma por descifrar, parece del todo acertada la observación de Benítez Burraco (2006: 46) sobre la posibilidad de que el programa genético para el lenguaje y el programa genético para la cognición general se solapen en el *Homo sapiens*. En otras palabras, aunque existen genes de mayor implicación en el lenguaje, su correcto desarrollo también se fundamenta en otros genes de funcionalidad más extensa. Esta idea concuerda con la hipótesis de que la variabilidad y la complejidad genética subyacente al lenguaje podría ser discreta a niveles específicos del sistema lingüístico (Dediu, 2011) e incluso a nivel ontogenético (Gialluisi *et al.*, 2017).

2.2. *La adaptación fisiológica para el lenguaje*

Así como el sustrato genético es esencial para el correcto desarrollo del procesamiento del lenguaje, ya que su alteración ha demostrado tener graves secuelas en la gestión de la facultad lingüística (Benítez Burraco, Lattanzi & Murphy, 2016; Murphy & Benítez Burraco, 2016), también lo es la adaptación fisiológica del sistema nervioso central humano, ligada al sustrato genético responsable de las estructuras neuronales necesarias para ello (Benítez Burraco, 2006: 39). Si bien, desde el punto de vista anatómico, se especula sobre la relación entre el desarrollo de la habilidad lingüística en humanos y la adaptación orgánico-morfológica del *Homo sapiens* (Fitch, 2012), desde el punto de vista fisiológico el lenguaje humano se interpreta a partir de la adaptación de las estructuras cerebrales a esta función cognitiva.

En este sentido, el origen del lenguaje y de su procesamiento se vincula de manera más directa a las especializaciones neurológicas (cerebrales) que a las anatómicas (López García, 2005: 59). La capacitación neurocognitiva fue clave para que los humanos desarrollaran el lenguaje que los hiciera distintos a otras especies, incluso las más cercanas, como los primates (Lieberman, 2007: 47). Frente a los homínidos, solo *Homo sapiens* pudo adquirir, en la co-evolución anatómica, la capacidad de gestionar mentalmente sistemas tan complejos como el léxico y la sintaxis (Lieberman, 2007: 52).

El proceso evolutivo más importante en la adaptación del cerebro humano a la futura habilidad de procesar y almacenar el lenguaje consistió en la expansión física del encéfalo, que no siguió la regla peso-volumen, sino la regla de

surcación —la formación de numerosas circunvoluciones cerebrales— la cual posibilitó la formación de un número significativamente mayor de conexiones neuronales (López García, 2005: 59). La reestructuración evolutiva del cerebro, manifiesta en el aumento del volumen en correspondencia con el aumento de la complejidad estructural (Benítez Burraco, 2007: 38), permitió la ejecución de los procesos cognitivos superiores, a los que pertenece el lenguaje. En ello desempeñó un papel fundamental el progreso no solo de funciones cognitivas sino también de funciones motoras. Contrariamente a otras especies, solo los humanos han desarrollado conexiones directas adicionales de la corteza motora con el núcleo ambiguo para permitir el control volitivo de los músculos craneal y laríngeo involucrados en la producción del habla; así como conexiones entre el ejecutivo prefrontal central con el sistema de vocalización, clave para el desarrollo del habla y lenguaje humanos (Hage & Nieder, 2016: 817–818, 824).

Curiosamente, el desarrollo fisiológico del cerebro para hacer posible el procesamiento lingüístico estuvo necesariamente ligado a una serie de *desventajas* (o costes), como la necesidad de mayor energía para mantener el cerebro en función o una infancia significativamente más larga en los humanos que en otras especies, que permite el crecimiento completo del cerebro (Livingstone & Fyfe, 2000: 199). Como resultado, los humanos contamos con un órgano lingüístico, de sustrato biológico (Chomsky, 2003: 15), que no cuenta con una localización anatómica concreta (Benítez Burraco, 2007: 38) sino con una localización cognitiva (Anderson & Lightfoot, 2002: 3). Los resultados de las investigaciones más recientes han descartado la viabilidad de la teoría clásica que ubicaba el lenguaje en las zonas tradicionales fijas (las áreas de Broca y Wernicke) y han puesto de manifiesto que el órgano del lenguaje se extiende por diferentes zonas del cerebro.

El órgano del lenguaje se modula, durante los primeros años de vida, en función de la lengua materna y, por tanto, de la exposición a un sistema lingüístico concreto (Perani, Dehaene, Grassi, Cohen, Cappa, Dupoux, Fazio & Mehler, 1996: 2439). Ello hace más razonable concebir el lenguaje como un sistema computacional ubicado en el cerebro, que se encarga de calcular las transformaciones entre la conceptualización y la señal acústica (Hickok, 2009: 122). Si bien es cierto que otras especies (sobre todo los homínidos) también disponen de la red motora vocal primaria que permite la producción de las vocalizaciones ge-

néticamente predeterminadas, solo los humanos tienen a su disposición una red motora articular volitiva —subdesarrollada en el cerebro de los primates— que consiste en estructuras corticales determinantes para el control del lenguaje: el giro frontal inferior, la corteza premotora ventral y la corteza motora primaria ventrolateral con inclusión de la corteza motora facial y laringal (Hage & Nieder, 2016: 814, 817). En ello deriva que los humanos dispongan de una facultad comunicativa que combina de manera simultánea unidades con valor simbólico, condición que ninguna otra especie filogenéticamente cercana comparte (Benítez Burraco, 2007: 35–36).

3. LA ORGANIZACIÓN CEREBRAL DEL PROCESAMIENTO LINGÜÍSTICO

Concebir el procesamiento y la producción lingüística como órganos biocognitivos ha supuesto un importante cambio de perspectiva sobre la ubicación neuronal del lenguaje. Si bien la clásica postura sobre la localización del lenguaje en las áreas de Broca y Wernicke sigue siendo defendida, sobre todo en los estudios neurológicos y afasiológicos (Ardila, Bernal & Rosselli, 2016a: 97), numerosos estudios experimentales basados en neuroimagen han ido cuestionando la viabilidad funcional de dicha postura y han sostenido la distribución del procesamiento lingüístico en un número significativamente mayor de zonas corticales y subcorticales. Como resultado, se ha cuestionado una de las perspectivas aparentemente más sólidas sobre la organización cerebral del lenguaje y de su procesamiento: su ubicación lateralizada fija. Frente a este modelo clásico, la propuesta de un modelo funcional y neuro-anatómico del procesamiento lingüístico —que entiende el lenguaje como un conjunto de activaciones funcionales en regiones cerebrales específicas, relacionadas entre sí tanto a nivel funcional como a nivel estructural mediante fibras de materia gris y blanca— resulta más adecuada (Friederici, 2009: 175; 2012: 262).

