

La capacidad para la apreciación estética: una evolución en mosaico

MARCOS NADAL, ALBERT FLEXAS Y CAMILO J. CELA-CONDE

INTRODUCCIÓN

Nuestros parientes vivos más cercanos, los chimpancés y gorilas, son capaces de realizar tareas parecidas a las pictóricas como, por ejemplo, aplicar pintura sobre un lienzo. Sin embargo, este comportamiento –que también se ha observado en otros animales como los elefantes– sólo se da, tras mucho entrenamiento, cuando los animales han sido criados en cautividad y han recibido una gran influencia de la cultura humana. La apreciación estética –el interés por el objeto producido por uno mismo u otro individuo– parece estar por completo fuera del alcance de los simios y otros animales, aunque hayan sido entrenados para pintar. Se suele considerar, por tanto, que la capacidad para apreciar la belleza de ciertas formas, colores y objetos apareció en algún momento de la evolución humana, tras la divergencia entre los linajes chimpancé y humano, hace alrededor de 7 millones de años. Nuestra capacidad para apreciar la belleza parece ser un fenómeno único en el mundo natural y omnipresente en la vida de los seres humanos, que se manifiesta por medio de conductas muy diversas: desde la ornamentación de nuestros cuerpos y hogares hasta la creación de grandes obras de arte.

En este trabajo revisamos las hipótesis que se han ofrecido para explicar la evolución de la facultad de apreciación estética, y señalamos algunos de sus postulados fundamentales. A continuación presentamos ciertos estudios realizados desde la psicología y la neurociencia cuyos resultados pueden arrojar alguna luz sobre la evolución de la apreciación de la belleza. Finalmente, esbozamos una nueva propuesta coherente con dichos resultados comparándola con las perspectivas evolucionistas existentes.

PSICOLOGÍA EVOLUCIONISTA DE LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

Dos hipótesis sobre la evolución de la apreciación estética son en la actualidad aceptadas de forma general. De acuerdo con la primera de ellas, la apreciación estética implica respuestas emocionales fijadas a lo largo de la evolución humana a causa de las ventajas que confirieron a la hora de atender a los elementos del entorno y dar una respuesta adecuada a los problemas de adaptación al medio. La selección natural habría dotado a los seres humanos de una serie de adaptaciones específicas destinadas a evaluar los recursos del entorno, por lo común animales, frutos o indicadores naturales acerca de la necesidad de modificar ciertos comportamientos. Estos mecanismos habrían sido de gran ayuda para la solución de problemas adaptativos, como pueden ser la identificación de lugares seguros, con recursos suficientes, en los que asentarse; animales que podrían constituir una fuente de alimento o de peligro; frutos y otros vegetales ricos en nutrientes; indicios de lluvia, e incluso señales que ponen de manifiesto la cercanía del amanecer o del anochecer. Se cree que la selección del hábitat habría sido en especial importante para nuestros antepasados del Pleistoceno, dado que eran cazadores-recolectores que vivían en grupos nómadas con un reasentamiento frecuente en paisajes parecidos a los de las sabanas actuales. Desde este punto de vista, nuestra preferencia por los paisajes naturales no es un caso especial de respuesta estética sino, más bien, la base sobre la que se han erigido los dominios más tradicionales de la estética.

La perspectiva alternativa sobre el origen de nuestra capacidad para apreciar la belleza sugiere que

nuestras preferencias estéticas evolucionaron por medio de la evaluación de obras que sólo podrían haber sido creadas por individuos con grandes capacidades relacionadas con la supervivencia. Así, consideraríamos atractivas a las personas que son capaces de producir obras de calidad debido a nuestra preferencia por lo que es difícil, raro, habilidoso y costoso. Estas cualidades sirven como un indicador de que el creador posee rasgos como los de salud, energía, creatividad, acceso a materiales raros, buenas habilidades de aprendizaje, inteligencia y coordinación. De tal forma la evolución habría ido moldeando nuestra apreciación estética para distinguir lo difícil de lo fácil, lo raro de lo común, lo habilidoso de lo descuidado y lo costoso de lo barato, por medio de un mecanismo adaptativo de dominio específico.

Aunque esas distintas perspectivas proponen dos ventajas selectivas diferentes para explicar la evolución de la apreciación estética, la caracterización que hacen de ésta y del proceso evolutivo que condujo a ella exhibe ciertos rasgos comunes. Tanto si se entiende que la apreciación estética aportó ventajas en el reconocimiento de entornos favorables como en la elección de parejas adecuadas, se suele considerar que es un proceso único e insoluble, un mecanismo diferenciado que evolucionó porque resolvía un problema adaptativo específico. En este sentido, la psicología evolucionista suele ver la mente humana como una colección de módulos de procesamiento, uno de los cuales sería la apreciación estética en particular. El segundo supuesto de la psicología evolucionista estriba en considerar que la preferencia estética, junto con otros muchos mecanismos cognitivos, apareció como respuesta a las circunstancias relacionadas con los ambientes del pleistoceno, que damos por similares a las sabanas actuales, en los que vivieron nuestros antepasados cazadores-recolectores. Desde este punto de vista, comprender la evolución de la preferencia estética requiere el examen de los problemas adaptativos implícitos en ese tipo de ambientes. En consecuencia, si las actividades estéticas evolucionaron en nuestro linaje durante los últimos dos millones de años, no hay motivo para suponer que se puedan hallar habilidades de ese tipo -ni siquiera proto-estéticas- en nuestros parientes vivos más cercanos. Esa capacidad estética es no sólo humana, sino propia del género *Homo* y ausente en otros géneros (*Ardipithecus*, *Australopithecus*, *Paranthropus*) del linaje humano.

En contraste con esta perspectiva, existen argumentos convincentes a favor de un concepto de apreciación estética como resultado de la integración de múltiples procesos componentes, ninguno de los cuales se relacionaba con la estética antes de que se produjera la integración, ni se dedica de manera exclusiva a ese cometido después de ella. Más aún, dichos componentes tienen historias evolutivas diferentes. Mientras que algunos parecen ser el resultado de episodios evolutivos que tuvieron lugar durante la evolución del ser humano, otros parecen haber sido heredados de antepasados primates distantes.

En consonancia con ese modelo de procesos integrados, creemos que la capacidad humana para apreciar la belleza no puede explicarse de acuerdo a una única función adaptativa o presión selectiva. Más bien, cabe concluir que la apreciación estética es el resultado de una evolución en mosaico, en la que múltiples presiones selectivas influyeron sobre diferentes procesos componentes confiriendo ventajas selectivas diversas. Es posible, incluso, que ese episodio sea múltiple, que haya tenido lugar en varios momentos de la evolución de nuestra especie, y tanto antes como después de la divergencia de los linajes humano y chimpancé. No es inconcebible, pues, que los humanos compartan con otros primates algunos de los sustratos cognitivos y neuronales sobre los que se erige la apreciación estética, hipótesis que sugiere que, de hecho, tales sustratos anteceden a los propios seres humanos.

