

¿CÓMO SURGIÓ LA MENTE HUMANA?

Antonio Diéguez Lucena

Discurso de ingreso como Académico de Número, 5 de marzo de 2020

Excelentísimo Sr. Alcalde de Málaga, Excelentísimo Sr. Presidente de la Academia Malagueña de Ciencias, excelentísimos e ilustrísimos señores y señoras académicos, señoras y señores:

Permítanme comenzar este discurso de ingreso expresando mi agradecimiento por el gran honor que la Academia Malagueña de Ciencias me hace admitiéndome en su seno como miembro numerario. Solo puedo decir que intentaré en todo momento estar a la altura de este honor y ser, por tanto, un compañero leal y bien dispuesto para las tareas que me encomienden. Mi agradecimiento es para todos los miembros de la Academia, pero debo mencionar especialmente en él a su Presidente, D. Fernando Orellana, por su afectuosa acogida, y a los académicos D. Federico Casimiro Soriguer Escofet, Dña. María Isabel Lucena González y D. Juan Lucena Rodríguez por haber presentado y avalado mi candidatura.

La revolución darwiniana, lejos de ser algo ya superado, como a veces se pretende, aún no ha concluido del todo. Tenemos explicaciones darwinistas de cientos, quizás de miles de rasgos adaptativos. La teoría de la evolución por selección natural nos ha permitido explicar el melanismo de ciertas polillas del norte de Inglaterra, la rápida adquisición de resistencia a los antibióticos por parte de las bacterias, o a los insecticidas por parte de los insectos, la velocidad en la carrera de las gacelas, la persistencia de la anemia falciforme en algunas poblaciones humanas del norte de África, y un largo etcétera que puede localizarse en los manuales de biología evolucionista. Pero aún no contamos con una explicación bien establecida científicamente y suficientemente detallada del origen y desarrollo evolutivo de las capacidades cognitivas en aquellos seres vivos que las poseen, y muy particularmente de las admirables capacidades cognitivas del ser humano.

Ha sido en las últimas décadas cuando diversas disciplinas, como la etología cognitiva, la paleoantropología, la

primatología, la psicología evolucionista, y las ciencias cognitivas en general, han comenzado a indagar en estas complejas cuestiones y a generar las primeras hipótesis plausibles al respecto. Y como siempre que en la ciencia se abre un nuevo ámbito lleno de potencialidades (y de disputas aseguradas), la filosofía ha mostrado su interés por el debate. Son numerosas las tareas, unas más cercanas a la filosofía y otras a la ciencia, que tienen ante sí los participantes en este debate. Para empezar, han de dar respuesta a una crítica que afecta a sus propios fundamentos: nada garantiza que sea factible una explicación adaptacionista de las capacidades cognitivas. De hecho, hay biólogos, como Richard Lewontin, y filósofos, como Jerry Fodor, que han sido sumamente escépticos al respecto.

Quizás estos autores tengan razón y la empresa de dar cuenta de la cognición en los seres vivos a través de explicaciones adaptacionistas sea un empeño desmedido por el momento. Pero también pudiera ser que sus exigencias sean demasiado estrictas. El tiempo dirá. Si dejamos de lado esta objeción inicial, que ciertamente no han desanimado a muchos que trabajan en estos asuntos, quedan todavía vastas cuestiones a las que dar respuesta. Una de ellas ha sido mencionada ya: ¿a qué organismos podemos atribuir cognición en sentido pleno? ¿Posee cognición una bacteria o una ameba, o hemos de reservar este término para organismos más complejos, como los mamíferos? ¿Acaso sólo los seres humanos son organismos de los que quepa afirmar que conocen su entorno, como afirman algunos filósofos? Un aspecto complementario de esta cuestión es la de cómo proporcionar una explicación biológica del origen y función de las representaciones mentales. Desde una preocupación más filosófica, cabe también preguntarse si de la suposición de que nuestras capacidades cognitivas son el producto de la selección natural y cumplen por tanto una función propia, que en este caso sería proporcionar un conocimiento adecuado del entorno, cabe entonces inferir

que tenemos capacidades cognitivas fiables y que, en consecuencia, las preocupaciones de los escépticos han estado siempre infundadas. ¿Podría incluso irse más allá y afirmarse que en caso de que dichas capacidades no nos proporcionaran un buen número de verdades no habrían sido seleccionadas o, peor aún, no estaríamos aquí como especie para contarlos? Éste, como puede apreciarse, es el viejo debate filosófico entre realistas y antirrealistas de diverso cuño, en el que quizás un conocimiento más profundo de nuestra historia evolutiva podrá algún día arrojar algo más de luz.

Tenemos pues ante nosotros un amplio campo de investigación en el que biólogos, como el propio Darwin, o Konrad Lorenz, y filósofos, como Spencer, Nietzsche, Mach y Popper, por citar sólo los nombres más conocidos, vieron una pieza clave para entender al ser humano y sus relaciones con el resto de los seres vivos.

¿A QUÉ ANIMALES PODEMOS EMPEZAR A ATRIBUIR REPRESENTACIONES MENTALES?

Aunque el tema es controvertido, puesto que hay corrientes de pensamiento en las ciencias cognitivas que niegan centralidad e incluso sentido a la noción de representación mental, se puede decir de forma sucinta que tener mente es sinónimo de tener representaciones mentales.

Entenderé que las representaciones mentales en seres vivos son un tipo especial de representaciones internas (de estados internos que "están por" estados externos) en las que la base de esos estados internos son patrones de activación neuronal. Los patrones de activación neuronal son, en principio, susceptibles de ser almacenados e incluso de ser reproducidos en ausencia del estímulo que los provocó, de modo que la información que portan puede ser recordada y usada en diferentes contextos. Esto último deja ver que no todo organismo que posea neuronas tiene, por ese mero hecho, representaciones mentales, y que no toda activación neuronal está ligada a representaciones mentales. Difícilmente podrían atribuirse representaciones mentales a las medusas (cnidarios), pese a que poseen un plexo nervioso difuso formado por protoneuronas, o a una lombriz intestinal (nematodos), o a una estrella de mar (equinodermos), a pesar de

que poseen un sistema nervioso muy básico. En tales casos, el sistema nervioso se limita a coordinar una serie de movimientos simples, sin necesidad de que medie en esa conducta una representación estable del entorno y versátil en su aplicación en otras circunstancias diferentes. Por la misma razón, los actos reflejos en organismos más complejos no requieren de representaciones mentales. La aparición evolutiva del sistema nervioso conlleva, entre otras cosas, la posibilidad de que el organismo despliegue una mayor autonomía frente a los cambios del entorno. Las señales procedentes del medio pueden ser moduladas, las respuestas conductuales pueden ser más flexibles y la posibilidad del aprendizaje y de la memorización puede hacer que se reaccione de formas distintas ante la nueva aparición de los mismos estímulos experimentados en ocasiones previas.

¿Podríamos atribuir entonces representaciones mentales a los artrópodos, y particularmente a los insectos, que ya disponen de un sistema nervioso más desarrollado? De nuevo la cuestión está sujeta a disputas, pero hay algunos estudios que apuntan en esa dirección. Mencionaré solo dos de ellos.

