

# LA HOMOLOGÍA DE SISTEMAS COGNITIVOS: EL CASO DEL RECONOCIMIENTO DE CARAS EN PRIMATES HUMANOS Y NO HUMANOS\*

CLAUDIA LORENA GARCÍA  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES FILOSÓFICAS  
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## I. INTRODUCCIÓN.

Existe una gran discusión en la etología respecto a la manera en la cual la conducta de un organismo debe describirse cuando se estudia su historia evolutiva. Se discute si la conducta debería caracterizarse meramente como un conjunto de movimientos físicos, o más bien haciendo referencia a algunos de los efectos físicos de la conducta en el ambiente, y/o a su función. Relacionada con ésta, está también la discusión sobre si deberían postularse sistemas o mecanismos cognitivos en los organismos a fin de explicar sus conductas. Muchos etólogos, principalmente los que trabajan con arañas, hormigas, artrópodos en general, peces y algunos pájaros, prefieren conceptualizar a las conductas como conjuntos de patrones estereotípicos de movimientos físicos (incluyendo algunos de sus efectos físicos más obvios tales como las telarañas, los nidos, etc.); es decir, prefieren conceptualizar a las conductas de la misma manera en que se entienden los rasgos morfológicos, evitando así, en la medida de lo posible, la descripción de la conducta en términos cognitivos funcionales y la referencia a sistemas o mecanismos cognitivos en sus explicaciones (Benjamin and Zschokke 2004, Lee, *et al.* 1996, Bosch, *et al.* 2001).

Sin embargo, esta manera de aproximarse a la descripción y explicación de la conducta es extremadamente limitada en lo que respecta al estudio de las conductas más interesantes de muchos organismos capaces de cognición. Y es que las conductas estereotipadas (que consisten básicamente de los mismos patrones de los mismos movimientos físicos en el mismo orden temporal) están casi ausentes en muchos de los organismos cognitivamente más complejos. Por ejemplo, en un chimpancé o en un humano, las conductas de tirar una piedra, buscar un compañero sexual, buscar comida, comer, e incluso dormir pueden, al nivel de los movimientos físicos, tomar un número

---

\* Esta es una versión preliminar del ensayo que aparece en el libro *Ciencias cognitivas: Entre la cooperación y la integración*. Juan González y Patricia King Dávalos, (eds.) UAQ/Editorial Porrúa, 2013.

indefinidamente grande de formas. Y lo mismo es cierto— aunque quizá en menor escala— de la conducta de la mayoría de los mamíferos, de algunos reptiles y pájaros. Una descripción cognitiva funcional de estas conductas, y la postulación de sistemas cognitivos en su explicación, se vuelven inevitables en estos casos.

Todos estos puntos han sido exhaustivamente examinados en este siglo y en el pasado, en varias disciplinas— desde la etología cognitiva, la psicología y las neurociencias hasta la filosofía de la mente. Pero si esto es correcto— si el nivel cognitivo de descripción y de explicación es imprescindible para una explicación completa de las conductas de muchos de los organismos biológicos— y si es plausible pensar que por lo menos algunas de las capacidades cognitivas de muchos animales cognitivamente complejos, evolucionaron de la misma manera que lo hicieron muchos de sus rasgos morfológicos, entonces surge inmediatamente la pregunta acerca de cómo estas capacidades evolucionaron— si algunas surgieron *de novo* y otras fueron heredadas con modificaciones de sus ancestros. Ésta es la pregunta respecto a la homología de sistemas cognitivos.

Sin embargo, hay todavía importantes cuestiones “conceptuales” que responder a fin de poder sustentar afirmaciones relativas a la evolución de capacidades cognitivas. Una de estas cuestiones consiste en articular un concepto de homología que sea aplicable a capacidades o sistemas cognitivos, y a conductas descritas funcionalmente. Un concepto de homología como éste nos permitiría determinar, por ejemplo, cuáles de nuestras capacidades cognitivas— o qué aspectos de ellas— provienen de capacidades cognitivas que ya están presentes en algunas de las otras especies de primates anteriores a nosotros. Pero los sistemas cognitivos (que subyacen a muchas de las capacidades cognitivas animales) normalmente se entienden como *sistemas funcionales* de algún tipo, ya sean como sistemas clásicos que manipulan símbolos, como redes neuronales, etc. Así, para poder afirmar y sustentar que dos sistemas funcionales son homólogos se necesita tener un concepto de homología *funcional* que sea adecuado y que esté empíricamente fundamentado. Sin embargo, no existe un concepto de homología funcional como éste en ninguna rama de la biología. Algunos biólogos moleculares y algunos biólogos del desarrollo en ocasiones afirman con respecto a ciertas entidades que son funcionalmente homólogos; pero no parece que exista un consenso entre ellos respecto a cómo entender estas afirmaciones, o cómo sustentarlas empíricamente.

Aquí presentaré brevemente mi propuesta de un concepto de homología funcional que recoge muchas de las connotaciones de las nociones de homología funcional que ya están en uso en algunas disciplinas biológicas tales como la biología del desarrollo, la etología cognitiva y la psicología animal—una propuesta que ya presenté y defendí más ampliamente en otro contexto (García 2010). También presentaré un número de criterios para la aplicación *empírica* de este concepto que son análogos a los criterios que se usan actualmente en la biología comparada en relación con caracteres morfológicos. Finalmente, mostraré esquemáticamente cómo mi propuesta de homología funcional puede aplicarse al caso particular de los sistemas de reconocimiento de caras en primates no humanos y humanos.