PROCESOS COGNITIVOS Y AFECTIVOS SUBYACENTES A LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

En ocasiones, las aproximaciones evolucionistas al comportamiento y cognición humanas han perdido de vista el hecho de que admirar la belleza de una escultura o una pintura, o crear una obra artística, es el resultado de la interacción de diferentes procesos cognitivos de los que ninguno está relacionado en exclusiva con el dominio estético o artístico. Este hecho ha sido subrayado por modelos psicológicos recientes que han recogido los resultados de numerosos estudios de investigación de la influencia de diversos factores sobre la apreciación estética. Como indicaremos más adelante, se pueden sacar conclusiones im-

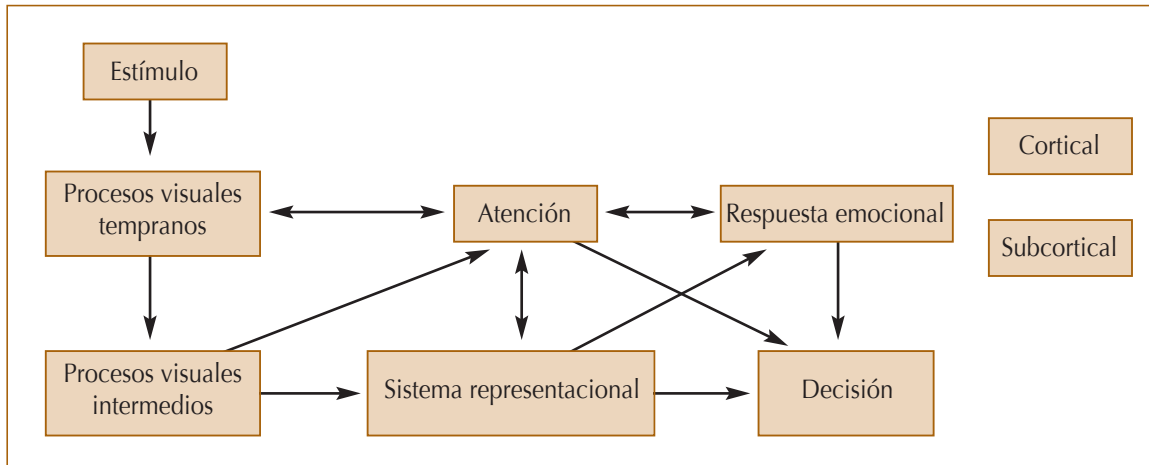


Figura 1.

portantes acerca de la evolución de la apreciación estética sobre la base de una adecuada comprensión de sus componentes cognitivos y neuronales.

El modelo elaborado por Anjan Chatterjee (véase figura 1), que se presentó en el año 2003, divide la apreciación de la belleza visual en una serie de procesos cognitivos y afectivos. En un primer momento, se producen los procesos visuales tempranos en los que el estímulo se disecciona en sus componentes más simples como son el color, las líneas, los ángulos o las formas, analizados en regiones cerebrales distintas. En la siguiente etapa, los procesos visuales intermedios agrupan ciertos elementos y segregan otros para formar representaciones coherentes. Más tarde se seleccionan ciertas regiones del estímulo para ser procesados con un mayor detalle. En ese momento, la información almacenada en la memoria se activa, se reconocen los objetos y se asocian con significados mediante la acción de un sistema representacional. Este análisis visual elicitó emociones asociadas con la experiencia estética y aporta los cimientos para formular un juicio estético. El modelo también incluye una retroalimentación de información, a través de procesos atencionales, desde los niveles de procesamiento visual tardíos y desde los sistemas afectivos hacia las etapas de procesamiento tempranas.

Con la mejora de nuestra comprensión de tales procesos constituyentes, junto con los avances obtenidos en la metodología y la precisión de las técnicas de neuroimagen, los investigadores se han interesado por la descripción de los mecanismos neuronales implicados en la apreciación estética. Cuatro estudios de neuroimagen sentaron las bases de nuestro conocimiento sobre sus bases neuronales. En el año 2004, Hideaki Kawabata y Semir Zeki usaron la resonancia magnética funcional para registrar la actividad cerebral en participantes que valoraban la belleza de una serie de estímulos visuales. Sus resultados mostraron que la actividad en el córtex orbitofrontal era mayor para los estímulos clasificados como bellos, mientras que la actividad en el córtex motor era mayor para los estímulos valorados como feos. También mediante resonancia magnética funcional, y en el mismo 2004, Oshin Vartanian y Vinod Goel hallaron que la actividad en el núcleo caudado, el giro cingulado anterior y los giros occipitales se incrementaba con la preferencia de los participantes por los estímulos presentados. El mismo año, Camilo Cela Conde y sus colaboradores, mediante magnetoencefalografía, encontraron que la actividad en el córtex prefrontal dorsolateral se incrementaba entre los 400 y 1000 milisegundos tras la presentación de estímulos valorados como bellos por sus participantes (véase figura 2). Por su parte, de nuevo mediante resonancia magnética funcional, Thomas Jacobsen y sus colaboradores identificaron en 2006 una relación entre valoración de la belleza y actividad neuronal en el polo frontal, el giro frontal inferior y el polo temporal.

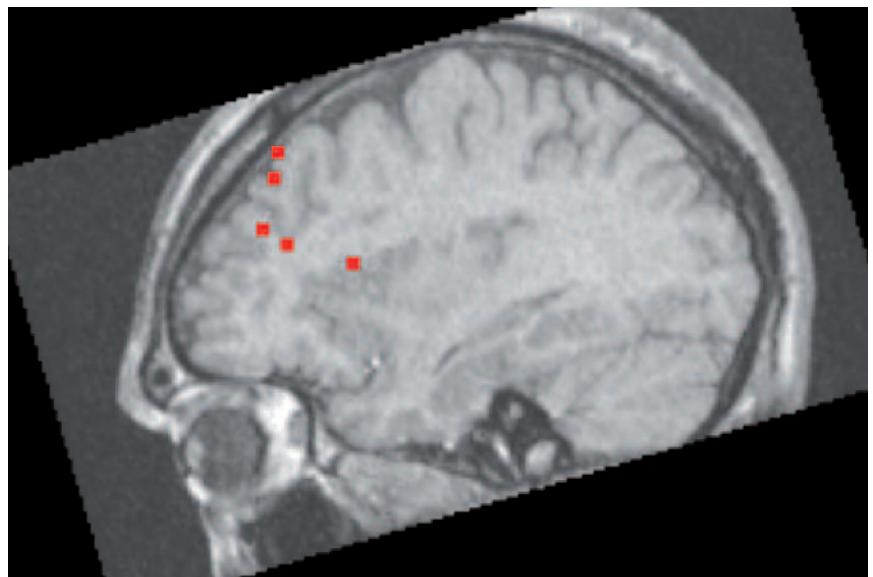


Figura 2.

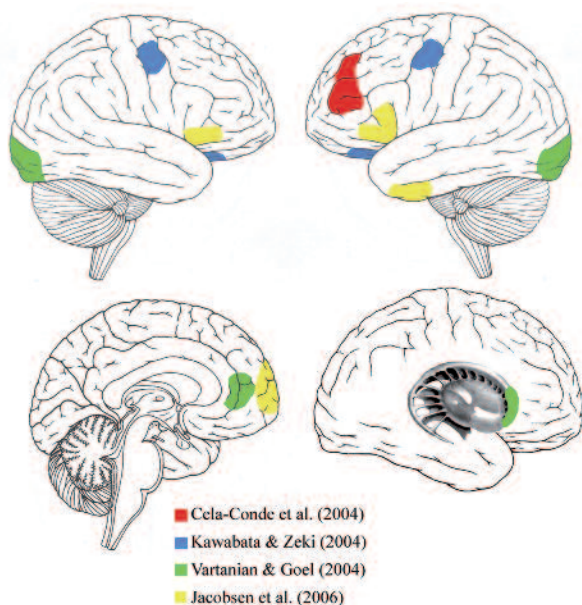


Figura 3.

Podría parecer sorprendente que cuatro estudios diseñados con el mismo objetivo -identificar los correlatos neuronales de la apreciación estética- den lugar a resultados tan diversos: ninguna de las áreas mencionadas aparece en más de un estudio. Sin embargo, los autores de los estudios no afirmaron en caso alguno que las regiones identificadas actuaran de manera aislada. De hecho, la divergencia en los resultados de estos estudios ilustra claramente que los procesos subyacentes a la apreciación de la belleza son harto complejos. Dicha capacidad resultaría de la función coordinada de múltiples sistemas cognitivos y afectivos (véase figura 3). Marcos Nadal y sus colaboradores han apuntado que ciertos aspectos de los diseños y procedimientos experimentales pueden haber llevado a los cuatro estudios a registrar sólo una imagen parcial de las complejas bases neuronales de la apreciación estética.