A finales de los 80 los zoólogos Martin Müller y Rüdiger Wehner publicaron un estudio muy interesante sobre la hormiga del desierto tunecino *Cataglyphis fortis* (MÜLLER & WEHNER 1988). Por las mañanas, la hormiga sale del hormiguero a buscar comida. Camina de forma zigzagueante y azarosa a lo largo de varias decenas de metros en un entorno de dunas cambiantes y carente de referencias fijas. Cuando localiza la comida, vuelve con ella al hormiguero siguiendo una trayectoria casi directa, sin seguir, por tanto, ningún rastro químico dejado en su camino de búsqueda (Fig. 1). Es difícil explicar esto si no suponemos que la hormiga tiene un mapa mental del camino realizado. Para comprobar que su vuelta al hormiguero dependía de una representación interna del camino realizado y no de una referencia externa, se tomaba a la hormiga cuando había cogido la comida y se la desplazaba unos metros. El camino de vuelta no era entonces directo al hormiguero (como habría sido si hubiera dependido de una referencia externa), sino que caminaba hacia atrás y hacia adelante en líneas paralelas hasta que daba con el hormiguero. Se pudo mostrar además que esta representación interna del

entorno se mantenía durante un tiempo y no dependía de la posición del sol. Incluso cuando se le impide la visión, una hormiga puede volver al hormiguero.

El psicólogo cognitivo Charles Randy Gallistel, un experto en navegación espacial en animales, escribe al respecto: “un testigo de este viaje de vuelta a casa encuentra difícil resistirse a la inferencia de que la hormiga en su búsqueda de alimento posee en todo momento una representación de su posición relativa con respecto a la entrada del hormiguero, una representación espacial que le permite computar el ángulo solar y la distancia del viaje de vuelta a casa, sea donde sea que encuentre la comida” (GALLISTEL 1993, p. 1).

El segundo ejemplo es el proporcionado por los estudios de James. L. GOULD (1986, 1990) sobre la navegación espacial de las abejas para determinar si estas poseen mapas cognitivos de su entorno.

El experimento más conocido de Gould consistió en habituar a un grupo de abejas melíferas (*Apis mellifera ligustica*) a obtener alimento en un lugar determinado (llamémosle A), a más de un centenar de metros de la colmena. Una vez conseguido eso después de algunos días, se las capturó y se las trasladó en la oscuridad a un lugar B, formando un triángulo con la colmena en un vértice y A en el otro (Fig. 2).

Al ser liberadas, la mayor parte de las abejas volaban directamente al lugar A, sin pasar por la colmena o sin salir en la dirección en que habrían salido si hubieran estado en la colmena y hubieran querido ir a A; y esto incluso en los casos en los que la separación de A y B era de hasta 400 metros. Gould descartaba que desde el lugar B hubiera señales visuales que pudieran hacer reconocer a las abejas el camino ya transitado desde el panal hasta A. Para él, esta capacidad de encontrar un camino directo, un atajo, desde un lugar nuevo es señal clara de la posesión de un mapa mental del territorio.

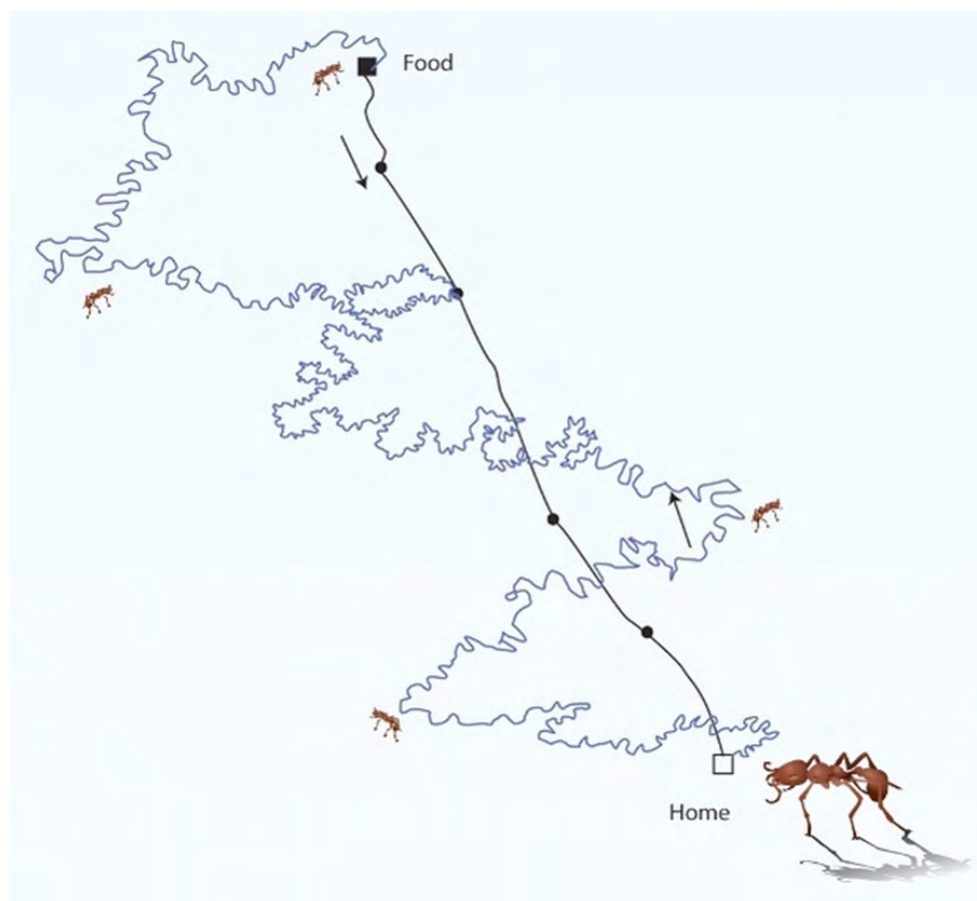


Figura 1. Trayectorias de la hormiga del desierto tunecino.

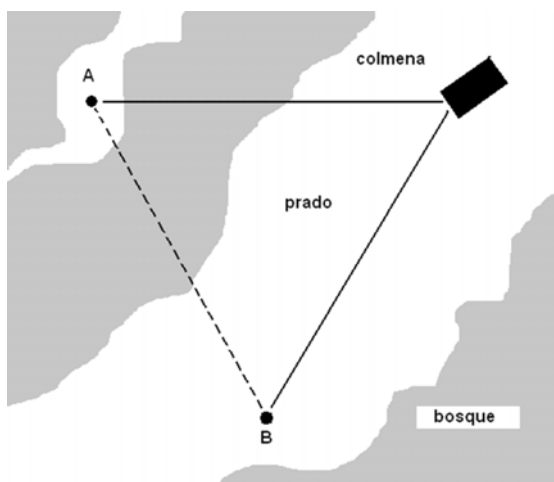


Figura 2. Esquema del experimento sobre las abejas.

De nuevo Gallistel comenta: “Los experimentos de Gould de captura y liberación con abejas melíferas están entre las demostraciones mejor controladas de que un animal posee un mapa cognitivo a gran escala de su entorno, lo que le permite establecer un rumbo para destinos diferentes desde un punto arbitrario de liberación en el territorio mapeado.” (GALLISTEL 1993, pp. 139-140).