3.1. *¿Existe la lateralización cerebral del lenguaje?*

Una de las posturas más robustas sobre la descripción de la organización cerebral del lenguaje sostiene su lateralización —en línea con las observaciones sobre la asimetría general del cerebro humano que sirve como línea divisoria

entre el *Homo sapiens* y los demás homínidos (Hervé, Zago, Petit, Mazoyer & Tzourio-Mazoyer, 2013: 69; Williams, Close, Giouzeli & Crow, 2006: 1). Desde este punto de vista, el procesamiento del lenguaje cuenta con una ubicación asimétrica que se manifiesta en la activación de las áreas de Broca y Wernicke, correspondientes al pie de la tercera circunvolución frontal y a las regiones posteriores de la primera circunvolución temporal con alcance de zonas parietales adyacentes del hemisferio izquierdo, respectivamente (Pérez Pàmies, 1998: 213); y del fascículo arqueado, el punto de unión de ambas áreas (Wilson & Keil, 2001: 449). Consensuadamente, el área de Broca, cercana al lóbulo frontal izquierdo, se ocupa de la producción del lenguaje, en particular de la articulación y del ordenamiento de fonemas en unidades mayores y del acceso léxico; al tiempo que el área de Wernicke, encargada de la comprensión y el procesamiento lingüístico, lleva a cabo la descodificación fonémica (Castaño, 2003: 781; Hage & Nieder, 2016: 817; Turkington & Mitchell, 2010: 129).

Sin embargo, desde la perspectiva neurocognitiva no es del todo correcto considerar estas zonas cerebrales como áreas específicas del lenguaje (Hagoort, 2005: 419). En primer lugar, porque tanto el área de Broca como el área de Wernicke se encargan de otras funciones que no compelen al lenguaje (véase, para la descripción funcional de estas áreas, Nishitani, Schürmann, Amunts & Hari (2005)); y, en segundo lugar, porque el procesamiento lingüístico, según han demostrado las últimas investigaciones, se extiende más allá de las regiones cerebrales señaladas (Lieberman, 2007: 47). Esta extensión se manifiesta no tanto como una ubicación fija, sino más bien como una serie de activaciones de redes o circuitos (Ardila, Bernal & Rosselli, 2016a, 2016b). Ello permite definir el procesamiento lingüístico como un proceso dinámico que involucra una extensa red de áreas cerebrales (Conway & Pisoni, 2008: 129), con desplazamiento a zonas adicionales a las áreas de Broca y Wernicke (Benítez Burraco, 2006: 39).

Si bien es cierto que lesiones en las áreas específicas de Broca y Wernicke conducen a graves secuelas en la habilidad lingüística —la afasia motora y la afasia sensorial, respectivamente (Nishitani *et al.*, 2005: 60)—, su participación en el procesamiento lingüístico no es exclusiva. Es por ello esencial tener en cuenta que los diferentes procesos lingüísticos determinan, además de la activación de regiones con vinculación específica al lenguaje, actividad en zonas circunvecinas y zonas externas que hacen posible un procesamiento cognitivo

global. Este es el caso, por ejemplo, del lóbulo occipital, encargado de procesos como la atención (Nieuwenhuys, Voogd & Van Huijzen, 2009: 600) y el procesamiento y la percepción visual (Martín Cuenca, 2006: 34; Nogales Gaete, Donoso & Verdugo, 2005: 95), que participan activamente en el procesamiento lingüístico a partir de la lectura (Al-Tubaikh, 2017: 118); así como del giro angular en el lóbulo parietal, encargado del relevo auditivo-visual (Pérez Pàmies, 1998: 214), que también facilita asociaciones entre palabras, sus referentes y sus significados (Al-Tubaikh, 2017: 118), o el de los lóbulos frontal y occipital-temporal, que facilitan la interpretación visual (Brysbaert, Cai & Van Der Haegen, 2012).

Por ello, frente a la lateralización de los procesos lingüísticos del cerebro humano, se está reforzando una postura neurocognitiva que insiste en la consideración de la activación del hemisferio derecho y de la activación hemisférica bilateral en el procesamiento del lenguaje. Esta postura no contradice a la demostrada prominencia funcional del hemisferio izquierdo en la función lingüística (Bookheimer, 2002) tanto en hombres como en mujeres (Frost, Binder, Springer, Hammeke, Bellgowan, Rao & Cox, 1999), pues la predisposición estructural del hemisferio izquierdo para el lenguaje ha demostrado ser innata en humanos, en quienes, además, se refuerza por la modulación de la experiencia (Spironelli & Angrilli, 2009). Sin embargo, es ya un hecho demostrado que la lateralización izquierda para el procesamiento del lenguaje no implica la exclusión de la activación del hemisferio derecho en numerosas tareas lingüísticas. Áreas del hemisferio derecho se activan en las tareas de lectura y reconocimiento visual de palabras (Fiez & Petersen, 1998); en la gestión de procesos paralingüísticos (por ejemplo, el procesamiento de la información prosódica; Beaucousin, Lacheret, Turbelin, Morel, Mazoyer & Tzourio-Mazoyer, 2007) y, en general, en funciones lingüísticas de alto nivel (Vigneau, Beaucousin, Hervé, Jobard, Petit, Crivello, Mellet, Zago, Mazoyer & Tzourio-Mazoyer, 2011). En este respecto, las investigaciones más recientes han demostrado que la activación bilateral y lateralizada, tanto izquierda como derecha, puede ser específica a los diferentes niveles de procesamiento lingüístico.

3.2. *Lateralización y activación en los niveles específicos del procesamiento lingüístico*

Con relación a la activación neuronal que se registra en el procesamiento de los niveles lingüísticos específicos (fonético, morfológico, léxico-semántico, sintáctico o pragmático), cabe destacar dos rasgos: por un lado, la complejidad de las redes encargadas de cada uno de los procesamientos específicos (Vigneau, Beaucousin, Hervé, Duffau, Crivello, Houdé, Mazoyer & Tzourio-Mazoyer, 2006) y, por otro, la participación de áreas no relacionadas directamente con los niveles lingüísticos pero sí necesarias para el procesamiento global (áreas motoras, de memoria y cognición: Bartha, Brenneis, Schocke, Trinká, Köylü, Trieb, Kremser, Jaschke, Bauer, Poewe & Benke, 2003). A ello, es necesario añadir el solapamiento de las áreas que se encargan de procesamientos específicos distintos (por ejemplo, el articulatorio-fonológico y el conceptual-semántico; Flinker, Korzeniewska, Shestyuk, Franaszczuk, Dronkers, Knight & Crone, 2015), que, si bien no significan una necesaria co-localización cortical de las funciones lingüísticas, sí apuntan a que el procesamiento lingüístico no es una estructura modular sino un sistema de redes a gran escala (Vigneau *et al.*, 2006). Aunque ha habido intentos teóricos para describir estas redes (López García, 2014), es necesario tener en cuenta la dificultad de establecer una correlación entre las funciones específicas del lenguaje y estructuras corticales concretas (Benítez Burraco, 2006: 40).