Tomando en consideración los resultados de los cuatro estudios mencionados arriba y el conocimiento actual sobre los correlatos neuronales de procesos cognitivos y afectivos podemos utilizar el modelo elaborado

por Anjan Chatterjee (figura 1) para ofrecer una interpretación funcional conjunta de los sustratos neuronales de la apreciación estética. Los procesos afectivos implicados en ésta se encuentran mediados por ciertas regiones del córtex orbitofrontal, como sugieren los resultados de Kawabata y Zeki, el núcleo caudado y el córtex cingulado anterior, como apunta el estudio de Vartanian y Goel. El reconocimiento del estímulo visual y la atribución de un significado durante el proceso de apreciación estética parecen estar relacionados con actividad en el giro frontal inferior y el polo temporal, de acuerdo con el trabajo de Jacobsen y sus colaboradores. El proceso de toma de decisión acerca de la belleza está relacionado con actividad en el córtex prefrontal dorsolateral y frontomedial, como revelan los estudios de los grupos de Cella Conde y Jacobsen. Finalmente, hay evidencia de una profundización del procesamiento visual temprano

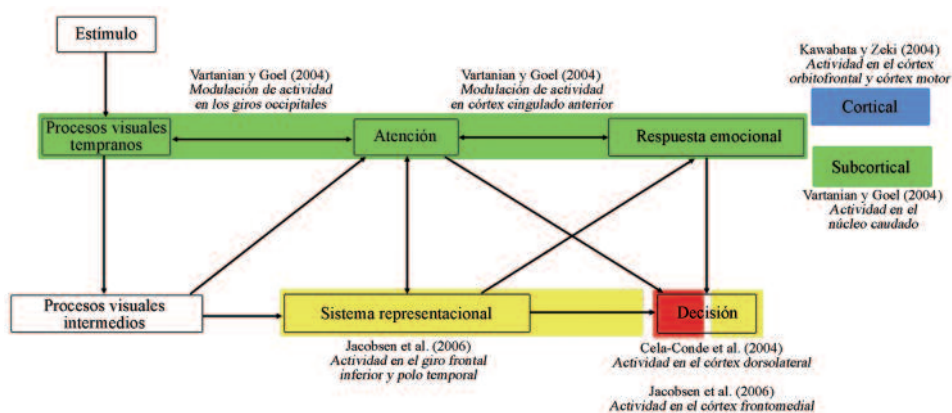


Figura 4.

inducido por factores atencionales en el córtex occipital que se indica en el estudio de Vartanian y Goel (véase figura 4).

Así, la imagen global de los mecanismos neuronales que subyacen a la apreciación estética sólo emerge integrando los resultados de los diversos estudios. De ellos, y de los modelos psicológicos basados en un amplio abanico de hallazgos experimentales, se desprende que la apreciación estética

no es un único proceso cognitivo, ni descansa sobre un mecanismo neuronal único e indivisible. Más bien, los resultados indican que es la consecuencia de varios procesos cognitivos y afectivos relacionados con diversos aspectos de la imagen. Por añadidura, ni los experimentos psicológicos ni los estudios de neuroimagen han hallado evidencia alguna de mecanismos cognitivos o neuronales dedicados de forma exclusiva o en especial a la apreciación de la belleza.

LA EVOLUCIÓN DE LOS CORRELATOS NEURONALES DE LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

Es concebible que no todas las estructuras neuronales implicadas en la apreciación estética, y las funciones que realizan, hayan sido sometidas al mismo grado de transformación desde la aparición del linaje humano. El estudio comparado de especies proporciona una herramienta para clarificar las relaciones filogenéticas entre ellas y desenmarañar la historia evolutiva de los rasgos que las caracterizan. El método

comparado descansa sobre varios conceptos clave: la distinción entre homología y homoplasia, el criterio de parsimonia y la distinción entre apomorfias y plesiomorfias. Se dice que un rasgo determinado es una homología cuando aparece en dos especies por haberse heredado de un ancestro común que ya lo poseía -como la pentadactilia de las distintas especies de primate-. Los rasgos heredados se denominan plesiomorfias (o rasgos primitivos), y se distinguen a los rasgos nuevos de cualquier linaje, que se llaman apomorfias (o rasgos derivados). Cuando aparece una apomorfia en una especie que luego se diversifica en varias, las nuevas especies que aparecen tienen ese rasgo como plesiomorfia, porque fue fijado en la especie ancestral.

Una homoplasia, por su parte, es un rasgo que se da en dos especies como resultado de procesos evolutivos independientes -como las alas de las palomas y las de los murciélagos-.

En especies emparentadas de cerca, y sobre todo en lo referente a rasgos de los que no queda constancia directa en el registro fósil, se usa el criterio de parsimonia como herramienta para organizar los linajes evolutivos. Este principio establece que si un rasgo aparece en dos especies cercanas filogenéticamente, como es el caso del ser humano y el chimpancé, o el ser humano y los monos del viejo mundo, cabe asumir que se trata de una homología. Es decir, la presencia de un mismo carácter en estas especies se concibe como una plesiomorfia heredada de su antepasado común, y no como una homoplasia evolucionada de manera independiente.

En este apartado revisaremos diversos estudios comparativos de las regiones cerebrales que, según los resultados de neuroimagen, están implicadas en la preferencia estética. El método comparado nos permitirá distinguir aquellos aspectos relacionados con los sustratos neuronales de la preferencia estética que el ser humano ha heredado de sus antepasados primates, separándolos de los que han aparecido a lo largo de la evolución específica de nuestro linaje. En nuestra selección de la literatura hemos primado la comparación de los rasgos que, en este momento, se conocen mejor en relación a la preferencia estética: la localización anatómica de áreas corticales, la caracterización citoarquitectónica de estas áreas y sus patrones de conectividad con otras regiones.

EL SISTEMA VISUAL

Como hemos comentado arriba, el estudio realizado por Vartanian y Goel reveló que la actividad en regiones de los lóbulos occipitales relacionados con el procesamiento visual era mayor cuando los participantes otorgaban una alta puntuación frente a la baja puntuación. Se sabe que en el curso de la evolución del ser humano las regiones que llevan a cabo el procesamiento inicial de la información visual han sufrido una menor expansión que el conjunto del cerebro. Ir más allá de la mera comparación de tamaños para profundizar en la organización del córtex visual de los primates es complicado por la falta de consenso a la hora de dividir esta región en áreas citoarquitectónicas. No obstante, podemos señalar algunas ideas básicas bien establecidas. Si bien es cierto que la organización retinotópica y las funciones de las áreas cerebrales implicadas en el procesamiento visual temprano, conocidas como V1 y V2, se hallan conservadas en gran medida en el ser humano, diversos estudios han identificado una serie de aspectos derivados en el área V1 humana. Los seres humanos difieren de los monos en ciertas características de la representación cortical de la vía magnocelular. A pesar de que algunas de estas características aparecieron en los antepasados comunes de los simios africanos y el ser humano (plesiomorfias), otras parecen ser patrimonio exclusivo de nuestra especie (apomorfias). Dado que la vía de procesamiento visual magnocelular está implicada en el análisis de los contrastes de luminancia, el movimiento, la perspectiva, el tamaño relativo de los objetos y la percepción de la profundidad, es razonable suponer que los cambios aparecidos en esta vía a lo largo de nuestro linaje tuvieron un impacto sobre estos procesos.