No obstante, como es habitual en la ciencia, estos resultados han sido cuestionados. Algunos críticos consideran que las abejas realmente se guiaron por señales visuales en el terreno ya conocidas con anterioridad y no por una representación interna de dicho terreno. Ahora bien, incluso si se admitiera que la atribución de representaciones mentales en el nivel de los artrópodos es problemática, este escepticismo resulta menos convincente en el caso de las aves y de los mamíferos.

Los experimentos llevados a cabo con pollitos por Lucía Regolin y Giorgio Vallortigara ponen de manifiesto este tipo de conducta compleja que parece requerir la posesión de representaciones mentales, aunque sean de una corta duración. En uno de dichos experimentos se conseguía, utilizando el fenómeno de la impronta, que unos pollitos siguieran a una pelota de tenis roja en lugar de a su madre. A continuación, se disponían dos pantallas y, a la vista de alguno de los pollitos, se escondía la pelota roja tras una de ellas. Después de haber hecho esto se retenía al pollito durante dos o tres minutos y, transcurrido ese tiempo, se le soltaba. Todos los pollitos con los que se ensayó acudían invariablemente a la pantalla tras la que se había escondido la pelota

roja y daban la vuelta para encontrarla. Si se les retenía durante más tiempo ya no se conseguía este resultado (Fig. 3).

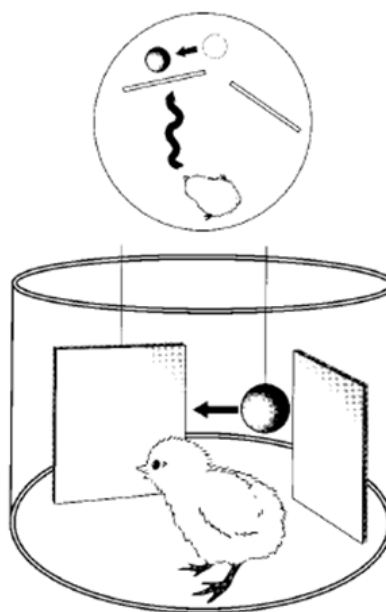


Figura 3. Experimento de Regolin y Vallortigara sobre la conducta de pollitos.

Esto parece indicar que los pollitos son capaces de formarse una representación mental del objeto, la cual dura un tiempo breve después de su desaparición. Es lo que se denomina “constancia del objeto”.

En otro experimento, Regolin y Vallortigara consiguieron mostrar que los pollitos reconocían objetos que estuvieran parcialmente ocultos, algo que no consiguen los bebés recién nacidos (Fig. 4). Según los experimentadores, este resultado implica que poseen una representación mental de las partes ocultas de los objetos. Los diversos estudios realizados sobre este asunto llevan a pensar que la constancia del objeto está presente en aves y mamíferos (REGOLIN *et al.* 1995).

Es más sorprendente aún el caso de Alex, un loro gris africano (*Psittacus erithacus*), entrenado por Irene M. Pepperberg, profesora de la Universidad de Harvard (Fig. 5), durante treinta años (Alex murió en septiembre de 2007). Entre las habilidades de Alex estaba identificar el color, la forma y el material de medio centenar de objetos y saber cuándo dos de ellos compartían o no algunas de estas características, lo que, según Pepperberg,

implicaba que entendía los conceptos abstractos de “igual” y “diferente”.

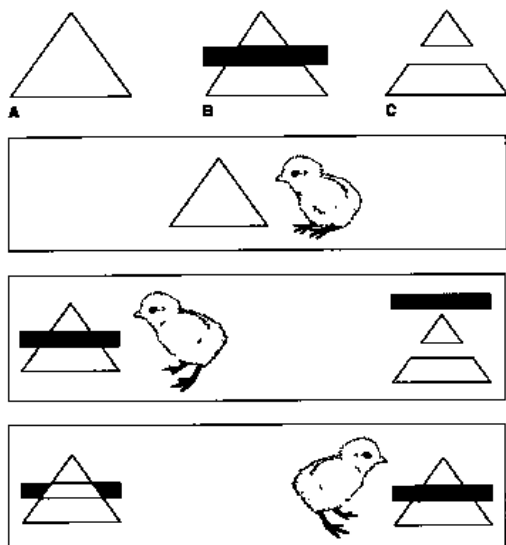


Figura 4. Experimento sobre reconocimiento de objetos.

Por ejemplo, al presentársele un bloque rojo y una llave roja y preguntársele qué era igual, Alex respondía “color”. Alex también era capaz de saber el número de objetos que tenía delante, hasta un número de seis. Y combinaba dos características diferentes de los objetos para determinar su número. También podía nombrar el color de los objetos que estaban presentes en un determinado número. Respondía con gran índice de aciertos a preguntas del tipo: “¿Qué color tiene el objeto que está en un número de cuatro?”. Podía incluso realizar pequeñas sumas cuyo resultado no fuera mayor que 6 y usaba el término “ninguno” para referirse en ciertas condiciones a la cantidad cero.

Un dato que indica que Alex sabía que los términos que empleaba se referían a unos objetos y no a otros, y que no se limitaba a repetir lo que oía, es que cuando se le ofrecía un objeto distinto del que Alex pedía, éste respondía con un “no” y repetía su petición hasta obtener el objeto deseado. Por supuesto, Alex pasaba sin problemas la prueba de la constancia del objeto escondido: sabía que el objeto estaba en el lugar en el que se había escondido tiempo después de que se hubiera ocultado.

Alex podía combinar palabras y formar frases en inglés como “querer maíz” o “querer uva” (*want corn, want grape*). Utilizaba cuatro

verbos, “querer, ir, venir y hacer cosquillas” (*tickle*), y podía unirlos para formar frases como “quiero ir silla” (*wanna go chair*). Siempre utilizaba “querer” con el nombre de un objeto y “querer ir” con el nombre de un lugar. Su comprensión del lenguaje llegaba hasta el punto de poder responder correctamente a preguntas como: ¿Qué forma tiene el papel verde? o ¿qué objeto tiene cinco esquinas púrpuras? (PEPPERBERG 1999).



Figura 5. Irene M. Pepperberg con su loro Alex.

Es sabido, desde hace unos años, que algunas aves, como el cuervo de Nueva Caledonia (*Corvus moneduloides*) y el pinzón carpintero (*Cactospiza pallida*) tienen capacidad para fabricar y utilizar instrumentos. Un caso interesante es el de un cuervo hembra al que se le proporcionaron varios alambres rectos y alambres en forma de gancho para obtener alimento situado en una pequeña canasta metálica situada en el fondo de una especie de vaso largo de plástico. El cuervo utilizó los alambres en forma de gancho para alcanzar la canastita, tirar de ella hacia arriba y obtener la comida. Lo sorprendente ocurrió cuando se quedó con un sólo alambre recto. Después de intentar infructuosamente obtener la canastita con él, lo insertó con su pico en una ranura en la base del vaso de plástico, lo dobló para formar un gancho y obtuvo así finalmente la canastita y la comida (WEIR *et al.* 2002). Por lo que se sabe hasta el momento, una habilidad así, la de modificar espontáneamente una herramienta con un propósito determinado, está fuera del alcance de la mayoría de los primates. Se ha podido observar que los cuervos utilizan, y en ocasiones fabrican, herramientas, como ganchos hechos con ramas.