Con relación a la activación neuronal, parece haber consenso sobre el predominio de la activación lateralizada respecto al nivel lingüístico, es decir, de la mayor participación de uno de los hemisferios en la ejecución de una tarea lingüística concreta. Tal activación lateralizada, a menudo correspondiente con una activación bilateral de menor prominencia en el otro hemisferio, quizá pueda estar relacionada con que el hemisferio derecho se especializa en tareas más amplias (por ejemplo, la integración espacio-visual), al tiempo que el hemisferio izquierdo participa fundamentalmente en procesos específicos de alta demanda (Hervé *et al.*, 2013). De esta manera, aunque el procesamiento complejo del lenguaje da lugar a la activación en diferentes áreas de ambos hemisferios (véase, por ejemplo, los estudios de Perani *et al.*, 1996), algunas funciones cuentan con una clara localización lateralizada de las redes de procesamiento complejas.

Ello explica por qué la lateralización es fundamentalmente izquierda en las tareas de procesamiento léxico-semántico, sintáctico y morfológico.

En el caso del procesamiento léxico-semántico, se ha descrito una red de lateralización izquierda que se extiende en las regiones temporales inferiores posteriores (Kuperberg, McGuire, Bullmore, Brammer, Rabe-Hesketh, Wright, Lythgoe, Williams & David, 2000; Rodd, Davis & Johnsrude, 2005) y superiores, así como en el giro frontal interior (Perani, Cappa, Schnur, Tettamanti, Collina, Miguel Rosa & Fazio, 1999: 2339). La lateralización funcional del procesamiento semántico involucra de manera más eficiente diferentes redes del hemisferio izquierdo, y marca una clara superioridad sobre la participación del hemisferio derecho en la codificación del significado (Reilly, Machado & Blumstein, 2015). En cercanía a la semántica, la lateralización izquierda también define el procesamiento de los estímulos sintácticos, que activan las áreas frontal y temporal (Vigneau *et al.*, 2011), así como las vías dorsal y ventral entre las cortezas frontal y temporal inferiores del hemisferio izquierdo (Friederici, 2012: 262). Las redes izquierdas, que involucran áreas temporal-parietales y del giro frontal inferior —conectadas mediante fascículos occipital-frontal, arqueado y longitudinales medio e inferior— son fundamentales para que un hablante comprenda enunciados sintácticos (Hervé *et al.*, 2013).

La lateralización izquierda parece incuestionable en el caso del procesamiento morfológico (Knecht & Lidzba, 2016), el nivel de mayor dificultad en el estudio de la activación neuronal debido a su gran relatividad interlingüística. Al respecto, se ha observado que las diferentes funciones morfológicas se procesan en áreas cerebrales distintas, si bien todas se ubican en el hemisferio izquierdo. Se ha sostenido que hablantes de lenguas con una fuerte relación entre la morfología y la semántica (como el chino) activan, en el procesamiento morfológico, las áreas fuertemente relacionadas con el procesamiento y análisis léxico-semántico, como el giro frontal medio izquierdo, giro frontal inferior ventral o giro temporal medio (Ip, Hsu, Arredondo, Tardif & Kovelman, 2017). Para hablantes de lenguas como el inglés, con fuerte morfología derivacional y de base alfabética, se ha descrito la gran implicación del giro frontal inferior izquierdo, responsable de la segmentación de la estructura morfológica (Zou, Packard, Xia, Liu & Shu, 2016). Además de ello, esta distribución afecta el aspecto de la regularidad/irregularidad morfológica, que determina la activación de áreas fron-

tales izquierdas para las primeras, y de áreas temporales y parietales para las segundas (Ullman, Pancheva, Love, Yee, Swinney & Hickok, 2005).

La mayor participación del hemisferio derecho en el procesamiento lingüístico se ha vinculado, ante todo, al procesamiento fonético-fonológico y pragmático. El hemisferio derecho cuenta con una importante participación en la decodificación de unidades fonético-fonológicas (Specht, 2013) y unidades supraoracionales (como el discurso o la prosodia) (Benítez Burraco, 2007: 37); en la descodificación de transiciones lentas entre formantes (con foco en el giro temporal superior) (McGettigan & Scott, 2012: 271), así como en la integración del *input* fonológico (Van Ettinger-Veenstra, Ragnehed, Hällgren, Karlsson, Landtblom, Lundberg & Engström, 2010: 3485). Los contenidos pragmáticos también se han vinculado en sus diferentes manifestaciones con la activación notoria del hemisferio derecho, en particular, con relación a la interpretación del significado como real o irreal (Kuperberg *et al.*, 2000), la interpretación global del discurso (St George, Kutas, Martínez & Sereno, 1999), así como la comprensión del discurso no literal (por ejemplo, la ironía) (Cheang & Pell, 2006).

A pesar del predominio de un hemisferio en una tarea específica, es incuestionable la participación del otro en el procesamiento del mismo nivel. Así, el hemisferio derecho también participa en las tareas lateralizadas a la izquierda. Es el caso de la descodificación semántica, sobre todo en lo que concierne al procesamiento de relaciones semánticas no cercanas (Schmidt, DeBuse & Seger, 2007); el reconocimiento de las palabras, que determina una activación bilateral (Friederici, 2012: 263), o la integración de información léxica (Van Ettinger-Veenstra *et al.*, 2010: 3485). En este sentido, la investigación experimental ha desmentido la tradicional perspectiva sobre la focalización exclusiva del hemisferio derecho en el procesamiento de la información paralingüística (Chiarello & Beeman, 1998), para confirmar su participación inminente en el procesamiento lingüístico básico normal (Federmeier, Wlotko & Meyer, 2008), si bien con base en computaciones de orden distinto (Chiarello & Beeman, 1998). Se ha demostrado que el papel del hemisferio derecho es esencial en el procesamiento semántico, sobre todo con relación a significados figurados, como la metáfora (Yang, 2014), el procesamiento de inferencias (Chiarello & Beeman, 1998) y de sustantivos abstractos (Perani *et al.*, 1999: 2337), así como de anomalías semánticas (Kuperberg *et al.*, 2000: 334), facilitando princi-

palmente el procesamiento de relaciones semánticas impredecibles (Federmeier *et al.*, 2008). Asimismo, para el procesamiento sintáctico se ha documentado la participación de áreas temporales derechas paralelas al área de Wernicke que también se activan con la integración de la información sintáctica (Van Ertin-ger-Veenstra *et al.*, 2010: 3485).