## II. HOMOLOGÍA Y ANALOGÍA MORFOLOGICAS.

### 1. *La historia pre darwiniana*

Richard Owen (1804-1892) fue el primer investigador en distinguir la homología de la analogía diciendo que un homólogo “es el mismo órgano en diferentes animales bajo diferentes formas y funciones. . . . [En contraste, un análogo es una] parte o un órgano en un animal que tiene la misma función que otra parte u órgano en un animal diferente” (Owen 1843, 379 y 374).<sup>†</sup>

Con Darwin, la idea intuitiva asociada a la homología se transformó en la idea que puede existir una línea histórico-evolutiva entre ciertas estructuras u órganos de organismos que pertenecen a especies distintas, aún cuando estas estructuras u órganos sean morfológica y/o funcionalmente disímiles. La idea es la de una *mismidad debida a la existencia de un ancestro común*--aun cuando no existan similitudes importantes de carácter morfológico o funcional.

Así, se dice que los rasgos o sistemas homólogos son *el mismo (tipo de) rasgo o carácter* debido a que tienen un ancestro común. Por ejemplo, los huesos de los oídos medios de los mamíferos son homólogos a los huesos de las mandíbulas inferiores de los reptiles, a pesar de que aquéllos no son ni estructural ni funcionalmente semejantes a éstos. En contraste, un ejemplo de analogía está dado por las alas de los insectos y las de los pájaros--tienen la misma función pero no son homólogos.

---

<sup>†</sup> Las traducciones al castellano de los textos originalmente en inglés son todas mías.

## 2. *Criterios para Identificar Homologías Morfológicas*

Actualmente existen varios criterios epistemológicos que se usan para la identificación y confirmación de homologías morfológicas. Estos criterios se derivan principalmente del trabajo de dos investigadores clave en los años 1950: Adolf Remane (1952) y Willi Hennig (1950).<sup>‡</sup> Estos criterios son *epistemológicos* ya que establecen los tipos de evidencia a favor de las hipótesis de homología. Estos criterios son necesarios puesto que la caracterización de homología por sí sola—entendida como la misma parte u órgano bajo diferentes formas y funciones, una mismidad que es el resultado de una ancestría común—no nos proporciona ninguna indicación con respecto a qué tipos de datos empíricos pueden considerarse como evidencia a favor de la hipótesis que ciertos caracteres o rasgos son (o no son) homólogos—es decir, si esos caracteres pueden (o no) considerarse como siendo el mismo (tipo de) carácter o rasgo debido a que tienen una ancestría común. Los criterios en cuestión se clasifican en dos grupos o pasos, conocidos como ‘homologías primaria y secundaria’ (DePinna, 1991). Estos pasos indican cómo debe procederse en la confirmación (o refutación) de una hipótesis que afirma que dos o más caracteres son homólogos:

A. *Homología primaria*: En este paso se usan tres criterios epistémicos para apoyar una hipótesis de homología. En este punto, se hacen comparaciones de ciertos tipos entre *dos rasgos de dos organismos diferentes*. La hipótesis de homología en este nivel es todavía tentativa.

B. *Homología secundaria*: En este paso se usa el *análisis cladístico* aplicado a la hipótesis del paso anterior. Este paso involucra comparaciones entre muchos rasgos de diferentes especies. El criterio que consiste en la aplicación del análisis cladístico se conoce también como el ‘*criterio de congruencia*’. Las hipótesis finales en este paso son mucho más firmes. Pasemos ahora a considerar en más detalle cada uno de estos pasos.

### PASO A: *Homología Primaria: Tres Criterios Primarios.*

*Criterio de Posición Relativa*: Dos estructuras u órganos son homólogos cuando ocupan la misma posición relativa en los organismos respectivos—donde ‘posición’ quiere decir ‘la misma posición fisiológica o topológica’. La idea es que si se pueden encontrar

---

<sup>‡</sup> Para una presentación más completa de la historia del concepto de homología y de los criterios empíricos que se han usado para establecer homologías, véase Laubichler (2000).

suficientes correspondencias morfológicas y fisiológicas entre los diferentes órganos o partes de dos organismos diferentes de manera tal que se pueda hablar de la “misma posición” de aquellos dos órganos, entonces esto constituye evidencia a favor de la hipótesis de homología entre esos órganos.

En la etología se usa un criterio análogo para la conducta: dos conductas son homólogas cuando ocupan la misma posición en un patrón de conducta más general (por ej., dos formas diferentes de mover la cola son homólogas cuando ocurren en el mismo “lugar” en rituales de cortejo).

*Criterio de Calidad especial:* Esto refiere a la complejidad y/o distintividad de dos rasgos; la idea es que entre más especializados y/o complejos son esos rasgos, menos probable es que hayan evolucionado independientemente, y más probable es que sean el mismo (tipo de) rasgo--i.e., que sean homólogos.

En la etología también se usa el criterio de calidad especial como un criterio para la homología de conductas. Por ejemplo, las diferentes conductas de tejer telarañas de arañas pertenecientes a diferentes taxones son consideradas homólogas puesto que, siendo tan distintivas y tan complejas, es improbable que hayan evolucionado separadamente. Adicionalmente, conductas ritualizadas (como los rituales de apareamiento) se consideran con frecuencia homólogas cuando logran la misma función *aun cuando usan diferentes patrones motores* (Ereshefsky 2007, 665).

*Criterio de Continuidad (de Remane):* este criterio se satisface cuando los rasgos en cuestión pueden localizarse dentro de una serie evolutiva de rasgos que empieza con los rasgos más simples y continúa hacia rasgos incrementalmente más complejos. La idea es que la posibilidad de localizar esos rasgos dentro de un continuo gradual en una serie de organismos es evidencia de que tales rasgos son homólogos--i.e., están relacionados filogenéticamente. Este criterio también puede usarse para determinar la *polaridad* de un rasgo; la idea es que las formas más simples del rasgo son evolutivamente más antiguas que las formas más complejas.