Los cuervos y los loros son las aves que presentan un mayor tamaño relativo del

cerebro anterior, y, en particular de las áreas que corresponderían en los primates a la corteza prefrontal, como el *nidopallium*, si bien en las aves se trata de estructuras muy distintas a las de los mamíferos.

LA INTELIGENCIA DE LOS PRIMATES

Entre los rasgos cognitivos más estudiados en primates está el uso de herramientas. Los orangutanes y los chimpancés en estado salvaje utilizan herramientas (pequeños palos para ayudarse en la obtención de insectos; piedras para romper nueces, semillas o cangrejos; esponjas hechas con hojas masticadas para empapar agua almacenada en oquedades, pequeñas ramas con hojas como espantamoscas, etc.). Se ha documentado el uso de herramientas para la caza en chimpancés. En concreto, el uso de palos a modo de punzón, por parte fundamentalmente de hembras o individuos jóvenes, para matar gálagos (un pequeño primate nocturno) cuando están escondidos en sus madrigueras. Estas habilidades se transmiten mediante aprendizaje social y esto es lo que, cuando lo realiza el ser humano, llamamos cultura. No es extraño, pues, que los primatólogos hablen también de diferentes culturas en relación con los chimpancés (WHITEN *et al.* 1999).

¿Muestra este uso y fabricación de herramientas que los primates tienen comprensión de la causalidad? Algunos datos hablan en favor de esta hipótesis. David & Ann J. PREMACK (1994) compararon las capacidades de los chimpancés y de los niños de cuatro años para realizar inferencias causales, es decir, para inferir a partir de un efecto dado cuál ha de ser su causa. Encontraron que, aunque los niños superaban a los chimpancés, éstos podían realizar ciertos tipos de inferencias causales y elegir el agente causal correcto en un número significativo de casos. En chimpancés, se supone esta capacidad para la inferencia causal, puesto que dan muestras de poseer cierto grado de planificación. Así, cuando están en libertad, antes de llegar a los lugares donde encuentran nueces, saben qué tipo de piedras deben seleccionar para romperlas y dónde pueden recogerlas de modo que la distancia a recorrer con ellas sea la mínima (BOESCH & BOESCH 1984).

Se ha comprobado asimismo que algunos simios guardan herramientas para usarlas con

posterioridad. Nicholas Mulcahy y Josep Call entrenaron a orangutanes y a bonobos para que aprendieran a obtener uvas con distintos instrumentos. Cuando hubieron aprendido, los sometieron al siguiente experimento: les ofrecieron diferentes instrumentos, unos adecuados y otros inadecuados para obtener las uvas y les hicieron esperar en otra habitación (durante una hora en un experimento y durante catorce en otro) antes de volver a donde estaba el dispositivo con las uvas. Tras varios ensayos, en más de la mitad de los casos llevaban un instrumento adecuado a la habitación de espera para utilizarlo después en la obtención de las uvas (MULCAHY & CALL 2006).

En lo que se refiere a la capacidad de categorización o clasificación, cualquier animal la ha de poseer al menos en un nivel básico: ha de poder distinguir a un depredador o a un individuo de su especie, o algo que es comestible. La cuestión es qué nivel de abstracción puede alcanzar esta capacidad y si hay animales capaces de clasificar objetos basándose en propiedades de carácter no meramente perceptivo, como el color, el olor o la forma, sino con un grado mayor de abstracción. Lo que se ha encontrado es que los grandes simios pueden discriminar entre categorías tanto naturales como artificiales (por ejemplo, entre coches y sillas) en un nivel mayor que el accesible para los monos. Son capaces de discriminar también a partir de propiedades funcionales, distinguiendo entre un objeto que es una herramienta de otro que no lo es. Pueden asimismo realizar inferencias transitivas e inferencias por analogía para realizar estas clasificaciones. Estas habilidades implican que las categorizaciones no se realizan sólo por rasgos perceptivos, sino por medio de relaciones abstractas.

Los primates muestran también signos de metacognición, en el sentido de saber si poseen o no un cierto conocimiento. De acuerdo con los resultados de algunos experimentos, los monos Rhesus saben cuándo no están seguros de algo y saben también cuándo han olvidado algo. Los chimpancés saben cuándo no han visto algo determinado (CALL 2006). Parece darse un cierto grado de autoconsciencia primaria en algunos chimpancés, orangutanes y delfines y se discute incluso si hay algún tipo de autoconsciencia en elefantes y en aves. No es que estos animales sean capaces de reflexionar sobre su propia condición de sujetos (sometidos

a una ineludible temporalidad y caducidad) o sobre las particularidades más sutiles de sus procesos mentales, pero sí que pueden tener un conocimiento rudimentario de su propia y peculiar individualidad, al menos en el aspecto corporal.

Las experiencias más notables al respecto están las realizadas con distintos primates colocados frente a un espejo. En tal circunstancia los chimpancés, así como los orangutanes y, menos frecuentemente, los gorilas, pueden realizar acciones que muestran signos de un reconocimiento de su propia imagen: sacan la lengua, se inspeccionan los genitales y otras partes de su cuerpo normalmente ocultas a su vista, se acicalan, etc. Esto indica que saben que la imagen del espejo pertenece a su propio cuerpo y que, por tanto, es un cuerpo individualizado y distinto de los demás.

Cuando se trata de dirimir si los animales, en particular los primates, pueden tener o no metacognición, la forma más habitual que toma la discusión es la de determinar si éstos poseen una "teoría de la mente". Por tal cosa se entiende la capacidad para atribuir a otros individuos estados mentales, como creencias y deseos, es decir, la capacidad para leer la mente del otro, para saber qué quiere, qué piensa, qué sabe o qué se propone hacer, para entender su comportamiento en función de lo que pasa por su mente.

Por el momento, la evidencia empírica es ambigua. Hay casos que apoyan la tesis de que los chimpancés tienen una teoría de la mente en el sentido de que son capaces de representarse las creencias, planes, intenciones, deseos, etc., de otros chimpancés o de los seres humanos que interactúan con ellos. Por ejemplo, al menos en contextos competitivos, los chimpancés saben que si uno de sus compañeros ha visto dónde un ser humano escondía comida, entonces sabe dónde está la comida (HARE *et al.* 2001). O, en algunos casos, se han mostrado capaces de engañar a otros congéneres (WHITEN & BYRNE 1988). Algunos experimentos recientes han venido en apoyo de la tesis de que los grandes simios pueden atribuir creencias falsas en determinados contextos a sus congéneres. Esto sería un indicio de que no actúan solo atendiendo a ciertas claves en la conducta del otro, sino que poseen una teoría de la mente, por rudimentaria que sea (KRUPENYE *et al.* 2016, KANO *et al.* 2019).

¿QUÉ ES LO PECULIAR DE LA INTELIGENCIA HUMANA?

Nadie puede negar que las capacidades cognitivas de los seres humanos son mucho más complejas, versátiles y de mucho más alcance que las capacidades cognitivas de otros animales, incluyendo a los grandes simios. Entre los rasgos básicos que se suelen atribuir en exclusiva o en mucho mayor grado a los seres humanos es habitual mencionar algunos de los siguientes:

- Autoconsciencia.
- Teoría de la mente.
- Libre albedrío (en el sentido de deseos de segundo grado).
- Planificación a largo plazo.
- Imaginación y fantasía.
- Cultura acumulativa.
- Tecnología.
- Comportamiento cooperativo.
- Lenguaje complejo.
- Sentido moral, conciencia moral, normatividad.
- Universo simbólico (arte, religión, filosofía).