La participación de ambos hemisferios en el procesamiento lingüístico, aunque de forma asimétrica, supone el aspecto más importante en cuanto a la activación neuronal relacionada con este procesamiento: la bilateralidad, o la participación de ambos hemisferios —si bien no siempre de estructuras paralelas— en la gestión del *input* lingüístico. Uno de los aspectos más importantes de dicha bilateralidad —que ha sido descrita como propia del procesamiento fonético-fonológico (Hickok, 2009: 124, 137; Martin, 2003: 80; Specht, 2013: 5), de la percepción general del habla (Poeppel, 2003: 246) o de la desambigüedad léxica (Klepousniotou, Gracco & Pike, 2014)—, es su frecuente asimetría interhemisférica. Dicha asimetría se conoce como el *gradiente lateral* y, al parecer, no afecta únicamente al procesamiento suprasegmental (Specht, 2013: 6). Así, aunque el procesamiento fonético tiene lugar tanto en áreas cerebrales del hemisferio izquierdo como del hemisferio derecho, las zonas corticales izquierdas demuestran mayor selectividad para el lenguaje frente a sonidos no lingüísticos (la zona posterior del giro temporal superior), así como la capacidad única para diferenciar el lenguaje natural del lenguaje sintético (la zona del giro frontal medio) (Benson *et al.*, 2001) y el procesamiento temporal del habla (McGettigan & Scott, 2012: 271). La participación bilateral puede ocurrir, además, en el procesamiento con fuerte dependencia de alguna función cognitiva como, por ejemplo, la memoria semántica (Bartha *et al.*, 2003), y deja en claro la incongruencia de la afirmación sobre la lateralización neurocognitiva fija del procesamiento lingüístico en los humanos.

4. DISCUSIÓN

Aunque aun quedan muchas incógnitas en lo relativo a la base neurocognitiva del lenguaje (Friederici, 2011: 1357), los avances experimentales de los últimos años han permitido reconsiderar algunos de los aspectos más importantes de cómo el cerebro humano gestiona el *input* lingüístico.

En primer lugar, varios estudios empíricos basados en neuroimagen han dejado en clara evidencia la inexactitud de la supuesta ubicación cortical fija del procesamiento lingüístico como función cognitiva superior. Asimismo, han apuntado a una definición más atinada en términos de un conjunto de circuitos especializados y a menudo solapados, en lo que a la distribución areal se refiere, con otros circuitos funcionales no relacionados con la gestión del lenguaje. Dichos circuitos encargados del procesamiento lingüístico, con mayor localización en las zonas posteriores del encéfalo, se disocian de los circuitos relacionados con la producción lingüística, ubicados en las áreas cerebrales anteriores (Golestani, 2014: 27).

La neuroimagen también ha arrojado luz sobre una de las cuestiones más controversiales en relación con el procesamiento del lenguaje como una función de base genético-evolutiva, que asocia, desde los trabajos pioneros de Paul Broca y Karl Wernicke, la habilidad lingüística de los humanos con la especialización del hemisferio izquierdo. Contra la clásica postura sobre la marcada y definida localización cortical de las funciones lingüísticas, fundamentadas sobre todo en las experiencias clínicas con personas con traumatismos y lesiones en el hemisferio izquierdo (Chiarello & Beeman, 1998), los estudios empíricos de los últimos años confirman que, si bien el hemisferio izquierdo se responsabiliza de las funciones lingüísticas más importantes (Federmeier *et al.*, 2008), el hemisferio derecho también desempeña un papel fundamental en el procesamiento del lenguaje. Al respecto, parece haber consenso en que, a pesar de la participación de ambos hemisferios en el procesamiento del lenguaje, el gradiente lateral apunta a la mayor especialidad del hemisferio izquierdo en el procesamiento de niveles más complejos, como la interpretación léxico-semántica, sintáctica y morfológica. Aun así, en términos neurocognitivos, el procesamiento lingüístico no es una función exclusiva del hemisferio izquierdo, sino una interacción entre las diferentes estructuras cerebrales de ambos hemisferios cerebrales (Specht, 2013: 6).

Conocer los fundamentos neurocognitivos del procesamiento lingüístico puede tener varias aplicaciones de peso. En primer lugar, y como es bien sabido, tiene una clara repercusión en el análisis de las pérdidas parciales del lenguaje en traumatismos encefálicos, así como en la recuperación de la habilidad verbal, teniendo en cuenta que el procesamiento y la producción lingüística se basan en áreas corticales diferentes (Buchsbaum, Hickok & Humphries, 2001). En consecuencia, una función pasiva (como es el procesamiento lingüístico) no tiene

por qué modificarse en el caso de la alteración de una función activa (como es la producción lingüística).

En segundo lugar, comprender cómo los humanos procesan el lenguaje en su globalidad y en niveles específicos del sistema lingüístico puede significar una importante aportación a diferentes enfoques de la lingüística aplicada, en particular, a la didáctica de lenguas maternas, lenguas segundas y lenguas extranjeras. No es objeto de este trabajo entrar en detalle en este asunto, pero cabe mencionar el rápido avance actual de la neurodidáctica, una estrategia pedagógica basada en la aplicación de los conocimientos sobre los procesos neurocognitivos (Ivanova, 2014, 2017).

Además, el conocimiento sobre los procesos neurocognitivos subyacentes al procesamiento del lenguaje es fundamental para una mejor comprensión de los orígenes del lenguaje humano, su evolución biológica y cultural, el surgimiento de la diversidad lingüística y otros aspectos teóricos de nuestra ciencia.

En definitiva, en este trabajo se ha pretendido ofrecer a todos los especialistas en lenguaje un breve estado de la cuestión sobre los fundamentos neurocognitivos del procesamiento lingüístico que, por un lado, desmiente algunas de las afirmaciones más tradicionales sobre el tema en cuestión (como, por ejemplo, la ubicación fija y lateralizada de la función lingüística) y, por el otro, proporciona una serie de evidencias sobre el funcionamiento neurocognitivo del lenguaje con el fin de aportar información de interés para ciertas áreas de estudio, como la didáctica, los estudios del bilingüismo o la logopedia. Cabe señalar que este trabajo es solamente una aproximación al tema que nos concierne, en tanto que el cuerpo de investigaciones sobre diferentes aspectos del procesamiento neurocognitivo del lenguaje va en continuo aumento.