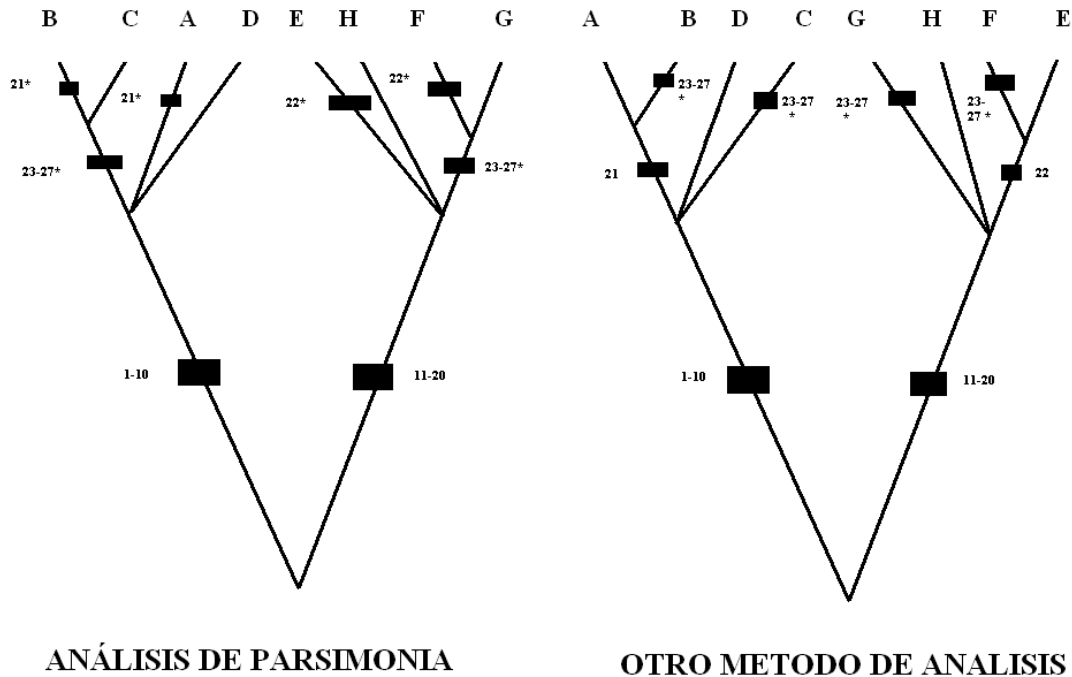
En la etología, este criterio es también usado en relación con las conductas y con la ontogenia de las conductas. La idea es que las ontogenias de conductas homólogas se van haciendo más complejas conforme esas conductas van evolucionando (*Biogenetic Law*). (Ereshefsky 2007, 665).

*PASO B: Homología Secundaria.*

Las hipótesis de homología en el nivel secundario son “el resultado de un análisis de detección de patrones” (DePinna 1991, 382) llamado ‘análisis cladístico’. Como parte de este análisis, existe un método para la construcción de cladogramas--i.e., estructuras filogenéticas en forma de árbol--llamado el ‘método de la parsimonia’. El principio cladístico de parsimonia sostiene que, de entre los diferentes árboles filogenéticos que pueden en principio ser contruidos para un grupo de taxa, “aquél que está más apoyado por la evidencia es el que requiere que postulemos el menor número de cambios evolutivos.” (Futuyma 1998, 97). El método de parsimonia “maximiza las proposiciones de homología” (DePinna 1991, 383). Por ejemplo, en la siguiente tabla tenemos una matriz de distribución de 27 rasgos o caracteres entre ocho taxa (A-H). Los caracteres 1-10 especifican el grupo formado por los taxa A-D; los caracteres 11-20 determinan el grupo E-H. El carácter 21 determina AB, el carácter 22 determina EF. Los caracteres 23-27 determinan la agrupación BCFG. (De Pinna 1991, 382-83)

TAXA	CARACTERES					
A	11111	11111	00000	00000	10000	00
B	11111	11111	00000	00000	10111	11
C	11111	11111	00000	00000	00111	11
D	11111	11111	00000	00000	00000	00
E	00000	00000	11111	11111	01000	00
F	00000	00000	11111	11111	01111	11
G	00000	00000	11111	11111	00111	11
H	00000	00000	11111	11111	00000	00

El siguiente dibujo muestra dos de los cladogramas posibles que pueden construirse en relación con la tabla anterior. El de la izquierda (Análisis de Parsimonia) maximiza los enunciados de homología (28 en total) mientras que el de la derecha (Otro Método) resulta solamente en 22 enunciados de homología.



De Pinna afirma: “parece que la parsimonia, . . . es la expresión más comprensible de la prueba de congruencia de la homología.” (Ibíd., 384). Adicionalmente, el resultado del análisis cladístico, usando el método de la parsimonia, es un patrón filogenético general que busca maximizar la congruencia de todos los caracteres que satisficieron los criterios de la homología primaria.

Es importante enfatizar que los criterios antes mencionados no son condiciones necesarias ni suficientes para la homología. De hecho, los criterios se piensan de la siguiente manera: entre más de esos criterios se cumplan de manera más clara, más confirmadas se considerarán las hipótesis de homología correspondientes. Adicionalmente, “muchos de los criterios para identificar una homología conductual divorcian las homologías conductuales de sus sustratos físicos.” (Ereshefsky 2007, 666). Así, una homología conductual no necesita corresponder al mismo rasgo morfológico específico, ni al mismo patrón motor.