Mientras que, en general, las áreas visuales tempranas tienden a ser homólogas en los seres humanos y en los monos, a medida que se asciende a niveles superiores del sistema visual los parecidos se reducen. Valiéndose de resonancia magnética funcional y de técnicas de comparación de la superficie cerebral, varios estudios apuntan a que las vías de procesamiento visual ventral y dorsal no han sufrido el mismo grado de cambio a lo largo del linaje humano. Las áreas que forman parte de la vía ventral, relacionada con la representación y categorización de objetos, han sufrido una menor expansión que aquellas otras que

integran la vía dorsal, implicada en la representación del espacio y el análisis de la información visual para la organización de la acción. El hecho de que las áreas parietales de la vía dorsal reciban sólo información del sistema magnocelular constituye un respaldo a la idea mencionada antes de que a lo largo de la evolución del ser humano se han desarrollado en especial las representaciones corticales de la información alimentada por dicho sistema magnocelular. Los estudios que han mostrado actividad cerebral en regiones homólogas del ser humano y el mono durante la percepción de la simetría, la representación de los objetos visuales, así como su clasificación, refuerzan la noción de una relativa conservación de la vía ventral en los humanos.

LOS POLOS TEMPORALES

El estudio de los correlatos neuronales de la preferencia estética llevado a cabo por Jacobsen y colaboradores, que hemos mencionado más arriba, reveló que la valoración de la belleza de estímulos visuales geométricos está relacionada con una mayor actividad en el polo temporal izquierdo que la que aparece en la valoración de otros aspectos visuales. Los autores sugirieron que la función de esa región era la generación de un contexto afectivo y semántico, basado en experiencias anteriores, en base al que es posible llevar a cabo las decisiones sobre la belleza de los estímulos visuales.

En comparación con el de otros primates, el lóbulo temporal del ser humano creció en superficie, volumen y proporción de materia blanca a lo largo de su historia evolutiva. Eso sugiere que, en cierta medida, los patrones de conectividad se han reorganizado desde la aparición del linaje humano. Se ha propuesto que esta reorganización, propia sobre todo del hemisferio izquierdo, puede estar relacionada con la aparición y expansión de regiones del lóbulo temporal relacionadas con el lenguaje. En concreto, parece ser que la vía de procesamiento visual de los objetos se ha desplazado ventralmente para permitir la expansión de las áreas relacionadas con el habla y el lenguaje en la superficie lateral.

Pasando ahora al polo temporal en sí, parece que la mayoría de las funciones que lleva a cabo esta región en nuestra especie son primitivas. En el ser humano, el polo temporal se ha relacionado con el uso de experiencias pasadas para generar un contexto semántico y afectivo, facilitando la interpretación de la información que se procesa. Los estudios de neuroanatomía comparada han aportado evidencias de que esta región está implicada en la misma función en otros primates. El polo temporal de los monos está conectado en gran medida con redes prefrontales orbitales y mediales, lo que sugiere su implicación en la integración de procesos afectivos, mnemónicos y sensoriales. Esta homología funcional converge con el hecho de que los patrones de conectividad entre las cortezas temporales y las prefrontales son muy similares en humanos y macacos.

Finalmente, se sabe que en el ser humano el polo temporal juega un papel central en el reconocimiento de objetos. Las lesiones de esta región dificultan en particular el reconocimiento y recuerdo de entidades concretas, de objetos y caras familiares. Esta función también podría ser homóloga en monos y seres humanos, dado que se ha mostrado que las neuronas del córtex temporal anterior de los monos están implicadas en el procesamiento de información visual relacionada con objetos, y que pueden sensibilizarse a la presentación de ejemplares de una categoría aprendida. Por añadidura, otros estudios apuntan a que lesiones en el polo temporal de los monos producen déficit en el reconocimiento de los guantes del experimentador, de la comida o de las serpientes vivas, pero no en la discriminación de objetos o patrones no familiares.

CÓRTEX PREFRONTAL LATERAL

Los estudios realizados por Cela Conde y colaboradores y Jacobsen y colaboradores mostraron que, mientras se valora la belleza de pinturas, fotografías y diseños geométricos, se observa un incremento en la activación del córtex prefrontal lateral. Más arriba hemos sugerido que esta actividad puede estar relacionada con los procesos de toma de decisión sobre la belleza de los estímulos visuales presentados en estos dos estudios.

En contra de lo que se suele suponer respecto del córtex prefrontal, y en particular del lateral, existen evidencias de que la organización citoarquitectónica de esta región está relativamente conservada en el

ser humano. La comparación de los patrones de conectividad y la organización citoarquitectónica del córtex prefrontal dorsolateral de macacos y humanos, región que incluye las áreas de Brodmann 8, 9 y 46, no revela nuevas áreas citoarquitectónicas en el cerebro humano. De hecho, todas ellas exhiben características muy similares a las del cerebro de los macacos, de forma que los mismos rasgos arquitectónicos sirven para distinguir las áreas de esta región en ambas especies. Tal es el grado de homología de la arquitectura neuronal en esta región, que incluso se hallan en ambas especies las mismas subdivisiones de las áreas (8Av, 8Ad, 8B, 9/46d y 9/46v). El análisis comparativo del córtex prefrontal ventrolateral de humanos y macacos muestra una imagen similar de las áreas de Brodmann 47/12 y 57. Los criterios citoarquitectónicos usados para identificar estas dos áreas en monos y humanos son los mismos, igual que sucede con los usados para diferenciarlas de las áreas del córtex dorsolateral. De nuevo, incluso las subdivisiones del área 45 (45A y 45B) son identificables en ambas especies.

También podemos hablar de homologías funcionales relacionadas con el córtex prefrontal lateral en monos y humanos. El córtex lateral de todos ellos está organizado funcionalmente a lo largo de dos ejes: el caudal-rostral y el dorsal-ventral. Diversos estudios de lesiones han mostrado que la región caudal del córtex prefrontal (área de Brodmann 8) de los monos contribuye a la flexibilidad en el cambio atencional entre estímulos y la selección de respuestas dependiendo de reglas condicionales aprendidas. En el extremo rostral de este eje, las lesiones producidas en el córtex dorsolateral medio (áreas 46 y 9/46) provocan una disminución del rendimiento en las tareas de memoria de trabajo que requieren tanto la monitorización de la selección de estímulos como la presencia de eventos esperados. Las lesiones en el córtex prefrontal ventrolateral medio (áreas 47/12 y 45) afectan al rendimiento en tareas de función ejecutiva, incluidas las de selección y comparación de representaciones de estímulos almacenados en la memoria a corto y largo plazo, y a los juicios basados en ellas.

Los estudios de neuroimagen realizados en humanos para clarificar la organización funcional de las áreas prefrontales laterales revelan una clara convergencia de resultados con los estudios de lesiones realizados con monos. Así, las funciones asociadas al córtex lateral en humanos -selección, monitorización y juicio- también se hallan organizadas a lo largo de los ejes caudal-rostral y dorsal-ventral. Tomando en consideración los resultados de estudios de lesión en monos, parece adecuado considerar que la organización funcional y citoarquitectónica del córtex lateral es un rasgo primitivo en los humanos.

Sin embargo, algunos rasgos del córtex prefrontal lateral diferencian al ser humano de otros primates. Por ejemplo, resulta obvio que la implicación de estas funciones en ciertas habilidades cognitivas humanas, como son el lenguaje o incluso la apreciación estética, no se halla en otras especies de primates. En segundo lugar, el tipo de información sobre el que se llevan a cabo estas funciones también parece diferir. El estudio mediante resonancia magnética funcional con seres humanos y monos muestra que, ante objetos visuales, la actividad del córtex prefrontal es mucho mayor en los monos que en los humanos. Ese hecho pone de manifiesto la naturaleza multisensorial de la información que llega al córtex prefrontal de los humanos, en contraste con la información primordialmente visual que llega al de los monos.