5. REFERENCIAS

- AL-TUBAIKH, JARRAH ALI (2017). *Internal medicine*. Ginebra: Springer.
- ANDERSON, STEPHEN R., & LIGHTFOOT, DAVID W. (2002). *The language organ. Linguistics as cognitive physiology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ARDILA, ALFREDO; BERNAL, BYRON, & ROSSELLI, MÓNICA (2016a). Área cerebral del lenguaje: una reconsideración funcional. *Revista de Neurología*, 62(3), 97–106.

- ARDILA, ALFREDO; BERNAL, BYRON, & ROSSELLI, MONICA (2016b). How localized are language brain areas? A review of Brodmann areas involvement in oral language. *Archives of Clinical Neuropsychology*, 31(1), 112–122. doi: 10.1093/arclin/acv081
- ARIF, HAKIM (2009). FOXP2: A gene for language and speech. *The Dhaka University Journal of Linguistics*, 2(3), 173–184.
- BADDELEY, ALAN (2003). Working memory and language: An overview. *Journal of Communication Disorders*, 36, 189–208. doi: 10.1016/S0021-9924(03)00019-4
- BARTHA, LISA; BRENNEIS, CHRISTIAN; SCHOCKE, MICHAEL; TRINKA, EUGEN; KÖYLÜ, BÜLENT; TRIEB, THOMAS; KREMSER, CHRISTIAN; JASCHKE, WERNER; BAUER, GERHARD; POEWE, WERNER, & BENKE, THOMAS (2003). Medial temporal lobe activation during semantic language processing: fMRI findings in healthy left- and right-handers. *Cognitive Brain Research*, 17, 339–346.
- BEAUCOUSIN, VIRGINIE; LACHERET, ANNE; TURBELIN, MARIE RENÉE; MOREL, MICHEL; MAZOYER, BERNARD, & TZOURIO-MAZOYER, NATHALIE (2007). fMRI study of emotional speech comprehension. *Cerebral Cortex*, 17(2), 339–352. doi: 10.1093/cercor/bhj151
- BENÍTEZ BURRACO, ANTONIO (2006). Genes y lenguaje. *Teorema*, 26(1), 37–71.
- BENÍTEZ BURRACO, ANTONIO (2007). La lateralización cerebral y el origen del lenguaje. *Estudios de Lingüística Universidad de Alicante*, 21, 35–52.
- BENÍTEZ BURRACO, ANTONIO; LATTANZI, WANDA, & MURPHY, ELLIOT (2016). Language impairments in ASD resulting from a failed domestication of the human brain. *Frontiers in Neurosciences*, 10, 373. doi: 10.3389/fnins.2016.00373
- BENSON, RANDALL R.; WHALEN, DOUGLAS H.; RICHARDSON, MATTHEW; SWAINSON, BROOK; CLARK, VINCENT P.; LAI, SONG, & LIBERMAN, ALVIN M. (2001). Parametrically dissociating speech and nonspeech perception in the brain using fMRI. *Brain and Language*, 78(3), 364–396. doi: 10.1006/brln.2001.2484
- BOOKHEIMER, SUSAN (2002). Functional MRI of language: New approaches to understanding the cortical organization of semantic processing. *Annual Review of Neuroscience*, 25, 151–188. doi: 10.1146/annurev.neuro.25.112701.142946
- BRAINARD, MICHAEL S., & FITCH, W. TECUMSEH (2014). Editorial overview: Communication and language: Animal communication and human language. *Current Opinion in Neurobiology*, 28, 5–8. doi: 10.1016/j.conb.2014.07.015
- BRYBAERT, MARC; CAI, QING, & VAN DER HAEGEN, LISE (2012). Brain asymmetry and visual word recognition: Do we have a split fovea? En James S. Adelman (Ed.), *Visual word recognition: Models and methods, orthography and phonology* (pp. 139–158). Hove: Psychology Press.

- BUCHSBAUM, BRADLEY R.; HICKOK, GREGORY, & HUMPHRIES, COLIN (2001). Role of left posterior superior temporal gyrus in phonological processing for speech perception and production. *Cognitive Science*, 25, 663–678. doi: 10.1207/s15516709cog2505_2
- CABALLERO MENESES, JONATHAN AZAEL (2016). Organización cerebral de la prosodia. *Estudios de Lingüística Aplicada*, 63, 169–196.
- CASTAÑO, JULIO (2003). Bases neurobiológicas del lenguaje y sus alteraciones. *Revista de Neurología*, 36(8), 781–785.
- CHATER, NICK, & MANNING, CHRISTOPHER D. (2006). Probabilistic models of language processing and acquisition. *Trends in Cognitive Sciences*, 10(7), 335–344. doi: 10.1016/j.tics.2006.05.006
- CHEANG, HENRY S., & PELL, MARC D. (2006). A study of humour and communicative intention following right hemisphere stroke. *Clinical Linguistics & Phonetics*, 20(6), 447–462. doi: 10.1080/02699200500135684
- CHIARELLO, CHRISTINE, & BEEMAN, MARK JUNG (1998). Introduction to the cognitive neuroscience of right hemisphere language comprehension. En Mark Jung Beeman & Christine Chiarello (Eds.), *Right hemisphere language comprehension: Perspectives from cognitive neuroscience* (pp. 255–284). Mahwah: Lawrence Erlbaum.
- CHOMSKY, NOAM (2003). *La arquitectura del lenguaje*. Barcelona: Kairós.
- CONWAY, CHRISTOPHER M., & PISONI, DAVID B. (2008). Neurocognitive basis of implicit learning of sequential structure and its relation to language processing. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1145, 113–131. doi: 10.1196/annals.1416.009
- DEDIU, DAN (2011). Are languages really independent from genes? If not, what would a genetic bias affecting language diversity look like? *Human Biology*, 83(2), 279–296. doi: 10.3378/027.083.0208
- DEL RÍO, DAVID; SANTIUSTE, MARTA; CAPILLA, ALMUDENA; MAESTÚ, FERNANDO; CAMPO, PABLO; FERNÁNDEZ LUCAS, ALBERTO, & ORTIZ, TOMÁS (2005). Bases neurológicas del lenguaje. Aportaciones desde la magnetoencefalografía. *Revista de Neurología*, 41(Supl. 1), 109–114.
- ENARD, WOLFGANG; PRZEWORSKI, MOLLY; FISHER, SIMON E.; LAI, CECILIA S. L.; WIEBE, VICTOR; KITANO, TAKASHI; MONACO, ANTHONY P., & PÄÄBO, SVANTE (2002). Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature*, 418, 869–872. doi: 10.1038/nature01025
- FAJARDO, LUZ AMPARO, & MOYA, CONSTANZA (1999). *Fundamentos neuropsicológicos del lenguaje*. Salamanca: Ediciones Universidad de Salamanca.