### III. HOMOLOGÍA EN LAS CIENCIAS COGNITIVAS

Respecto a algunas ciencias cognitivas, aquí presupondré (no argumentaré) lo siguiente: *que no puede construirse una ciencia cognitiva evolucionista aceptable--una que postule de manera irreducible sistemas cognitivos en sus explicaciones--sin una noción de homología que sea aplicable a sistemas cognitivos*. Pero los sistemas cognitivos--sin importar cómo los concibe uno, ya sea como máquinas de Turing o como redes neurales--son *entidades funcionales, entidades que se individúan en términos de alguna de sus funciones*, donde ‘función’ se entiende aquí en su sentido más amplio. Así, construir una noción adecuada de homología que sea aplicable a sistemas cognitivos involucra la construcción de una noción apropiada de *homología funcional*.

#### 1. *Homología Funcional: ¿Una Incoherencia?*

Recordemos que los biólogos entienden la homología *morfológica* como: el mismo órgano o parte bajo diferentes formas y funciones; una mismidad que se explica en términos de la existencia de un ancestro común--esta es la definición clásica de Owen vista a través del lente Darwiniano. Pero, ¿cómo se establecería la analogía entre la homología morfológica y la homología *funcional*? ¿Sería algo así como: la misma *función* bajo diferentes formas y *funciones*? Parecería que lo que aquí requerimos es una manera de caracterizar diferencias funcionales que sean al mismo tiempo clasificables como siendo la misma función. ¡Este requisito *parece* ser contradictorio!

En lo que sigue, voy a presentar mi propuesta de un concepto de homología (que apareció en García 2010) que, entre otras cosas, evita la apariencia de contradicción.

#### 2. *Homología Funcional: Mi propuesta*

Mi propuesta tiene como meta la de articular un concepto de homología funcional aplicable a *sistemas funcionales*—es decir, a entidades que se individúan en términos de algunas de sus *funciones*. Así, un sistema funcional es una entidad que lleva a cabo por lo menos una función. Puede o no tener una estructura funcional interna--i.e., puede o no estar constituida por *subsistemas funcionales*. Si un sistema funcional está constituido por subsistemas funcionales, entonces lo llamaremos un ‘sistema funcionalmente *estructurado*’. Si no lo está, entonces diremos que es un ‘sistema *no estructurado* funcionalmente’.

El núcleo de mi propuesta surge de un intento por articular la idea pre teórica que hay una distinción entre: (a) lo que un sistema funcional hace, y (b) cómo lo hace. Esta idea



será articulada de diferente manera en relación con sistemas funcionalmente estructurados y no estructurados.

*Sistemas Funcionalmente Estructurados:* Un sistema  $S$  está funcionalmente estructurado cuando  $S$  lleva a cabo una función  $F$ , y consiste de una serie de subsistemas funcionales, cada uno de los cuales lleva a cabo una función distinta de las otras, de manera tal que  $S$  lleva a cabo  $F$  únicamente cuando cada uno de sus subsistemas lleva a cabo una de sus funciones. A la pregunta, ‘¿Qué es lo que  $S$  hace?’’, la respuesta es ‘ $F$ ’, cuando  $F$  es una de las funciones que  $S$  desempeña. Por otra parte, a la pregunta, ‘¿Cómo es que  $S$  hace  $F$ ?’, la respuesta consiste en describir cada una de las funciones que llevan a cabo cada uno de los subsistemas funcionales de  $S$ , y cómo tales funciones se concatenan para que  $S$  lleve a cabo  $F$ .

*Sistemas No Estructurados:* Un sistema  $S$  que lleva a cabo una función  $F$  no está funcionalmente estructurado cuando *no está compuesto de ningún subsistema funcional* que lleve a cabo una función  $F^*$ , distinta de  $F$ , tal que el desempeño de  $F^*$  es necesario para que  $S$  lleve a cabo  $F$ . A la pregunta, ‘¿Qué es lo que  $S$  hace?’’, la respuesta es ‘ $F$ ’, cuando  $F$  es una de las funciones que  $S$  desempeña. Adicionalmente, a la pregunta, ‘¿Cómo es que  $S$  hace  $F$ ?’, la respuesta consiste en una descripción de la forma en la que el desempeño de  $S$  al llevar a cabo  $F$  se implementa a un nivel de descripción inferior--p. ej., al nivel de patrones motores, o a un nivel neurofisiológico. Nótese que este tipo de respuesta a la pregunta ‘¿Cómo . . .?’—i.e., una respuesta de tipo implementacional—también puede darse para el caso de sistemas funcionalmente estructurados.

Mi propuesta para caracterizar homología funcional es la siguiente:

*Sistemas funcionales  $S1$  y  $S2$  son funcionalmente homólogos cuando:*

- A.  *$S1$  y  $S2$  llevan a cabo a la misma función  $F$  aunque posiblemente de maneras distintas, es decir, ya sea que  $F$  se implemente de maneras diferentes (en el caso de sistemas estructurados y no estructurados), o bien que  $F$  se lleve a cabo de maneras subsistémicamente distintas, y*
- B.  *$S1$  y  $S2$  tienen un ancestro común.*

La siguiente cuestión se refiere a los criterios de homología funcional que nos permitirán identificar los tipos de evidencia empírica a favor de la hipótesis que dos sistemas

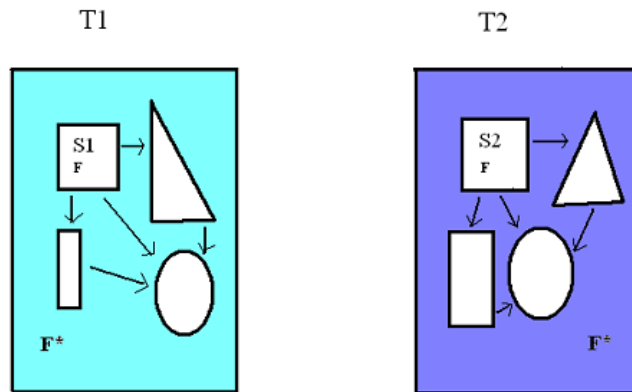
funcionales—por ejemplo, dos conductas funcionalmente descritas o dos sistemas cognitivos—son funcionalmente homólogos.