¿Cómo y porqué surgieron esas altas capacidades cognitivas, que sin duda tienen sus costes metabólicos (nuestro cerebro consume en un adulto algo más del 20% de toda la energía consumida por nuestro cuerpo, mientras que su peso es solo el 2%)? Durante mucho tiempo se ha evitado esa cuestión por considerársela fuera del alcance de la ciencia, dada la escasez de datos (el pesimismo de Lewontin no era una rareza hace décadas). Si dejamos de lado las explicaciones no adaptacionistas, que son minoritarias, hay en la actualidad, sin embargo, dos hipótesis principales al respecto.

Según la primera hipótesis, nuestras grandes capacidades cognitivas surgieron como una adaptación evolutiva a un medio físico variable y complejo, en el que la obtención de alimentos requería una ardua tarea de localización y/o de procesamiento. Puede establecerse una correlación entre el aumento del tamaño del cerebro en los mamíferos y el deterioro creciente durante el Cenozoico (65,5 Ma.) del clima terrestre, que tiene su punto culminante en las glaciaciones del Pleistoceno (2,5 Ma.-12000 a.) (Fig. 6).

Un clima variable, con periodos de frío intenso y menos lluvia, habría conducido a

la desaparición de buena parte de la selva húmeda y a la extensión de la sabana y de los desiertos. Ello habría implicado la necesidad para muchos organismos, y entre ellos los primates, de controlar un territorio mayor para obtener un alimento sometido a los avatares de la estacionalidad.

Dentro de los cambios originados por la adaptación a un nuevo entorno ha merecido una atención especial la incorporación del ser humano a una dieta parcialmente carnívora y centrada en alimentos ricos en nutrientes (nueces, raíces, etc.) –dieta obligada en zonas frías con escasez de vegetales en invierno. Esta dieta, cuyos componentes principales son de distribución irregular y de difícil obtención, habría permitido un aumento del tamaño cerebral relativo a costa, según algunos, de una disminución del tamaño del intestino o, en opinión de otros, del tamaño de la masa muscular, de modo que la tasa metabólica se hubiera mantenido constante. Si comparamos al ser humano con otros primates en lo que se refiere al tamaño de sus órganos más costosos desde el punto de vista energético (cerebro, intestino, hígado, riñones y corazón), encontramos que su cerebro es mayor de lo que cabía esperar por su tamaño corporal y su intestino es menor, como también lo es su masa muscular. Es lo que se conoce como “hipótesis del tejido caro” (*expensive tissue hypothesis*), propuesta inicialmente por AIELLO & WHEELER (1995).

Pero, parece evidente que una dieta así no podría haber sido incorporada de forma

fácil sin el control del fuego y sin la fabricación de utensilios cortantes para hacer lo que nuestros dientes no nos permiten: cortar la piel de animales grandes o despiezar los restos de carne en las piezas capturadas por otros carnívoros.

Todo ello, junto con el bipedismo, habría contribuido al alargamiento del periodo juvenil de aprendizaje, a un aumento en el tamaño de los grupos y a una complejificación de la vida social. Desde este punto de vista, el uso social de nuestra inteligencia habría sido un efecto secundario del desarrollo de la misma bajo la presión selectiva del entorno natural.

Pero, entonces, ¿qué marcó una diferencia tan importante entre los seres humanos y otras especies? Otras muchas especies animales tuvieron que enfrentarse igualmente a los cambios climáticos y desarrollaron capacidades cognitivas que les permitieron localizar los alimentos y memorizar el lugar en el que éstos se encuentran o han sido escondidos. Los roedores y las aves son un buen ejemplo. Por otra parte, la dieta carnívora no ha producido en otras especies el efecto que supuestamente habría producido en los humanos. No hay una respuesta clara para esta pregunta.

De acuerdo con esta segunda hipótesis, la inteligencia humana sería una adaptación al complejo entorno social de algunos primates y, sobre todo, de los homínidos. Los primates mantienen (con algunas excepciones, como los orangutanes) grupos sociales en los que se dan conductas complejas, como establecer

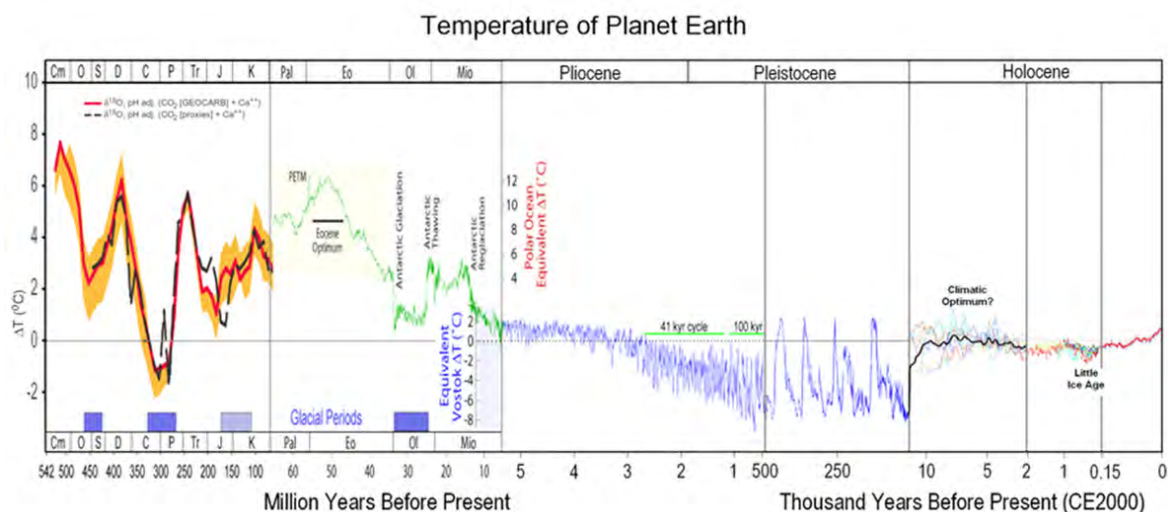


Figura 6. Evolución del clima del planeta.

alianzas, solventar las rivalidades jerárquicas, mantener una cierta cooperación, efectuar un engaño, etc. Según esto, la inteligencia estaría correlacionada con el tamaño de los grupos y con la complejidad social de los mismos.

En grupos, la supervivencia y la reproducción dependen de las relaciones jerárquicas y de cooperación entre sus miembros. Resulta decisivo saber quién es quién dentro del grupo, qué comportamiento es el adecuado en presencia de cada quien –normas sociales– y cuál va a ser la probable reacción de los demás ante una determinada conducta. Es también importante saber detectar al gorrón, que se aprovecha de los demás. Y también lo es establecer alianzas duraderas de manera que se pueda obtener protección y quizás ascender en la jerarquía social. Así pues, cuanto mayor sea el grupo, tanto mayor inteligencia sería necesaria para desenvolverse dentro de él y controlar los diversos aspectos de la vida social.