- FEDERMEIER, KARA D.; WLOTKO, EDWARD W., & MEYER, AARON M. (2008). What's "right" in language comprehension: Event-related potentials reveal right hemisphere language capabilities. *Language and Linguistics Compass*, 2(1): 1–17. doi: 10.1111/j.1749-818X.2007.00042.x
- FIEZ, JULIE A., & PETERSEN, STEVE E. (1998). Neuroimaging studies of word reading. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(3), 914–921.
- FISHER, SIMON E.; VARGHA-KHADEM, FARANEH; WATKINS, KATE E.; MONACO, ANTHONY P., & PEMBREY, MARCUS E. (1998). Localisation of a gene implicated in a severe speech and language disorder. *Nature Genetics*, 18(2), 168–170.
- FITCH, W. TECUMSEH (2012). Evolutionary developmental biology and human language evolution: Constraints on adaptation. *Evolutionary Biology*, 39(4), 613–637. doi: 10.1007/s11692-012-9162-y
- FLINKER, ADEEN; KORZENIEWSKA, ANNA; SHESTYUK, AVGUSTA Y.; FRANASZCZUK, PIOTR J.; DRONKERS, NINA F.; KNIGHT, ROBERT T., & CRONE, NATHAN E. (2015). Redefining the role of Broca's area in speech. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*, 112(9), 2871–2875. doi: 10.1073/pnas.1414491112
- FRIEDERICI, ANGELA D. (2009). Pathways to language: Fiber tracts in the human brain. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(4), 175–181. doi: 10.1016/j.tics.2009.01.001
- FRIEDERICI, ANGELA D. (2011). The brain basis of language processing: From structure to function. *Physiology Review*, 91(4), 1357–1392. doi: 10.1152/physrev.00006.2011
- FRIEDERICI, ANGELA D. (2012). The cortical language circuit: From auditory perception to sentence comprehension. *Trends in Cognitive Sciences*, 16(5), 262–268. doi: 10.1016/j.tics.2012.04.001
- FROST, JULIE A.; BINDER, JEFFREY R.; SPRINGER, JANE A.; HAMMEKE, THOMAS A.; BELLGOWAN, PATRICK S. F.; RAO, STEPHEN M., & COX, ROBERT W. (1999). Language processing is strongly lateralized in both sexes: Evidence from functional MRI. *Brain*, 122(2), 199–208. doi: 10.1093/brain/122.2.199
- GACTO, MARIANO; SÁNCHEZ, AQUILINO, & GACTO, MARINA (2006). Lenguaje, genes y evolución. *Revista Española de Lingüística Aplicada*, 19, 119–128.
- GARROD, SIMON, & PICKERING, MARTIN J. (1999). Issues in language processing. En Simon Garrod & Martin J. Pickering (Eds.), *Language processing* (pp. 1–11). Hove: Psychology Press.
- GIALLUISI, ALESSANDRO; GUADALUPE, TULLIO; FRANCKS, CLYDE, & FISHER, SIMON E. (2017). Neuroimaging genetic analyses of novel candidate genes associated with reading and language. *Brain and Language*, 172, 9–15. doi: 10.1016/j.bandl.2016.07.002

- GOLESTANI, NARLY (2014). Brain structural correlates of individual differences at low-to high-levels of the language processing hierarchy: A review of new approaches to imaging research. *International Journal of Bilingualism*, 18(1), 6–34. doi: 10.1177/1367006912456585
- HAGE, STEFFEN R., & NIEDER, ANDREAS (2016). Dual neuronal network model for the evolution of speech and language. *Trends in Neurosciences*, 39(12), 813–829. doi: 10.1016/j.tins.2016.10.006
- HAGOORT, PETER (2005). On Broca, brain, and binding: A new framework. *Trends in Cognitive Sciences*, 9(9), 416–423. doi: 10.1016/j.tics.2005.07.004
- HERVÉ, PIERRE-YVES; ZAGO, LAURE; PETIT, LAURENT; MAZOYER, BERNARD, & TZOURIO-MAZOYER, NATHALIE (2013). Revisiting human hemispheric specialization with neuroimaging. *Trends in Cognitive Sciences*, 17(2), 69–80. doi: 10.1016/j.tics.2012.12.004
- HICKOK, GREGORY (2009). The functional neuroanatomy of language. *Physics of Life Reviews*, 6(3), 121–143. doi: 10.1016/j.plrev.2009.06.001
- HOWARD, DAVID (2005). Language: Cognitive models and functional anatomy. En Peter W. Halligan & Derick T. Wade (Eds.), *The effectiveness of rehabilitation for cognitive deficits* (pp. 155–168). Oxford: Oxford University Press.
- IP, KA I; HSU, LUCY SHIH-JU; ARREDONDO, MARIA M.; TARDIF, TWILA, & KOVELMAN, IOULIA (2017). Brain bases of morphological processing in Chinese-English bilingual children. *Developmental Science*, 20(5). doi: 10.1111/desc.12449
- IVANOVA, OLGA (2014). Reseña. *Neurodidattica, lingua e apprendimenti: riflessione teorica e proposte operative*, de Giuseppa Compagno & Floriana Di Gesù. *Revista Electrónica de Lingüística Aplicada*, 13(1), 259–264. Recuperado de <http://www.aesla.org.es/ojs/index.php/RAEL/article/view/3>
- IVANOVA, OLGA (2017). Enseñar lengua y literatura: ¿es posible un enfoque neurodidáctico? En Ana María Aguilar López & Beatriz Peña Acuña (Coords.), *Didáctica de la lengua y la literatura: buenas prácticas docentes* (Tomo 2, pp. 15–40). Madrid: Asociación Cultural y Científica Iberoamericana.
- JIMÉNEZ BRAVO, MIGUEL; MARRERO, VICTORIA, & BENÍTEZ BURRACO, ANTONIO (2017). An oscillopathic approach to developmental dyslexia: From genes to speech processing. *Behavioural Brain Research*, 329, 84–95. doi: 10.1016/j.bbr.2017.03.048
- KLEPOUSNIOTOU, EKATERINI; GRACCO, VINCENT L., & PIKE, G. BRUCE (2014). Pathways to lexical ambiguity: fMRI evidence for bilateral fronto-parietal involvement in language processing. *Brain and Language*, 131, 56–64. doi: 10.1016/j.bandl.2013.06.002