### 3. Criterios de Homología Funcional

#### PASO A. Homología Primaria

*Criterio de Posición Relativa.* Tenemos dos sistemas funcionales S1 y S2 (estructurados o no estructurados). Ambos llevan a cabo la función F, quizá de diferente manera a nivel subsistémico y/o implementacional. El criterio de posición relativa (aplicado a sistemas funcionales) nos dice que hay evidencia para pensar que estos dos sistemas funcionales S1 y S2 son homólogos cuando son partes funcionales de otros dos sistemas funcionales más amplios, T1 y T2 respectivamente, los cuales llevan a cabo la función F\* (F\* ≠ F), pero de una manera diferente a nivel subsistémico y/o implementacional. Sin embargo, *tienen que existir ciertas semejanzas entre T1 y T2 en la forma en que llevan a cabo F\* a niveles subsistémico e implementacional, y en la serie temporal de operación de esos subsistemas.* Esto es necesario puesto que el criterio nos dice que es precisamente la existencia de tales similitudes organizacionales (funcionales y morfológicas) entre T1 y T2 lo que nos lleva a esperar que S1 y S2 sean homólogos--i.e., lleven a cabo la misma función debido a la existencia de un ancestro común.

#### CRITERIO DE POSICIÓN RELATIVA



**S1 y S2 serán considerados homólogos cuando ambos llevan a cabo la misma función F, y son partes de dos subsistemas más amplios, T1 y T2, que llevan a cabo la misma función F\* aunque posiblemente de manera diferente. Es crucial que existan, sin embargo ciertas similitudes entre T1 y T2 a nivel subsistémico e implementacional.**

Examinemos ahora un ejemplo de homología funcional y de la forma en que el criterio de posición relativa se aplica en este caso. Vimos que en la etología, dos formas diferentes de movimiento de la cola en ciertos pájaros se consideran homólogas cuando ocurren en el mismo “lugar” en rituales de cortejo. Las conductas en cuestión--i.e., movimientos de la cola, rituales de cortejo--se caracterizan *funcionalmente*; ciertamente no se identifican como patrones motores particulares ni como movimientos físicos específicos. Lo que tenemos aquí entonces son dos sistemas funcionales amplios T1 y T2 (ambos se caracterizan como rituales de cortejo) y dos subsistemas funcionales S1 y S2 (diferentes movimientos de la cola) que son partes de T1 y T2. Aun cuando los subsistemas funcionales S1 y S2 tienen la misma caracterización funcional (i.e., son movimientos de la cola), no son idénticos en todos los aspectos; pueden consistir de diferentes patrones motores, por ejemplo. Y algo semejante puede decirse de T1 y T2, los rituales de cortejo. El criterio de posición relativa entonces nos dice que tenemos evidencia para considerar a S1 y S2 como *homólogos* cuando son partes de sistemas funcionales más amplios que llevan a cabo la misma función (cortejo de una posible pareja), siempre y cuando S1 y S2 ocurran en el mismo “lugar” en los rituales de cortejo correspondientes, T1 y T2. Sin embargo, para que siquiera pueda tener sentido decir que dos subprocesos están en el “mismo lugar” dentro de dos procesos más amplios, *algunas correspondencias estructurales, funcionales y temporales tienen que existir entre los dos procesos más amplios*--y esto es precisamente lo que requiere el criterio de posición relativa.

*Criterio de Calidad Especial:* Este criterio se refiere a la complejidad y distintividad de cierto rasgo. Aplicado a sistemas funcionales S1 y S2, el criterio se refiere o bien a la especificidad de la función que S1 y S2 llevan a cabo, o bien a la complejidad de su operación subsistémica y/o implementacional, por ejemplo, cuántos subsistemas funcionales los componen y qué tan funcionalmente complejos estos subsistemas son.

*Criterio de Continuidad de Remane:* En relación con sistemas funcionales este criterio se satisface cuando uno puede encontrar un continuo gradual de sistemas funcionales--todos los cuales llevan a cabo una misma función--pero de maneras incrementalmente más complejas, ya sea a nivel subsistémico o a nivel implementacional.

## PASO B. Homología Secundaria

Vimos antes que el análisis cladístico, usando el método de la parsimonia, constituye el Criterio de Congruencia para la homología morfológica. Lorenz usó el mismo análisis para aplicar el Criterio de Congruencia para probar ciertas hipótesis de homología en relación con las conductas (Lorenz 1953). La idea entonces es usar una versión análoga del análisis cladístico como parte de un Criterio de Congruencia aplicado a sistemas funcionales.