CÓRTEX CINGULADO ANTERIOR

Los estudios realizados por Vartanian y Goel y Jacobsen y colaboradores identificaron actividad en esta región cuando los participantes valoraban como bellos estímulos visuales en las tareas de preferencia estética. Hemos sugerido más arriba que la implicación de esta región cerebral en la preferencia estética puede estar relacionada con la percepción consciente de las emociones provocadas por estímulos estéticamente agradables. Aunque el córtex cingulado anterior es citológicamente distinguible del córtex cingulado posterior tanto en humanos como en monos, existen diferencias llamativas entre ambas especies. La más obvia es la presencia de dos nuevas áreas en el ser humano (áreas 33 y 32') en comparación con otros primates.

Por otro lado, se ha demostrado que en el córtex cingulado anterior de los grandes simios y seres humanos existe un tipo de neuronas, las células fusiformes, que no se han hallado en otros mamíferos incluyendo el resto de especies de primates. En el caso de los seres humanos, estas neuronas constituyen el 5,6% de las células piramidales de secciones transversales de la capa Vb y aparecen en grupos de 3 a 6.

Entre el resto de hominoideos, los bonobos son los que presentan el patrón más similar al humano, con un 4,8% de células fusiformes también en acumulaciones de 3 a 6. La abundancia relativa de estas neuronas es menor en el chimpancé común (3,8%), el gorila (2,3%) y el orangután (0,6%) y en ninguno de estos casos aparecen agrupadas. Estos resultados indican que durante la evolución de los hominoideos apareció un nuevo tipo de neurona en el córtex cingulado anterior, y que aumentó su abundancia relativa y la tendencia a agruparse a lo largo del linaje que acabó llevando al ser humano.

La función principal de estas neuronas parece ser la de integrar información afectiva y transmitirla a las regiones motoras relacionadas con la vocalización, la expresión facial o las funciones autonómicas. Se ha sugerido que el incremento de la proporción de células fusiformes podría estar relacionado con cambios en la estabilidad emocional y el autocontrol y que, juntamente con un crecimiento del córtex frontal anterior, ese incremento jugó un papel relevante en la gestión de las necesidades ligadas al propio aumento del número de miembros de las familias de seres humanos en el curso de su evolución.

CÓRTEX ORBITOFONTAL

Kawabata y Zeki identificaron una mayor actividad en el córtex orbitofrontal cuando sus participantes valoraban los estímulos como bellos que cuando lo hacían como feos. Existe ya una gran cantidad de estudios que han recogido actividad en dicha región ante estímulos reforzadores primarios y abstractos, lo que nos ha llevado a proponer que su papel en la preferencia estética puede ser el de representar el valor de refuerzo de los estímulos visuales.

La comparación del córtex orbitofrontal de un gran número de macacos y humanos reveló que su patrón de surcos y circunvoluciones eran muy similares, aunque el patrón humano era mucho más intrincado y variable que el de los monos. Así, podemos decir que existe un alto grado de conservación respecto del patrón de surcos en el córtex orbitofrontal del ser humano. Sin embargo, a pesar de estas similitudes generales tanto morfológicas como citológicas, que apuntan a que el área de Brodmann 13 del ser humano mantiene un estado primitivo, ciertas características de esta región distinguen al ser humano de otros simios. Por ejemplo, en el ser humano y el bonobo el área 13 es relativamente más pequeña que en otros simios, cosa que, junto a otras características, sugiere que el número de regiones citoarquitectónicas del córtex orbitofrontal ha aumentado a lo largo de la evolución humana. Por otro lado, la densidad celular de esta área es en los humanos la menor de todos los hominoideos y, junto con los gibones, tiene el menor índice de nivel de sustancia gris, lo que significa que, relativamente hablando, hay mayor espacio ocupado por axones y dendritas.

La corteza orbitofrontal de los primates está funcionalmente conservada en los seres humanos en el sentido de que, al igual que en el caso de los monos, incluye representaciones del olfato, gusto, textura del alimento, información visual proveniente de la vía ventral e información necesaria para el reconocimiento facial. En los primates, esta información se usa para identificar los estímulos que se están procesando y para establecer su valor reforzador. Es más, tanto en humanos como en monos, el córtex orbitofrontal es un elemento crucial tanto en el aprendizaje de asociaciones entre estímulos y refuerzos como en su modificación cuando se alteran las contingencias.

POLO FRONTAL

Los resultados de Jacobsen y colaboradores mostraron que, mientras los participantes valoraban la belleza de estímulos visuales geométricos, la actividad en el polo frontal era mayor que cuando valoraban la simetría de los mismos estímulos. En la literatura se ha implicado esta región cerebral en la realización de juicios evaluativos sobre un amplio abanico de materiales visuales.

La comparación en macacos y humanos del área 10 de Brodmann, situada en el polo frontal, reveló que los rasgos arquitectónicos que distinguen esta área de las circundantes son las mismas en ambas especies. Esto sugiere que los tipos de neuronas en esta región, al igual que su distribución en las capas corticales, ha variado poco a lo largo del linaje de los hominoideos y hasta llegar al ser humano. Pero ¿qué podemos decir de la evolución de otros rasgos del polo frontal?

Los datos comparativos de cerebros de macaco, gibón, orangután, gorila, chimpancé, bonobo y humano obtenidos por medio de estudios cualitativos y cuantitativos del área de Brodmann 10 confirman que tanto en los humanos como en los simios asiáticos y africanos se puede identificar el área 10 en el polo frontal, con la excepción de los gorilas, que muestran una organización muy particular. Por otro lado, hay ciertos rasgos que diferencian al ser humano de otros hominoideos en relación a esta región específica del cerebro. En primer lugar, su tamaño es mayor tanto en términos relativos como en términos absolutos. En segundo lugar, aunque el ser humano posee el mayor número absoluto de neuronas, la densidad neuronal en esta región es la menor de entre todos los hominoideos, lo que permite un mayor espacio para las conexiones tanto internas entre las neuronas del área 10 como externas, respecto de otras áreas entre las que cabe considerar en especial las áreas de asociación.

RESUMEN

Nuestra revisión de la literatura indica que no todas las regiones cerebrales cuya actividad se ha observado en tareas de preferencia estética muestran el mismo grado de evolución en el ser humano. De hecho, algunas de esas regiones parecen no haber variado mucho en cuanto a organización citoarquitectónica y funciones a lo largo de la evolución humana, mientras que otras han sufrido cambios notables. Consideramos que cualquier aproximación evolutiva a la apreciación estética debería sustentarse sobre el conocimiento de la historia filogenética de los correlatos neuronales de esta capacidad. En concreto, debería ser tenido en cuenta que, a lo largo de la evolución de nuestro linaje, parecen haber variado poco los siguientes aspectos: (i) los sustratos neuronales de los procesos visuales tempranos; (ii) la vía de procesamiento visual ventral y su implicación en el reconocimiento y clasificación de objetos; (iii) la organización citoarquitectónica del polo temporal y su participación en la construcción de un contexto afectivo y mnemónico; (iv) la organización del córtex prefrontal lateral, orbital y anterior, tanto a nivel anatómico como funcional.

Por otro lado, las propuestas sobre la evolución de la apreciación estética deberían explicar la relación entre la aparición de esta capacidad y los siguientes cambios en el cerebro a lo largo de la evolución humana; (i) el desarrollo de la vía de procesamiento visual dorsal, relacionada con el análisis de las relaciones espaciales; (ii) el aumento de la variedad sensorial de la información que llega y es procesada en el córtex prefrontal; (iii) el incremento de la conectividad entre áreas del córtex prefrontal y con otras regiones del cerebro; (iv) la aparición de nuevas áreas citoarquitectónicas y de un nuevo tipo de neuronas en el córtex cingulado anterior, relacionado con la conciencia de los estados afectivos.