- KNECHT, MARION, & LIDZBA, KAREN (2016). Processing verbal morphology in patients with congenital left-hemispheric brain lesions. *Brain and Language*, 157–158, 25–34. doi: 10.1016/j.bandl.2016.04.011
- KUPERBERG, GINA R.; MCGUIRE, PHILIP K.; BULLMORE, EDWARD T.; BRAMMER, MICHAEL J.; RABE-HESKETH, SOPHIE; WRIGHT, I. C.; LYTHGOE, DAVID J.; WILLIAMS, STEVEN C. R., & DAVID, ANTHONY S. (2000). Common and distinct neural substrates for pragmatic, semantic, and syntactic processing of spoken sentences: An fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 12(2), 321–341.
- LAI, CECILIA S. L.; FISHER, SIMON E.; HURST, JANE A.; VARGHA-KHADEM, FARANEH, & MONACO, ANTHONY P. (2001). A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder. *Nature*, 413, 519–523. doi: 10.1038/35097076
- LIEBERMAN, PHILIP (2006). *Toward an evolutionary biology of language*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- LIEBERMAN, PHILIP (2007). The evolution of human speech: Its anatomical and neural basis. *Current Anthropology*, 48(1), 39–66. doi: 10.1086/509092
- LIVINGSTONE, DANIEL, & FYFE, COLIN (2000). Modelling language-physiology coevolution. En Chris Knight, Michael Studdert-Kennedy & James R. Hurford (Eds.), *The evolutionary emergence of language: Social function and the origins of linguistic form* (pp. 199–218). Cambridge: Cambridge University Press.
- LÓPEZ GARCÍA, ÁNGEL (2005). Biología y lenguaje. En Ángel López García & Beatriz Gallardo Paúls (Eds.), *Conocimiento y lenguaje* (pp. 53–84). Valencia: Publicacions de la Universitat de València.
- LÓPEZ GARCÍA, ÁNGEL (2014). *Los mecanismos neuronales del lenguaje: ensayo de fundamentación*. Valencia: Tirant lo Blanch.
- MARTÍN CUENCA, EUGENIO (2006). *Fundamentos de fisiología*. Madrid: Paraninfo.
- MARTIN, RANDI C. (2003). Language processing: Functional organization and neuroanatomical basis. *Annual Review of Psychology*, 54, 55–89. doi: 10.1146/annurev.psych.54.101601.145201
- MCGETTIGAN, CAROLYN, & SCOTT, SOPHIE K. (2012). Cortical asymmetries in speech perception: What's wrong, what's right and what's left? *Trends in Cognitive Sciences*, 16(5), 269–276. doi: 10.1016/j.tics.2012.04.006
- MURPHY, ELLIOT, & BENÍTEZ BURRACO, ANTONIO (2016). Bridging the gap between genes and language deficits in schizophrenia: An oscillopathic approach. *Frontiers in Human Neurosciences*, 10, 1–15. doi: 10.3389/fnhum.2016.00422

- NEWBURY, DIANNE F.; BONORA, ELENA; LAMB, JANINE A.; FISHER, SIMON E.; LAI, CECILIA S. L.; BAIRD, GILLIAN; JANNOUN, LEILA; SLONIMS, VICKY; STOTT, CAROL M.; MERRICKS, MELANIE J.; BOLTON, PATRICK F.; BAILEY, ANTHONY J.; MONACO, ANTHONY P., & INTERNATIONAL MOLECULAR GENETIC STUDY OF AUTISM CONSORTIUM (2002). FOXP2 is not a major susceptibility gene for autism or specific language impairment. *American Journal of Human Genetics*, 70(5), 1318–1327. doi: 10.1086/339931
- NIEUWENHUYNS, RUDOLF; VOOGD, JAN, & VAN HUIJZEN, CHRISTIAAN (2009). *El sistema nervioso central humano*. Madrid: Editorial Médica Panamericana.
- NISHITANI, NOBUYUKI; SCHÜRMMANN, MARTIN; AMUNTS, KATRIN, & HARI, RIITTA (2005). Broca's region: From action to language. *Physiology*, 20(1), 60–69. doi: 10.1152/physiol.00043.2004
- NOGALES GAETE, JORGE; DONOSO, ARCHIBALDO, & VERDUGO, RENATO J. (Eds.) (2005). *Tratado de neurología clínica*. Santiago: Editorial Universitaria.
- NUDEL, RON, & NEWBURY, DIANNE F. (2013). FOXP2. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Cognitive Science*, 4(5), 547–560. doi: 10.1002/wcs.1247
- PERANI, DANIELA; CAPPÀ, STEFANO F.; SCHNUR, TATIANA; TETTAMANTI, MARCO; COLLINA, SIMONA; MIGUEL ROSA, MARIO, & FAZIO, FERRUCCIO (1999). The neural correlates of verb and noun processing: A PET study. *Brain*, 122(12), 2337–2344.
- PERANI, DANIELA; DEHAENE, STANISLAS; GRASSI, FRANCO; COHEN, LAURENT; CAPPÀ, STEFANO F.; DUPOUX, EMMANUEL; FAZIO, FERRUCCIO, & MEHLER, JACQUES (1996). Brain processing of native and foreign languages. *Cognitive Neuroscience and Neuropsychology*, 7, 2439–2444.
- PÉREZ PÀMIES, MONTSERRAT (1998). *Psicobiología II*. Barcelona: Universitat de Barcelona.
- PICKERING, MARTIN J.; CLIFTON JR., CHARLES, & CROCKER, MATTHEW W. (2006). Architectures and mechanisms in sentence comprehension. En Matthew W. Crocker, Martin J. Pickering & Charles Clifton Jr. (Eds.), *Architectures and mechanisms for language processing* (pp. 1–28). Cambridge: Cambridge University Press.
- PIENEMANN, MANFRED (1998). Explanatory issues in SLA. En Manfred Pienemann (Ed.), *Language processing and second language development: Processability theory* (pp. 1–38). Amsterdam: John Benjamins.
- POEPEL, DAVID (2003). The analysis of speech in different temporal integration windows: Cerebral lateralization as 'asymmetric sample in time'. *Speech Communication*, 41(1), 245–255.
- RAMOS VALENCIA, OMAR VÍCTOR (2014). Historia genética del lenguaje. *Revista de la Sociedad Boliviana de Pediatría*, 53(2), 75–80.