La idea general respecto a cómo aplicar todos los criterios (de homología primaria y secundaria) a sistemas cognitivos sería la siguiente:

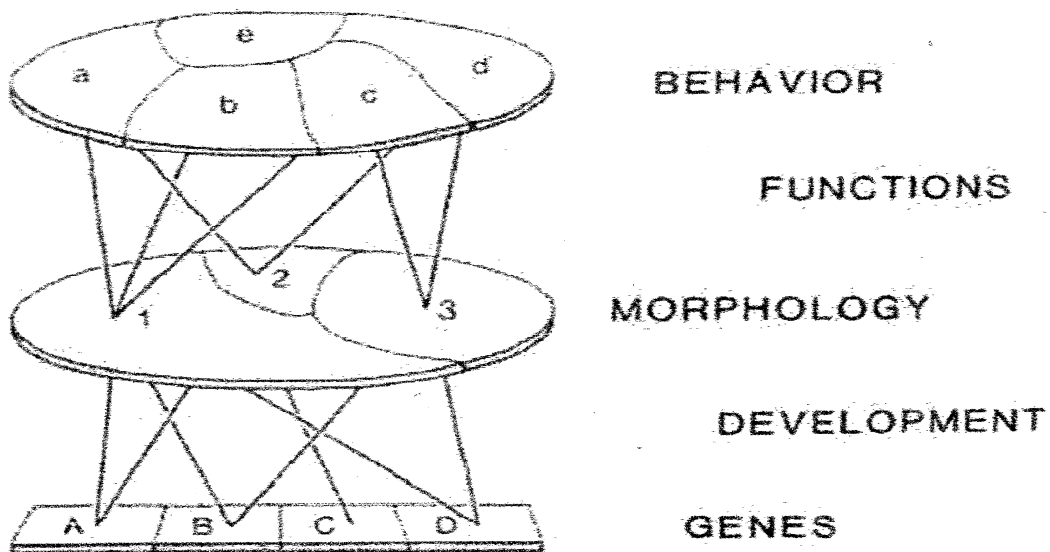
- a. Identificar los organismos O1 y O2 con sistemas cognitivos S1 y S2 que llevan a cabo la misma función F.
- b. Describir los caracteres o rasgos subsistémicos de los sistemas cognitivos S1 y S2; es decir, describir *la estructura cognitiva funcional* de S1 y S2. Describir también a nivel cognitivo el desarrollo ontogenético de S1 en O1 y de S2 en O2, y compararlos.
- c. En la medida de lo posible, aplicar los tres criterios de homología primaria—saber, los criterios de posición relativa, continuidad y cualidad especial—a S1 y S2. Esto involucra (entre otras cosas) una búsqueda de la forma en que S1 y S2 se relacionan con (a) otros sistemas cognitivos de O1 y O2 con los cuales S1 y S2 se relacionan a nivel cognitivo funcional, y la forma en que éstos se relacionan cognitivamente con aquéllos, y (b) otros sistemas cognitivos de otros organismos (distintos de O1 y O2) que también llevan a cabo F, y la forma en que estos otros sistemas cognitivos van cambiando a nivel cognitivo (por ejemplo, si esos cambios constituyen o no una serie de cambios graduales, en la cual S1 y S2 se insertan naturalmente).
- d. Describir la forma en que S1 y S2 se implementan en el cerebro, las regiones cerebrales que se activan y la forma en que esas regiones se conectan cuando S1 y S2 llevan a cabo F.
- e. Especificar si las regiones cerebrales que implementan S1 en O1 son o no homólogas a las regiones que implementan S2 en O2—si todas o sólo algunas lo son.

- f. Si S1 y S2 cumplen satisfactoriamente los criterios de homología primaria (punto c), entonces el siguiente paso es construir los cladogramas correspondientes usando el método de la parsimonia aplicado a los caracteres señalados en los puntos b, d y e, maximizando enunciados de homología, respetando en la medida de lo posible los enunciados de homología morfológica secundaria ya conocidos.

4. *La Homología Funcional y los Niveles de Organización Biológica.*

Es importante señalar que existe un creciente consenso entre biólogos de diferentes disciplinas respecto a la tesis que “la homología es un fenómeno que puede expresarse de manera independiente en muchos niveles distintos de organización biológica” (Abouheif 1999, 215); en particular, que la homología a un nivel de organización biológica (p. ej., el nivel morfológico) no implica necesariamente una homología a otros niveles (p. ej., el nivel genético, o el embriológico) (Laublichler 2000, Striedter y Northcutt 1991; Cf. Roth 1984). Hay muchos casos de rasgos morfológicos que son homólogos cuyas rutas de desarrollo y bases genéticas no lo son (Striedter y Northcutt 1991).

Si esto es correcto, la siguiente pregunta es: ¿cuáles son estos niveles de organización biológica? Muchos biólogos están de acuerdo que existen por lo menos tres niveles: el genético, el morfológico, y el de la conducta. Striedter y Northcutt añaden otros dos niveles, el del desarrollo (que va entre el genético y el morfológico) y el funcional (que iría entre el morfológico y el de la conducta), quedando su jerarquía de niveles como sigue (diagrama de Striedter y Northcutt, 1991):



Adicionalmente, Ehab Abouheif argumenta que existen varios niveles de organización biológica adicionales, por lo que la *jerarquía de niveles*, según él, es la siguiente: el nivel de genes, el de interacciones entre genes, el nivel de redes genéticas, de origen embriológico, y el nivel de estructura morfológica. Abouheif no menciona dos de los niveles que sí incluyen Striedter y Northcutt, a saber, el nivel funcional y el de la conducta, que están por encima del nivel morfológico.

Ahora bien, estoy de acuerdo con Striedter y Northcutt, en los siguientes puntos: (1) que existen diferentes niveles de organización biológica que se ordenan jerárquicamente y que no son interreducibles ni descriptiva ni explicativamente; (2) que el nivel funcional es un nivel de organización biológica independiente del nivel morfológico. De hecho, es precisamente en este nivel donde se encuentran los sistemas cognitivos y muchos otros sistemas funcionales. La noción de homología que he trabajado, se ubica en este nivel. (3) Estoy también de acuerdo con Striedter y Northcutt (y con Abouheif) que la homología a un nivel de organización no implica ni requiere homologías a niveles superiores o inferiores de esa jerarquía. En el caso de la homología funcional, esto implica que dos sistemas cognitivos pueden ser homólogos, aun cuando sus diferentes sustratos descritos a nivel cerebral, neuronal, genético y/o molecular *no sean homólogos*. Sin embargo, si los sustratos a nivel cerebral de dos sistemas cognitivos S1 y S2 son homólogos, esto puede constituir una evidencia *prima facie* y no concluyente (y no necesariamente la más fuerte) de que S1 y S2 son homólogos. La evidencia más fuerte, así, debe provenir del nivel de organización cognitivo, que es en el cual S1 y S2 se encuentran.