Estas reflexiones sugieren que algunos de los elementos sobre los que se sustenta la capacidad humana de apreciar la belleza, relacionados con la representación visual de los objetos, la representación de su valor reforzador y determinadas funciones ejecutivas, estaban presentes ya en nuestros antepasados primates hace decenas de millones de años. A lo largo de la evolución del ser humano se produjeron ciertas modificaciones cerebrales, relacionadas presumiblemente con una mayor integración sensorial de la información, un refinamiento en el análisis espacial y una mayor conciencia del propio estado afectivo. La apreciación estética del ser humano emergió, pues, en virtud de la integración entre los procesos y estructuras derivadas y los que tienen un carácter primitivo. Desde nuestro punto de vista, no es necesario proponer que los cambios que acabaron por dotar al ser humano de la capacidad para valorar la belleza fueran seleccionados precisamente por este motivo. De hecho, dado que tanto las regiones cerebrales que subyacen a la apreciación estética como las funciones que desempeñan no pueden entenderse como el resultado de una evolución específica, parece probable que sean el resultado de múltiples presiones selectivas y que, en consecuencia, sus ventajas conferidas se hicieran notar en diversas esferas de la experiencia humana.

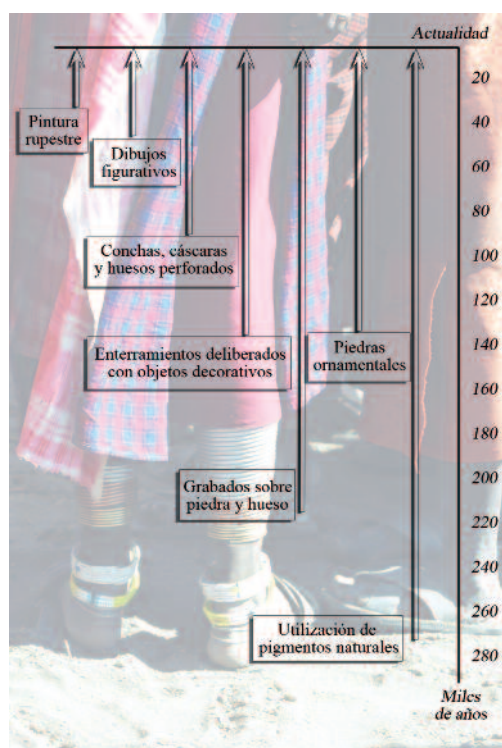
EL MODO DE EVOLUCIÓN DE LA APRECIACIÓN ESTÉTICA

¿Se puede precisar el momento en que ocurrieron las modificaciones que hemos revisado en la sección anterior, las que cabe esperar que acompañasen a los cambios en el comportamiento estético a lo

largo de la evolución de nuestra especie? Hay en la actualidad dos modelos bien distintos a la hora de concebir el origen temporal de los procesos cognitivos modernos, incluyendo la capacidad para apreciar la belleza. Uno de ellos, al que nos referiremos como la “hipótesis de la revolución”, considera que el registro arqueológico pone de manifiesto una rápida aparición del comportamiento humano moderno acontecida entre 50.000 y 40.000 años atrás coincidiendo con la entrada de los humanos modernos en Europa. Algunos de los proponentes de esta perspectiva han defendido que este cambio acusado hacia los tipos de restos arqueológicos hallados en yacimientos del paleolítico superior europeo demuestra la existencia de un cambio sustancial en la cognición humana y sus sustratos neuronales. Entre otros indicadores, este modelo se fundamenta en la aparición de enterramientos intencionales, la ornamentación de herramientas, cuerpos y paredes de cuevas, la elaboración de objetos a partir del hueso o el marfil, el desarrollo de nuevas técnicas líticas y las evidencias de complejas relaciones de intercambio, aspectos todos ellos presentes en los indicios arqueológicos de las cuevas del sur de Francia y el norte de España, entre otras localidades europeas. La hipótesis de la revolución considera que ese rico registro contrasta de forma notable con los restos correspondientes al paleolítico medio, que son indicio de una tecnología lítica más simple y menos variada, una menor eficacia en la explotación de recursos y la ausencia de comportamiento simbólico.

Sin embargo, varias reinterpretaciones del registro arqueológico extraeuropeo han cuestionado más tarde el lugar y el momento en el que apareció la cognición humana moderna, aportando los cimientos de una visión alternativa. Desde este punto de vista se sostiene que “la hipótesis de la revolución” ignora (i) los problemas que derivan de la aplicación a otros continentes de los sistemas de periodización prehistórica basados en el registro europeo; (ii) las diferencias en la abundancia y riqueza de los yacimientos europeos, africanos y asiáticos; (iii) los diversos episodios migratorios. La explicación alternativa, a la que nos referiremos como “hipótesis gradualista”, defiende que no todos los comportamientos que se suelen tomar como indicación de la modernidad cognitiva humana aparecieron en el mismo lugar y el mismo

Figura 5.



momento. Numerosas evidencias sugieren que los restos del paleolítico superior europeo son el resultado de una acumulación gradual y continua de comportamientos novedosos fijados durante un largo periodo de tiempo. De hecho, a medida que progresa el trabajo en los yacimientos africanos se hace más claro que el uso del ocre, los grabados, el trabajo del hueso y las complejas estrategias de subsistencia relacionables con todos esos progresos técnicos aparecieron mucho antes de lo que postula la “hipótesis de la revolución”. Por ejemplo, en algunos yacimientos africanos cuya edad estimada es de cerca de 100.000 años se han hallado conchas, cáscaras de huevo y huesos perforados cuya única función es ornamental. En yacimientos nigerianos de 130.000 años de antigüedad se han recuperado piedras decorativas, mientras que el uso del ocre se ha documentado en varios yacimientos que cubren los últimos 300.000 años. La presencia de piezas de ornamento personal procedentes de la cueva de Blombos (Sudáfrica), con 75.000 años, confirma la existencia de una mente artístico/simbólica semejante a la nuestra, mucho antes de la ocupación del sur de Europa por parte de los seres humanos de aspecto moderno (véase la figura 5).

La evidencia temprana de apreciación estética no se reduce a la proveniente del continente africano. Una transición gradual, aunque algo más tardía, hacia el característico comportamiento moderno también se aprecia en el registro arqueológico del sur de Asia. Incluso en la propia Europa han aparecido indicios muy anteriores de un posible pensamiento simbólico. Entre ellos, algunos artefactos achelenses como el metatarsiano de elefante del Paleolítico Inferior procedente de Bilzingsleben (Alemania) con 300.000 años de edad, o la “venus” de Berekhat-Ram (alturas del Golan, entre Siria e Israel), incluso algo más antigua tal vez. Los yacimientos musterienses, típicos de los neandertales, proporcionan piedras grabadas como el artefacto de Quneitra (Golan, de nuevo), e incluso redispone de los marfiles tallados y las conchas perforadas de la Cueva del reno (Arcy-sur-Cure, Francia) que recuerdan mucho a los objetos decorativos del auriñaciense.

La naturaleza en mosaico del proceso evolutivo imposibilita la determinación de un hito en el tiempo correspondiente al origen de la modernidad cognitiva del ser humano. En realidad, no cabe sorprenderse del hallazgo de artefactos de carácter simbólico antes de que los elementos decorativos fuesen comunes en las cuevas del Paleolítico Superior del sur de Europa. De hecho, lo que supondría un enigma mayúsculo sería la ausencia de símbolos en épocas anteriores. La “revolución artística” de los yacimientos europeos de no mucho más de 40.000 años, siendo así que existen seres humanos de aspecto moderno desde un periodo que se remonta atrás hasta los 150.000 o 200.000 años, obligaría a entender que las capacidades cognitivas humanas actuales no aparecieron con nuestra especie sino que responden a algunos cambios posteriores jamás identificados. Ese supuesto constituye una especulación carente de apoyos empíricos dignos de tal nombre.