- REILLY, MEGAN; MACHADO, NATANAEL, & BLUMSTEIN, SHEILA E. (2015). Hemispheric lateralization of semantic feature distinctiveness. *Neuropsychologia*, 75, 99–108. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2015.05.025
- RODD, JENNIFER M.; DAVIS, MATTHEW H., & JOHNSRUDE, INGRID S. (2005). The neural mechanisms of speech comprehension: fMRI studies of semantic ambiguity. *Cerebral Cortex*, 15(8), 1261–1269. doi: 10.1093/cercor/bhi009
- SCHMIDT, GWEN L.; DEBUSE, CASEY J., & SEGER, CAROL A. (2007). Right hemisphere metaphor processing? Characterizing the lateralization of semantic processes. *Brain and Language*, 100(2), 127–141. doi: 10.1016/j.bandl.2005.03.002
- SHARWOOD SMITH, MICHAEL (2000). Language modules and bilingual processing. En Ellen Bialystok (Ed.), *Language processing in bilingual children* (pp. 10–24). Cambridge: Cambridge University Press.
- SPECHT, KARSTEN (2013). Mapping a lateralization gradient within the ventral stream for auditory speech perception. *Frontiers in Human Neuroscience*, 7, 1–10. doi: 10.3389/fnhum.2013.00629
- SPIRONELLI, CHIARA, & ANGRILLI, ALESSANDRO (2009). Developmental aspects of automatic word processing: Language lateralization of early ERP components in children, young adults and middle-aged subjects. *Biological Psychology*, 80(1), 35–45. doi: 10.1016/j.biopsycho.2008.01.012
- ST GEORGE, MARIE; KUTAS, MARTA; MARTINEZ, ANTIGONA, & SERENO, MARTIN I. (1999). Semantic integration in reading: Engagement of the right hemisphere during discourse processing. *Brain*, 122(7), 1317–1325. doi: 10.1093/brain/122.7.1317
- SUGIURA, LISA; TOYOTA, TOMOKO; MATSUBA-KURITA, HIROKO; IWAYAMA, YOSHIMI; MAZUKA, REIKO; YOSHIKAWA, TAKEO, & HAGIWARA, HIROKO (2017). Age-dependent effects of catechol-O-methyltransferase (COMT) gene Val¹⁵⁸Met polymorphism on language function in developing children. *Cerebral Cortex*, 27(1), 104–116. doi: 10.1093/cercor/bhw371
- TOMA, CLAUDIO; HERVÁS, AMAIA; TORRICO, BÁRBARA; BALMAÑA, NOEMÍ; SALGADO, MARTA; MARISTANY, MARTA; VILELLA, ELISABET; MARTÍNEZ LEAL, RAFAEL; PLANELLES, MA. INMACULADA; CUSCÓ, IVON; DEL CAMPO, MIGUEL; PÉREZ JURADO, LUIS A.; CABALLERO ANDALUZ, RAFAELA; DE DIEGO OTERO, YOLANDA; PÉREZ COSTILLAS, LUCÍA; RAMOS QUIROGA, JOSEF A.; RIBASÉS, MARTA; BAYÉS, MÓNICA, & CORMAND, BRU (2013). Analysis of two language-related genes in autism: A case-control association study of FOXP2 and CNTNAP2. *Psychiatric Genetics*, 23(2), 82–85. doi: 10.1097/YPG.0b013e32835d6fc6

- TURKINGTON, CAROL, & MITCHELL, DEBORAH (2010). *The encyclopedia of Alzheimer's disease*. Nueva York: Facts on File.
- ULLMAN, MICHAEL T.; PANCHEVA, ROUMYANA; LOVE, TRACY; YEE, EILING; SWINNEY, DAVID, & HICKOK, GREGORY (2005). Neural correlates of lexicon and grammar: Evidence from the production, reading, and judgement of inflection in aphasia. *Brain and Language*, 93, 185–238. doi: 10.1016/j.bandl.2004.10.001
- VAN ETTINGER-VEENSTRA, HELENE M.; RAGNEHED, MATTIAS; HÄLLGREN, MATHIAS; KARLSSON, THOMAS; LANDTBLOM, ANNE-MARIE; LUNDBERG, PETER, & ENGSTRÖM, MARIA (2010). Right-hemispheric brain activation correlates to language performance. *NeuroImage*, 49(4), 3481–3488. doi: 10.1016/j.neuroimage.2009.10.041
- VÉLIZ, MÓNICA; RIFFO, BERNARDO, & ARANCIBIA, BEATRIZ (2010). Envejecimiento cognitivo y procesamiento del lenguaje: cuestiones relevantes. *Revista de Lingüística Teórica y Aplicada*, 48(1), 75–103.
- VIGNEAU, MATHIEU; BEAUCOUSIN, VIRGINIE; HERVÉ, PIERRE-YVES; DUFFAU, HUGUES; CRIVELLO, FABRICE; HOUDÉ, OLIVIER; MAZOYER, BERNARD, & TZOURIO-MAZOYER, NATHALIE (2006). Meta-analyzing left hemisphere language areas: Phonology, semantics, and sentence processing. *NeuroImage*, 30(4), 1414–1432. doi: 10.1016/j.neuroimage.2005.11.002
- VIGNEAU, MATHIEU; BEAUCOUSIN, VIRGINIE; HERVÉ, PIERRE-YVES; JOBARD, GAEL; PETIT, LAURENT; CRIVELLO, FABRICE; MELLET, EMMANUEL; ZAGO, LAURE; MAZOYER, BERNARD, & TZOURIO-MAZOYER, NATHALIE (2011). What is right-hemisphere contribution to phonological, lexico-semantic, and sentence processing? Insights from a meta-analysis. *NeuroImage*, 54(1), 577–593. doi: 10.1016/j.neuroimage.2010.07.036
- WANG, GUOQING; ZHOU, YUXI; GAO, YONG; CHEN, HUAN; XIA, JIGUANG; XU, JUNQUAN; HUEN, MICHAEL S. Y.; SIOK, WAI TING; JIANG, YUYANG; TAN, LI HAI, & SUN, YIMIN (2015). Association of specific language impairment candidate genes CMIP and ATP2C2 with developmental dyslexia in Chinese population. *Journal of Neurolinguistics*, 33, 163–171. doi: 10.1016/j.jneuroling.2014.06.005
- WILLIAMS, NIC A.; CLOSE, JAMES; GIOUZELI, MARIA, & CROW, TIMOTHY J. (2006). Accelerated evolution of *Protocadherin11X/Y*: A candidate gene-pair for cerebral asymmetry and language. *American Journal of Medical Genetics Part B: Neuropsychiatric Genetics*, 141B(6), 623–633. doi: 10.1002/ajmg.b.30357
- WILSON, ROBERT A., & KEIL, FRANK C. (2001). *The MIT encyclopedia of the cognitive sciences*. Cambridge: Massachusetts Institute of Technology Press.

- YANG, JIE (2014). The role of the right hemisphere in metaphor comprehension: A meta-analysis of functional magnetic resonance imaging studies. *Human Brain Mapping*, 35(1), 107–122. doi: 10.1002/hbm.22160
- ZOU, LIJUAN; PACKARD, JEROME L.; XIA, ZHICHAO; LIU, YOUYI, & SHU, HUA (2016). Neural correlates of morphological processing: Evidence from Chinese. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 1–12. doi: 10.3389/fnhum.2015.00714