Por todas estas razones, en la siguiente sección, describimos primero la evidencia a *nivel cognitivo* a favor de una hipótesis de homología de los sistemas de reconocimiento de caras en macacos, chimpancés y humanos—y después presentamos la evidencia a nivel *neuronal y cerebral*.

#### IV. LAS CAPACIDADES DE RECONOCIMIENTO DE CARAS EN MONOS, CHIMPANCÉS Y HUMANOS: ¿SON FUNCIONALMENTE HOMÓLOGAS?

Aquí no intentaré responder esta pregunta, sino más bien indicar cómo, de acuerdo con mi propuesta, se podría responder afirmativamente—en particular, qué clases de evidencias podrían contar a favor de una respuesta afirmativa a ella, cómo tales evidencias se

ordenarían jerárquicamente, cuál sería su relativa importancia o peso, etc. También intentaré mostrar qué tipos de evidencia aún nos faltan para sustentar adecuadamente una respuesta afirmativa. Para lograr todo esto, investigamos en la literatura en neuropsicología, psicología cognitiva, psicología del desarrollo, neurociencias cognitivas y etología cognitiva, cuáles son las características de los sistemas cognitivos de reconocimiento de caras en monos, chimpancés y humanos; cómo se relaciona cognitivamente el reconocimiento de caras en estos primates con otras de sus capacidades cognitivas y con la conducta relevante; qué áreas del cerebro se asocian en cada uno de ellos con el sistema de reconocimiento de caras y cómo se conectan estas regiones al llevar a cabo esta función cognitiva, etc. Dividiré mi presentación en dos partes: la parte cognitiva y la neurocerebral.

### 1. *Descripción a nivel cognitivo.*

A. *Reconocimiento de caras en los adultos.* En los humanos adultos, el reconocimiento de caras tiene algunas características cognitivas que, de acuerdo con muchos de los estudiosos en el tema, no se presentan en el reconocimiento de objetos de otros tipos, ya sean naturales o artificiales

Primero que nada, está el llamado '*efecto de inversión de caras*'. Los adultos humanos pueden reconocer fácil y rápidamente un gran número de caras distintas cuando éstas se muestran en una orientación normal, pero este reconocimiento se dificulta notablemente cuando las caras en cuestión se muestran "boca abajo", o sea, invertidas. Además, este efecto no ocurre, u ocurre de una manera mucho menos notable, en el reconocimiento de objetos que no son caras. (Pascalis, *et al.*1999, Yin 1969, Ellis y Shepherd 1975). Respecto a los chimpancés adultos, existe amplia evidencia que ellos también muestran un efecto de inversión de caras, pero no de otros objetos, muy semejante al de los humanos (Tomonaga 1999 y 2007, Parr, *et al.* 2006). En contraste, la evidencia respecto a la presencia del efecto de inversión en monos adultos es aparentemente contradictoria. Algunos experimentos en diferentes especies de monos concluyen que el reconocimiento de caras empeora significativamente cuando las caras están invertidas, un efecto que no ocurre con objetos que no son caras (Neiworth, *et al.*2007, Tomonaga 1994, Parr, *et al.* 1999, Gothard, *et al.*2009); mientras que otros experimentos no han encontrado efecto alguno con respecto al reconocimiento de caras (Weiss, *et al.* 2001, Bruce 1982, Martin-Malivel, *et al.* 2001).

Este efecto de inversión de caras ha llevado a muchos a pensar que el procesamiento de caras es cognitivamente distinto del procesamiento de otros objetos en los animales que presentan este efecto. Se piensa que las caras se procesan de manera holística—de manera tal que se usan todas las características de la cara, incluyendo su configuración, para efectos de tal reconocimiento, especialmente en el caso de caras de gente conocida,<sup>§</sup> y que la configuración de los rasgos faciales—la disposición relativa de rasgos faciales específicos—es, por alguna razón, sensible a la orientación (i.e., normal, inclinada en cierto ángulo, o invertida), mientras que el procesamiento configuracional de otros objetos no lo es (Pascalis, *et al.* 1999).<sup>\*\*</sup>

Otro aspecto típico del reconocimiento de caras en humanos es el llamado ‘especificidad de la especie’: en los humanos, al igual que en los chimpancés y los monos, el reconocimiento de caras en los *adultos* es muy confiable respecto al reconocimiento de caras de sujetos de su misma especie, pero no de las caras de individuos de otras especies. En los humanos esto incluso llega al extremo que un individuo de una cierta raza tiene más dificultades para discriminar las caras de individuos de otras razas que las de su propia raza. Sin embargo, estos efectos desaparecen con la experiencia repetida posterior de caras de otras especies o de otras razas, por lo cual se infiere que la especificidad de especie (o de raza) en el reconocimiento de caras es simplemente un efecto del aprendizaje y la experiencia.

Finalmente, muchos neuropsicólogos y psicólogos cognitivos piensan que el sistema de reconocimiento de caras en humanos adultos es específico y altamente heredable.