CONCLUSIONES

El esquema que hemos esbozado sobre la evolución de la apreciación estética, basado tanto en datos derivados del análisis de los procesos cognitivos y afectivos de la preferencia estética como en correlatos neuronales, estudios comparados del cerebro y evidencias provenientes del registro arqueológico, refuerzan las ideas sobre el origen y evolución del arte y del simbolismo mantenidas por autores que no comparten los supuestos de la psicología evolucionista en un sentido estricto.

Nuestro punto de vista es difícil de conciliar con los supuestos más básicos de la psicología evolucionista entendida en sentido estricto. En primer lugar, ésta tiende a considerar la apreciación estética como un módulo autónomo. Como mencionamos más arriba, la psicología evolucionista propone que la aparición de un detector de belleza lleva a cabo una función determinada en la solución de un problema adaptativo específico, partiendo sólo de cierto tipo de información. Sin embargo, y como ya hemos apuntado, los estudios cognitivos y de neuroimagen demuestran que la apreciación estética es el resultado de un variado conjunto de procesos, desde los relacionados con la percepción de las características más básicas hasta los que afectan a la deliberación y toma de decisiones. Hoy en día, la idea de que estos procesos cognitivos -y las regiones cerebrales con las que están relacionados- participan de manera exclusiva en la apreciación estética es insostenible en la práctica. Todos ellos están implicados en diversas tareas cognitivas y experiencias humanas, y se influyen mutuamente.

Una visión filogenética de la cognición humana no requiere de forma necesaria la adopción de una concepción modular de la mente: hemos argumentado que es erróneo identificar determinados procesos cognitivos con las tareas o los objetivos para los que sirven, tal y como hacen los psicólogos evolucionistas. La selección natural no tiene por qué fijar de manera obligada distintos procesos cognitivos para la resolución de diferentes problemas adaptativos. Es mucho más probable, y coherente con los datos de neuroimagen que hemos revisado, que estén implicados diversos procesos cognitivos en la solución de cada uno de los problemas adaptativos que los psicólogos evolucionistas indican, y que cada uno de esos procesos pueda resultar útil para resolver varios problemas adaptativos. De tal manera, en la apreciación estética intervienen, entre otros, procesos perceptivos, afectivos, mnemónicos, semánticos y de toma de decisiones, a la vez que cada uno de esos procesos interviene en otras funciones cognitivas y experiencias humanas.

En segundo lugar, se tiende a asumir que, para explicar el origen y evolución de los procesos cognitivos del ser humano, basta con estudiar los problemas adaptativos a los que se enfrentaron nuestros antepasados del Pleistoceno. En nuestra opinión, esa idea ignora uno de los hechos más fundamentales de la evolución: la herencia con modificaciones. Las capacidades mentales del ser humano y sus correlatos neuronales no emergieron en el vacío viniendo de la nada. Son el resultado, con toda seguridad, de modificaciones sufridas por mecanismos heredados de nuestros antepasados, incluyendo entre ellos tanto los homínidos del Plioceno como los primates anteriores. Es indudable que el entorno del Pleistoceno ejerció notables presiones selectivas sobre nuestros antepasados respecto de la apreciación de la belleza, entre muchos otros rasgos cognitivos y físicos. Pero lo cierto es que estas presiones actuaban sobre unas estructuras cerebrales y procesos heredados de antepasados más antiguos. Así, nuestra actual capacidad para valorar la belleza descansa sobre rasgos primitivos, compartidos con otros primates, y recientes, exclusivos del ser humano.

RECONOCIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias a los proyectos HUM2007-64086/FISO y SEJ2007-64374/PSIC, financiados por la Dirección General de Investigación del Ministerio de Educación y Ciencia, y la Beca Predoctoral de Formación de Profesorado Universitario AP2008-02284 otorgada a Albert Flexas por la Secretaría General de Universidades del Ministerio de Educación.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen G. Aesthetic evolution in man. *Mind* 1980;5:445-464.
- Allman J, Hakeem A, Watson K. Two phylogenetic specializations in the human brain. *The Neuroscientist* 2002;8:335-346.
- Amiez C, Joseph JP, Procyk E. Primate Anterior Cingulate Cortex and Adaptation of Behavior. In: S. Dehaene, JR. Duhamel, MD. Hauser & G. Rizzolatti (eds), *From Monkey Brain to Human Brain* (p. 315-336). Cambridge, MA: MIT Press, 2005.
- Atkinson AP, Wheeler M. The grain of domains: The evolutionary-psychological case against domain-general cognition. *Mind & Language* 2004;19:147-176.
- Barrett HC, Kurzban R. Modularity in Cognition: Framing the Debate. *Psychological Review* 2006;113:628-647.
- Barton RA. Primate brain evolution: Integrating comparative, neurophysiological, and ethological data. *Evolutionary Anthropology* 2006;15:224-236.
- Bechtel W. Modules, Brain Parts, and Evolutionary Psychology. In: S. J. Scher & F. Rauscher (eds), *Evolutionary Psychology: Alternative Approaches* (p. 211-227). Dordrecht: Kluwer, 2002.
- Cela-Conde CJ, Marty G, Maestú F, Ortiz T, Munar E, Fernández, A, Roca, M, Rosselló J, Quesney, F. Activation of the prefrontal cortex in the human visual aesthetic perception. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 2004;101:6321-6325.
- Chatterjee A. Prospects for a Cognitive Neuroscience of Visual Aesthetics. *Bulletin of Psychology of the Arts* 2003;4:55-60.
- Chiavaras MM, Petrides, M. Orbitofrontal sulci of the human and macaque monkey brain. *The Journal of Comparative Neurology* 2000;422:35-54.
- Clay F. The origin of the aesthetic emotion. *Sammelbände der Internationalen Musikgesellschaft* 1908;9:282-290.
- Croxson PL, Johansen-Berg H, Behrens TEJ, Robson MD, Pinski MA, Gross CG, Richter W, Richter M, Kastner S, Rushworth MFS. Quantitative investigation of connections of the prefrontal cortex in the human and macaque using probabilistic diffusion tractography. *The Journal of Neuroscience* 2005;25:8854-8866.
- Darwin C. (1859/1991). *The Origin of Species*. Amherst NY: Prometheus Books.
- Darwin C. (1874/1998). *The Descent of Man*. Amherst, NY: Prometheus Books.
- Denys K, Vanduffel W, Fize D, Nelissen K, Sawamura H, Georgieva S, Vogels R, Van Essen D, Orban GA. Visual activation in prefrontal cortex is stronger in monkeys than in humans. *Journal of Cognitive Neuroscience* 2004;16:1505-1516.
- Eibl-Eibesfeldt I. The biological foundations of aesthetics. In: I. Rentschler, B. Herzberger & D. Epstein (eds), *Beauty and the Brain. Biological Aspects of Aesthetics*. Basel: Birkhäuser, 1988.
- Eibl-Eibesfeldt I. *Human Ethology. Foundations of Human Behavior*. Hawthorne, NY: Aldine de Gruyter, 1989.
- Flack JC, de Waal F BM. 'Any Animal Whatever'. Darwinian Building Blocks of Morality in Monkeys and Apes. *Journal of Consciousness Studies* 2000;7:1-29.
- Foley R. The adaptive legacy of human evolution: A search for the environment of evolutionary adaptedness. *Evolutionary Anthropology* 1995;4:194-203.