Habla a favor de esta hipótesis –conocida como la de la “inteligencia maquiavélica”– el hecho que los gorilas posean una gran inteligencia, pese a que su entorno no presenta demasiadas dificultades a la hora de obtener comida y a que tienen una dieta muy simple, mientras que los lemures, que son poco sociales, tienen poca inteligencia. Pero quizás la principal pieza de convicción ha sido el trabajo de Robin DUNBAR (1995) en el que se establece una correlación entre el tamaño cerebral (relativo) en los primates con el tamaño del grupo social.

Sin embargo, esta hipótesis no consigue explicar la gran inteligencia de primates no sociales, como los orangutanes (aunque el orangután podría ser una especie que hubiera perdido la sociabilidad de otra especie ancestral), o el gran tamaño cerebral relativo de los ayeayes, un tipo de lemures de hábitos solitarios. Tampoco explica la importante diferencia en inteligencia entre simios (primates hominoideos) y monos, ya que los grupos sociales de unos y otros no son tan desiguales en número y complejidad. Sólo los chimpancés y los bonobos forman grupos tan numerosos como los monos. Los grupos de gibones y gorilas son mucho menos numerosos. Finalmente, no parece que los grupos sociales en humanos fueran significativamente más numerosos que en otros hominoideos.

Es interesante observar que las dos hipótesis coinciden en algo esencial: las capacidades cognitivas surgen para tratar con entornos complejos, ya sean ecológicos o sociales, por medio de conductas flexibles (GODFREY-SMITH 1996). La versatilidad y adaptabilidad de la conducta a condiciones problemáticas nuevas y complejas es la consecuencia fundamental de disponer de capacidades cognitivas desarrolladas. En un entorno variable y complejo no sirven de mucho las conductas prefijadas y estables, por adaptativas que puedan ser en entornos poco variables y en situaciones bien determinadas. Por eso, puede asumirse con Kim Sterelny que “no estamos adaptados a ningún rasgo específico de (uno de) nuestros hábitats ancestrales. Estamos adaptados al hecho de que nuestros hábitats estaban sujetos a cambios.” (STERELNY 2003).

Por el momento, con las reservas que suscitan los problemas que acabamos de señalar, puede decirse que las dos hipótesis mencionadas tienen su parte de verdad. Hay incluso algunos estudios que avalan la complementariedad de ambas hipótesis, aunque sea en proporciones diferentes, como el realizado mediante modelización por Mauricio González-Forero y Andy Gardner (2018). En él sostienen que “la expansión del cerebro en *Homo* fue dirigida por desafíos ecológicos más bien que sociales, y quizás fuertemente promovida por la cultura”.

ALGUNAS DIFERENCIAS EN EL CEREBRO

En los últimos años se están realizando estudios comparativos muy interesantes entre el cerebro humano y el cerebro de otros animales, principalmente primates. No me cabe duda de que estos estudios significarán un paso fundamental en la comprensión de la evolución de la mente humana. Es bien sabido que el cerebro humano tiene un tamaño relativo mayor que otros primates, especialmente, el neocórtex es tres veces mayor del que cabría esperar en un primate de su tamaño. En los últimos 3 millones de años el cerebro de los homínidos incrementó su tamaño en un 250%, efectuándose la mayor parte de este aumento en los últimos quinientos mil años, durante la evolución del género *Homo* (FLINN *et al.* 2005). Pero, además, hay algunos rasgos estructurales del cerebro que parecen correlacionar bien con

la inteligencia, como el número de neuronas corticales y la velocidad de conducción del impulso nervioso.

El ser humano es el animal que más neuronas corticales posee: en torno a dieciséis mil millones; muy lejos de otros primates, como el babuino (dos mil quinientos millones) y de los gorilas y orangutanes (nueve mil millones). Algunos autores, sin embargo, sostienen que el número total de neuronas en el ser humano es el que corresponde a un primate con un cerebro de su tamaño (AZEVEDO *et al.* 2009, LENT *et al.* 2012, HERCULANO-HOUZEL 2016). Pero, en todo caso, su capacidad de procesamiento de información es la mayor de todos los animales dado que, a esta enorme densidad de neuronas corticales hay que añadir que la conducción del impulso nervioso es muy veloz debido al grosor de su capa de mielina y, sobre todo, a que el número de conexiones entre ellas es mucho mayor.

Una característica peculiar del cerebro de los seres humanos es la diferente estructura de las minicolumnas del *planum temporale* (una zona del área de Wernicke, una de las más importantes en el procesamiento y comprensión del lenguaje). Los análisis revelan una asimetría propia de los seres humanos en dos aspectos: en el lado izquierdo las columnas son más anchas y hay más espacio en el neuropilo (espacio comprendido entre cuerpos celulares en la sustancia gris). Esto parece estar relacionado con el procesamiento del lenguaje hablado (OCKLENBURG *et al.* 2018). A esto podemos añadir las neuronas en huso o neuronas von Economo, que solo poseen algunos primates, pero sobre todo los grandes simios y el ser humano, o mamíferos con cerebro grande, como los elefantes, algunas ballenas, las orcas y los delfines. En humanos estas neuronas son tres veces más abundantes que en cetáceos y dos veces más abundantes que en grandes simios (Fig. 7).

Son largas neuronas bipolares, fusiformes, situadas sobre todo en el córtex cingulado anterior (CCA), que permiten una conexión rápida entre distintas zonas de un cerebro grande, lo que ha dado pie para suponer que son el producto de una evolución convergente. Hay quien les ha atribuido un papel significativo en los circuitos neuronales implicados en la conciencia social, la empatía, el autocontrol y la toma de decisiones rápidas en situaciones emocionalmente

cargadas, aunque estas atribuciones son aún un asunto en discusión (ALLMAN *et al.* 2010). En los seres humanos además de estas peculiaridades señaladas, el córtex prefrontal ha experimentado una reestructuración con respecto al de los grandes simios, con zonas de mayor tamaño, como el polo frontal del hemisferio derecho (FLINN *et al.* 2005).



Figura 7. Neurona en huso o neurona de Von Economo (derecha).

Algunas investigaciones indican que las diferencias evolutivas más importantes entre el cerebro humano y el del resto de los primates vienen dadas no sólo por estos rasgos estructurales, sino sobre todo por los rasgos fisiológicos, funcionales y neuro-químicos. Veamos a continuación algunos ejemplos.

Las mutaciones en el gen FOXP2, que se encuentra en el cromosoma 7, serían un ejemplo de cambios evolutivos funcionales. FOXP2 un gen regulador que se expresa, entre otros momentos, en la formación del tejido nervioso. Su papel es central en el control facial, en la vocalización y en la producción del lenguaje. Esas mutaciones estaban presentes también en el neandertal, lo que refuerza la hipótesis del uso del lenguaje por parte de esta especie. Otro ejemplo serían las mutaciones exclusivas del ser humano en el gen anómalo fusiforme asociado con la microcefalina (ASPM) y el gen de la microcefalina (MCPH1), ambos relacionados con el aumento del tamaño del córtex cerebral.

Durante un periodo que va desde hace 3,4 millones de años hasta hace un millón de años, un gen denominado SRGAP2 se duplicó tres veces en nuestro linaje evolutivo, de modo que los seres humanos tenemos cuatro copias de ese gen en el cromosoma 1, mientras que los grandes simios tienen solo una. Al tener varias copias, dicho gen pudo evolucionar libremente en nuestros ancestros y una de las copias resultó más eficiente que el original. En efecto, la variante SRGAP2C se expresa en mayor cantidad que las otras y presenta menos variaciones de secuencia. Dicha variante favorece la formación de espinas dendríticas y, por tanto, la capacidad de las neuronas para establecer más conexiones entre ellas en respuesta a nuevas experiencias. Se ha sugerido que esta variante jugó un papel crucial en la emergencia del linaje *Homo* a partir de los australopitecos hace entre 3 y 2 millones de años, momento en que se expandió el neocórtex y evolucionarían las especializaciones del cerebro humano, como el lenguaje, el aprendizaje vocal, la cognición social y la capacidad para resolver problemas. De hecho, esta variante se ha encontrado también en el genoma de denisovanos y neandertales, lo que de nuevo podría ser interpretado en el sentido de que estas especies pudieron tener cierto uso del lenguaje (DENNIS *et al.* 2012, CHARRIER *et al.* 2012, GESCHWIND & KONOPKA 2012, MARTINS *et al.* 2018). Previamente se sabía que estos genes están relacionados con trastornos en el neurodesarrollo, lo cual abre perspectivas médicas para el tratamiento de algunas enfermedades y desordenes neuronales (macrocefalia, microcefalia, esquizofrenia, autismo), a los que el ser humano es especialmente vulnerable.

En mayo de 2018, la revista *Cell* publicó un par de trabajos, dirigidos por David Haussler y Pierre Vanderhaeghen, en los que se mostraba que el gen NOTCH2NL, una variante de los genes NOTCH única en humanos, estuvo relacionado con el aumento del tamaño cerebral en nuestra especie. Esa variante surgió hace unos tres o cuatro millones de años en ancestro de los humanos actuales. Los genes NOTCH cumplen una de sus funciones manteniendo activa la producción de células madres. En concreto el gen NOTCH2NL retrasa la diferenciación de células madre en la corteza cerebral, que es donde más se expresa, lo que permite la génesis de nuevas neuronas

corticales y, por tanto, tuvo un importante papel en el aumento del tamaño cerebral (FIDDES *et al.* 2018, SUZUKI *et al.* 2018).

La lista de descubrimientos sobre genes implicados en el tamaño y plasticidad del cerebro humano empieza a ser larga. En noviembre de ese mismo año, la revista *eLife* publicó un artículo de Wieland B. Huttner y su equipo con un interesante experimento en el que se mostraba que la expresión en el neocórtex fetal del hurón del gen específicamente humano ARHGAP11B inducía a un incremento en la densidad neuronal de las capas superiores de neuronas y en la extensión del córtex en los hurones (KALEBIC 2018). Se supone que este gen ha estado implicado en el aumento del tamaño del neocórtex en los humanos.

Pero desde el punto de vista genético, la mayor diferencia entre el cerebro humano y el de otros primates no está tanto en el número de genes diferentes que se expresan en el cerebro humano cuanto en las diferencias en la expresión génica (CÁCERES *et al.* 2003). Estudios comparativos realizados con chips de ADN (*DNA microarrays*) han señalado que entre el 2% y el 4% de los genes que se expresan en el córtex cerebral tienen una expresión diferente, habitualmente mayor, en el ser humano que en el chimpancé (PREUSS *et al.* 2004). Así, por ejemplo, la expresión de los genes THBS2 y THBS4 (de la trombospondina-2 y 4) en el córtex frontal se ha incrementado a lo largo de la evolución y es mayor en humanos que en otros primates. Las trombospondinas son proteínas que favorecen la formación de conexiones sinápticas entre las neuronas, incrementando la plasticidad sináptica. (CÁCERES *et al.* 2007). Se han localizado al menos 15 genes específicamente humanos y 35 genes que tienen ortólogos en primates, pero con expresión enriquecida en humanos que han podido tener un papel central en la expansión del neocórtex (FLORIO *et al.* 2018).

Curiosamente, el área del cerebro humano con una actividad en la expresión génica más diferenciada en humanos no es la corteza prefrontal, como cabría imaginar, sino el cuerpo estriado, una zona más profunda relacionada con el movimiento y la coordinación corporal (bipedestación), pero también con la modulación de la conducta social. Esto, al menos, es lo que ha mostrado un estudio realizado con humanos, chimpancés y macacos.

En particular, el cerebro humano presenta una expresión mayor de dos genes relacionados con un neurotransmisor, la dopamina, que desempeña una función importante en la memoria de trabajo, el razonamiento, la conducta exploratoria, la inteligencia general y el lenguaje, y, como es sabido, contribuye a la cohesión del grupo a través de la recompensa social (SOUSA *et al.* 2017).

Otro estudio comparativo entre humanos y primates, publicado en enero de 2018, realizado también sobre el cuerpo estriado, sugiere que la diferencia fundamental está en la proporción de algunos neurotransmisores y que en la evolución de nuestro cerebro primero ocurrió un cambio selectivo en los neurotransmisores y después el aumento del tamaño del cerebro (RAGHANTI *et al.* 2018). En comparación con los gorilas, chimpancés, babuinos y monos, el ser humano presenta una mayor actividad de la dopamina en el cuerpo estriado, como mostraba el estudio anterior. Presenta también mayor nivel de serotonina, que está relacionada con una menor agresividad y mayor control cognitivo y social. En cambio, el ser humano posee menos acetilcolina, que está relacionada con la agresión y la territorialidad. Los autores creen que el mayor nivel de dopamina favoreció la monogamia y una conducta social más avanzada y cooperativa, y que eso a su vez favoreció la transmisión cultural, el lenguaje y el aumento del tamaño cerebral.

En el cerebro humano se da también un metabolismo más alto de la glucosa. El gen del transporte cerebral de la glucosa SLC2A1 es 3,2 veces más activo en el cerebro humano que en el cerebro del chimpancé, mientras que el gen del transporte de la glucosa muscular SLC2A4 es 1,6 veces más activo en los músculos de los chimpancés que en los de los humanos. Sin embargo, los dos genes se comportan de forma semejante en el hígado de ambas especies. Tras la separación evolutiva del linaje humano y el del chimpancé hace unos siete millones de años, estos dos genes encargados de la síntesis de proteínas para el transporte de la glucosa experimentaron mutaciones importantes. En los seres humanos las secuencias reguladoras de los genes para el transporte de la glucosa en músculo y en el cerebro han acumulado más mutaciones de las esperables por mero azar, cosa que no sucedía en los chimpancés, lo que indica que estas regiones han experimentado

una evolución acelerada (FEDRIGO *et al.* 2011). Las diferencias en la expresión de ambos genes sugieren que hubo una fuerte presión evolutiva para modificar las regiones reguladoras humanas de una manera que cierta energía extraída de los músculos se canalizara hacia el cerebro. Todo esto parece encajar muy bien con la hipótesis del tejido caro que mencionábamos más arriba. Por ello, los propios autores de este estudio concluyen: “también deberíamos esperar que los genes implicados en el transporte de energía, fisiología y desarrollo del sistema digestivo estén implicados en una compleja red de compensaciones energéticas entre el cerebro y varios tejidos caros”. Sería interesante comprobarlo.