- Gil-da-Costa R, Hauser MD. Vervet monkeys and humans show brain asymmetries for processing conspecific vocalizations, but with opposite patterns of laterality. *Proceedings of the Royal Society B* 2006; 22:2313–2318.
- Jacobsen T, Schubotz RI, Höfel L, von Cramon DY. Brain correlates of aesthetic judgment of beauty. *Neuroimage* 2006;29:276-285.
- Kaplan S. Aesthetics, affect, and cognition. *Environment and Behavior* 1987;19:3-32.
- Kaplan S. Environmental preference in a knowledge-seeking, knowledge-using organism. In: JH Barkow, L. Cosmides & J Tooby (eds), *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture* (p. 581-598). New York, NY: Oxford University Press, 1992.
- Kawabata H, Zeki S. Neural Correlates of Beauty. *Journal of Neurophysiology* 2004;91:1699-1705.
- Kogan N. On aesthetics and its origins: Some psychobiological and evolutionary considerations. *Social Research* 1994;61:139-165.
- Kondo H, Saleem KS, Price JL. Differential Connections of the Temporal Pole with the Orbital and Medial Prefrontal Networks in Macaque Monkeys. *The Journal of Comparative Neurology* 2003;465:499-523.
- Leder H, Belke B, Oeberst A, Augustin D. A model of aesthetic appreciation and aesthetic judgments. *British Journal of Psychology* 2004;95:489-508.
- Lenain T. *Monkey Painting*. London: Reaktion Books, 1997.
- Marcus G. *The Birth of the Mind*. New York: Basic Books, 2004.
- Miller GF. Aesthetic fitness: How sexual selection shaped artistic virtuosity as a fitness indicator and aesthetic preferences as mate choice criteria. *Bulletin of Psychology and the Arts* 2001;2:20-25.
- Munakata Y, Santos LS, Spelke ES, Hauser MD, O'Reilly RC. Visual representation in the wild: How Rhesus Monkeys parse objects. *Journal of Cognitive Neuroscience* 2001;13:44-58.
- Nadal M, Capó MA, Munar E, Marty G, Cela-Conde CJ (in press). Constraining hypotheses on the evolution of art and aesthetic appreciation. In: M Skov & O Vartanian (eds), *Neuroaesthetics*: Baywood.
- Nadal M, Munar E, Capó MA, Rosselló J, Cela-Conde CJ. Towards a framework for the study of the neural correlates of aesthetic preference. *Spatial Vision, Special Issue on Spatial Vision and the Arts*, 2008.
- Nakamura K, Kubota, K. The primate temporal pole: Its putative role in object recognition and memory. *Behavioural Brain Research* 1996;77:53-77.
- Nimchinsky EA, Gilissen E, Allman JM, Perl DL, Erwin JM, Hof PR. (1999). A neuronal morphologic type unique to humans and great apes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 1999; 96:5268-5273.
- Orban GA, Van Essen D, Vanduffel W. Comparative mapping of higher visual areas in monkeys and humans. *Trends in Cognitive Sciences* 2004;8:315-324.
- Orians GH. An evolutionary perspective on aesthetics. *Bulletin of Psychology and the Arts* 2001;2:25-229.
- Orians GH, Heerwagen JH. Evolved responses to landscapes. JH Barkow, L Cosmides & J Tooby (eds), *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture* (p. 556-579). New York, NY: Oxford University Press, 1992.
- Petrides M. Lateral prefrontal cortex: architectonic and functional organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 2005;360:781-795.
- Petrides M, Pandya DN. Dorsolateral prefrontal cortex: Comparative cytoarchitectonic analysis in the human and macaque brain and corticocortical connection patterns. *European Journal of Neuroscience*, 1999;11:1011-1036.
- Petrides M, Pandya DN. Comparative cytoarchitectonic analysis of the human and the macaque ventrolateral prefrontal cortex and corticocortical connection patterns in the monkey. *European Journal of Neuroscience* 2001;16:291-310.
- Plotkin H. *Evolutionary Thought in Psychology. A Brief History*. Oxford: Blackwell, 2004.
- Preuss TM, Coleman GQ. Human-specific organization of primary visual cortex: Alternating compartments of dense Cat-301 and Calbindin immunoreactivity in layer 4A. *Cerebral Cortex* 2002;12:671-691.

- Rilling JK. Human and nonhuman primate brains: Are they allometrically scaled versions of the same design? *Evolutionary Anthropology* 2006;25:65-77.
- Rilling JK, Seligman RA. A quantitative morphometric comparative analysis of the primate temporal lobe. *Journal of Human Evolution* 2002;42:505-533.
- Rolls ET. Convergence of sensory systems in the orbitofrontal cortex in primates and brain design for emotion. *The Anatomical Record Part A* 2004;281A:1212-1225.
- Sánchez JC. Estética y constructivismo: filogenia, historia y vida humana. *Estudios de Psicología*, 26:173-193.
- Sasaki Y, Vanduffel W, Knutsen T, Tyler C, Tootell R. Symmetry activates extrastriate visual cortex in human and nonhuman primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 2005;102:3159-3163.
- Schenker NM, Desgouttes AM, Semendeferi K. Neural connectivity and cortical substrates of cognition in hominoids. *Journal of Human Evolution* 2005;49:547-569.
- Schoenemann PT. Evolution of the size and functional areas of the human brain. *Annual Review of Anthropology* 2006;35:379-406.
- Sejnowski TJ, Churchland PS. Brain and cognition. In: MI Posner (ed), *Foundations of Cognitive Science* (p. 301-356). Cambridge, MA: MIT Press, 1989.
- Semendeferi K, Armstrong E, Schleicher A, Zilles K, Van Hoesen, GW. Limbic frontal cortex in hominoids: A comparative study of area 13. *American Journal of Physical Anthropology* 1998;106:129-155.
- Semendeferi K, Armstrong E, Schleicher A, Zilles K, Van Hoesen GW. Prefrontal cortex in humans and apes: A comparative study of area 10. *American Journal of Physical Anthropology* 2001; 114:224-241.
- Shapiro L, Epstein W. Evolutionary theory meets cognitive psychology: A more selective perspective. *Mind & Language* 1998;13:171-194.
- Sigala N, Gabbiani F, Logothetis NK. Visual categorization and object representation in monkeys and humans. *Journal of Cognitive Neuroscience* 2002;14(2):187-198.
- Smith CUM. Evolutionary neurobiology and aesthetics. *Perspectives in Biology and Medicine* 2005; 48:17-30.
- Tincoff R, Hauser MD. Cognitive Basis for Language Evolution in Nonhuman Primates. In: K. Brown (ed.), *Encyclopedia of Language and Linguistics* (p. 533-538): Elsevier, 2005.
- Tooby J, Cosmides L. The psychological foundations of culture. In: JH Barkow, L Cosmides & J. Tooby (eds), *The Adapted Mind*. New York, NY: Oxford University Press, 1992.
- Tooby J, Cosmides L. Mapping the evolved functional organization of mind and brain. In: MS Gazzaniga (ed), *The Cognitive Neurosciences* (p. 1185-1197). Cambridge, MA: MIT Press, 1995.
- Tooby J, Cosmides L. Does beauty build adapted minds? Toward an evolutionary theory of aesthetics, fiction and the arts. *SubStance* 2001;30(94/95):6-27.
- Vartanian O, Goel V. Neuroanatomical correlates of aesthetic preference for paintings. *Neuroreport* 2004;15:893-897.
- Vartanian O, Nadal M. A biological approach to a model of aesthetic experience. In: L Dorfman, C Martindale & V Petrov (eds), *Aesthetics and Innovation* (p. 429-444). Newcastle: Cambridge Scholars Publishing, 2007.
- Vogels R. Categorization of complex visual images by rhesus monkeys. Part 2: single-cell study. *European Journal of Neuroscience* 1999;11:1239-1255.
- Vogt B, Nimchinsky NA, Vogt LJ, Hof PR. Human cingulate cortex: Surface features, flat maps, and cytoarchitecture. *The Journal of Comparative Neurology* 1995;359:490-506.
- Weiss DJ, Newport EL. Mechanisms underlying language acquisition: Benefits from a comparative approach. *Infancy*, 2006;9:241-257.
- Wilson EO. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1975.