En coherencia con todas estas diferencias en la expresión de genes, desde el punto de vista epigenético, se han detectado también diferencias con el chimpancé en los patrones de metilación del ADN, mucho mayores en el cerebro que en otros tejidos (ENARD *et al.* 2004, ZENG *et al.* 2012).

Por el momento, el significado exacto de varias de estas diferencias entre el cerebro humano y el de otros primates se nos escapa, pero es evidente que estas investigaciones abren un camino muy prometedor que habrá que ir recorriendo en los próximos años para saber quién es realmente *Homo sapiens*.

NOTA. Este texto es una reelaboración y actualización de ideas que proceden de mi libro *La evolución del conocimiento. De la mente animal a la mente humana* (Madrid: Biblioteca Nueva, 2011). El apartado final sobre el cerebro, sin embargo, no fue tratado en dicho libro.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIELLO L.C. & P. WHEELER 1995. The expensive tissue hypothesis: The brain and the digestive system in human and primate evolution. *Current Anthropology* 36: 199-221.
- ALLMAN J.M. *et al.* 2010. The von Economo neurons in frontoinsular and anterior cingulate cortex in great apes and humans. *Brain Struct. Funct.* 214: 495-517.
- AZEVEDO F.A.C. *et al.* 2009. Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the

- human brain an isometrically scaled-up primate brain. *J. Comp. Neurol.* 513: 532-541.
- BOESCH C. & BOESCH H. 1984. Mental maps in wild chimpanzees: An analysis of hammer transports for nut cracking. *Primates* 25: 160-170.
- CÁCERES M. *et al.* 2003: Elevated gene expression levels distinguish human from non-human primate brains. *PNAS* 100(22): 13030-5.
- CALL J. 2006. Descartes two errors: Reason and reflection in the great apes. En S. Hurley & M. Nudds (Eds.). *Rational Animals?:* 219-234. Oxford University Press, Oxford.
- CHARRIER C. *et al.* 2012. Inhibition of SRGAP2 function by its human-specific paralogs induces neoteny during spine maturation. *Cell* 149(4): 923-935.
- DENNIS M.Y. *et al.* 2012. Evolution of human-specific neural SRGAP2 genes by incomplete segmental duplication. *Cell*: 912-922.
- DUNBAR R. 1995. Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *J. Hum. Evol.* 28: 287-296.
- ENARD W. *et al.* 2004. Differences in DNA methylation patterns between humans and chimpanzees. *Curr. Biol.* 14 (4): R148-R149.
- FEDRIGO O. *et al.* 2011. A potential role for glucose transporters in the evolution of human brain size. *Brain Behav. Evol.* 78(4): 315-326.
- FIDDES I.T. *et al.* 2018. Human-specific NOTCH2NL genes affect notch signaling and cortical neurogenesis. *Cell* 173(6): 1356-1369.
- FLINN M.V., D.C. GEARY & C.V. WARD 2005. Ecological dominance, social competition, and coalitionary arms races: Why humans evolved extraordinary intelligence. *Evol. Hum. Behav.* 26: 10-46.
- FLORIO M. *et al.* 2018. Evolution and cell-type specificity of human-specific genes preferentially expressed in progenitors of fetal neocortex. *eLife* 7: e32332.
- GALLISTEL C.R. 1993. *The organization of learning (learning, development, and conceptual change)*. The MIT Press, Cambridge.
- GESCHWIND D.H. & G. KONOPKA 2012. Genes and human brain Evolution. *Nature*: 486: 481-482.
- GODFREY-SMITH P. 1996 *Complexity and the function of mind in nature*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GONZÁLEZ-FORERO M. & A. GARDNER 2018. Inference of ecological and social drivers of human brain-size evolution. *Nature* 557: 554-557.
- GOULD J.L. 1986. The locale map of honey bees: Do insects have cognitive maps? *Science* 232: 860-863.
- — 1990. Honey bee cognition. *Cognition* 37: 83-103.
- HARE B., J. CALL & M. TOMASELLO 2001. Do chimpanzees know what conspecifics know? *Animal Behaviour* 61: 139-151.
- HERCULANO-HOUZEL S. 2016. *The human advantage. A new understanding of how our brain became remarkable*. The MIT Press, Cambridge.
- KALEBIC C. *et al.* 2018. Human-specific ARHGAP11B induces hallmarks of neocortical expansion in developing ferret neocortex. *eLife* 7: e41241.
- KANO F., C. KRUPENYE, S. HIRATA, M. TOMONAGA & J. CALL 2019. Great apes use self-experience to anticipate an agent's action in a false-belief test. *PNAS* 116 (42): 20904-20909.
- KRUPENYE C., F. KANO, S. HIRATA, J. CALL & M. TOMASELLO 2016. Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science* 354 (6308): 110-114.
- LENT R. *et al.* 2012. How many neurons do you have? Some dogmas of quantitative neuroscience under revision. *European Journal of Neuroscience* 35: 1-9.
- MARTINS P.T., MARÍ M. & C. BOECKX 2018. SRGAP2 and the gradual evolution of the modern human language faculty. *Journal of Language Evolution* 3(1): 67-78.
- MULCAHY J. & J. CALL 2006. Apes save tools for future use. *Science* 312: 1038-1040.
- MÜLLER M. & WEHNER R. 1988. Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85(14): 5287-5290.

- OCKLENBURG S. *et al.* 2018. Neurite architecture of the planum temporale predicts neurophysiological processing of auditory speech. *Science Advances* 4(7): eaar6830.
- PEPPERBERG I.M. 1999: *The Alex studies. cognitive and communicative abilities of grey parrots.* Harvard University Press, Cambridge.
- PREMACK D. & PREMACK A.J. 1994. Levels of causal understanding in chimpanzees and children. *Cognition* 50: 347-362.
- PREUSS T.M. *et al.* 2004. Human brain evolution: Insights from microarrays", *Nature* 5: 850-860.
- RAGHANTI M.A. *et al.* 2018: A neurochemical hypothesis for the origin of hominids. *PNAS* 115(6): E1108-E1116.
- REGOLIN L., VALLORTIGARA G., & ZANFORLIN, M. 1995. Object and spatial representations in detour problems by chicks. *Animal Behaviour* 49: 195-199.
- SOUSA A.M.M. *et al.* 2017. Molecular and cellular reorganization of neural circuits in the human lineage. *Science* 358 (6366): 1027-1032.
- STERELNY K. 2003: *Thought in a Hostile World. The Evolution of Human Cognition.* MA: Blackwell, Malden.
- SUZUKI I.K. *et al.* 2018. Human-specific NOTCH2NL genes expand cortical neurogenesis through Delta/Notch regulation. *Cell* 173(6): 1370-1384.
- WEIR A.A. S., CHAPPELL J. & KACELNIK A. 2002. Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science* 297: 981.
- WHITEN A. & BYRNE R.W. 1988. Tactical deception in primates. *Behavioral and Brain Sciences* 11: 233-244.
- WHITEN A. *et al.* 1999 Cultures in chimpanzees. *Nature* 399: 682-685.
- ZENG J. *et al.* 2012. Divergent whole-genome methylation maps of human and chimpanzee brains reveal epigenetic basis of human regulatory evolution. *Am. J. Hum. Genet.* 91: 1-11.