Respecto a la heredabilidad, se han hecho estudios con gemelos homocigóticos (o idénticos) y heterocigóticos en los cuales se pone a prueba el desempeño de ambos tipos de gemelos en tareas que involucran centralmente el reconocimiento de caras. Los resultados muestran que el desempeño en estas tareas de un gemelo homocigótico se correlaciona altamente con el desempeño de su gemelo respectivo—mientras que lo mismo no sucede con los gemelos heterocigóticos cuyos desempeños se correlacionan tan débilmente como en cualesquiera otros dos grupos de humanos escogidos al azar (Wilmer, *et al.* 2010)

---

<sup>§</sup> El reconocimiento de las caras de personas que no son conocidas por un sujeto se basan principalmente en la observación de “la forma externa completa de la cara y la línea donde inicia el cabello.” (Biederman, *et al.* 1997).

<sup>\*\*</sup> Pascalis, *et al.* (1999) piensan que esta razón está posiblemente relacionada con los patrones bajos de frecuencia espacial en los componentes de caras.



Además, el grado en el que se presenta el efecto de inversión de caras es más parecido entre gemelos homocigóticos que entre los heterocigóticos (Zhu, *et al.* 2010). Ya que los gemelos homocigóticos y heterocigóticos que fueron escogidos para el experimento crecieron en el mismo ambiente familiar y social, y que los gemelos homocigóticos tienen el mismo material genético, se concluye que “las diferencias genéticas pueden explicar la mayoría de la variación estable en la habilidad de reconocimiento de caras en adultos sanos” (Wilmer, *et al.* 2010), y por ende que esa habilidad es muy heredable.

Por otra parte, la evidencia principal que se presenta respecto a la especificidad del sistema humano de reconocimiento de caras, proviene de dos diferentes tipos de investigaciones: unas con adultos normales y otras con individuos que presentan algún déficit en la capacidad de reconocimiento de caras, ya sea como resultado de un accidente o por herencia. Sin embargo, lo que se quiere decir por ‘especificidad’ en ambos tipos de estudios es muy distinto. En los primeros estudios, lo que se determinó es que la heredabilidad del sistema de reconocimiento de caras no se deriva de la heredabilidad de alguna otra capacidad más general, como el IQ (medida de “inteligencia”) (Zhu, *et al.* 2010), y que las correlaciones en el desempeño del reconocimiento de caras encontradas en los estudios de gemelos no se explican en términos de las características de estas otras capacidades generales, sino en términos de las características del sistema que subyace al reconocimiento de caras. La especificidad a la que se refieren en este tipo de estudio se refiere a la especificidad de los factores que pueden explicar ciertas correlaciones encontradas en el desempeño de ciertos grupos de individuos.

Ahora bien, hasta donde yo sé, no existe virtualmente ninguna investigación en chimpancés o monos semejante a la investigación en humanos que involucre gemelos idénticos en conexión con el reconocimiento de caras.

Por otra parte, en los estudios de humanos con un déficit en el reconocimiento de caras—conocido como ‘prosopagnosia’—lo que muchos de estos estudiosos quieren decir con ‘especificidad’ es ‘independencia funcional’. Se dice que una capacidad cognoscitiva C1 está disociada de otra capacidad cognoscitiva C2 en, e.g., seres humanos, cuando existen casos importantes en los cuales seres humanos carecen de C1—o C1 está seriamente deteriorada—pero poseen C2 de manera normal, es decir, C2 no muestra ningún deterioro significativo. Además, si C1 está disociada de C2 en la especie E, y C2 está

disociada de C1 en la misma especie, entonces se dice que hay una *doble disociación* de C1 con respecto a C2 en los miembros “normales” de E. Hay dos tipos de estudios que se consideran relevantes para establecer la existencia de dobles disociaciones en los humanos; a saber:

- (a) Estudios de ciertos *síndromes genéticos*—tales como la prosopagnosia del desarrollo—que típicamente muestran *importantes deterioros cognoscitivos, algunos de los cuales son selectivos*. Por ejemplo, sujetos con este tipo de prosopagnosia típicamente tienen un desempeño normal del reconocimiento de objetos pero muestran serias deficiencias en el reconocimiento de caras (Lee, *et al.*2010). Sobre la base de resultados como éstos se concluye que el reconocimiento de caras—está disociado de la capacidad de reconocimiento de objetos que no son caras. La existencia de una doble disociación se completa por medio del estudio de casos que muestren el déficit inverso, es decir, casos en los cuales los sujetos pueden reconocer caras con facilidad pero no objetos que no son caras.
- (b) Están también los estudios en individuos que han sufrido ciertos tipos de daños cerebrales *a causa de accidentes u otras contingencias*, y que resultan en *deterioros cognoscitivos selectivos*—casos en los cuales, por ejemplo, se daña la capacidad de reconocer caras pero no se daña la capacidad para reconocer otro tipo de objetos. En estos casos se concluye que existe una disociación entre la capacidad de los humanos para reconocer caras y la capacidad para reconocer objetos. Además, hay otros tipos de casos en los cuales los sujetos no tienen ninguna dificultad para reconocer caras pero sí muestran una gran dificultad para reconocer otros objetos. De estos dos casos, se infiere la existencia de una doble disociación entre el reconocimiento de caras y el de otros tipos de objetos (Duchaine y Garrido 2008).

Pero, ¿qué se puede inferir de una doble disociación como ésta? Existe actualmente una animada discusión entre neuropsicólogos cognoscitivos, psicólogos evolutivos y del desarrollo acerca tanto del diseño específico que el Método de la Doble Disociación debe tener, como del alcance de las conclusiones a las cuales se puede llegar sobre la base de los datos obtenidos por medio de la aplicación exitosa del Método. Hay quienes piensan—no la mayoría—que lo que se puede inferir de una doble disociación es que existen dos sistemas cognitivos funcionalmente distintos y operacionalmente independientes que subyacen al

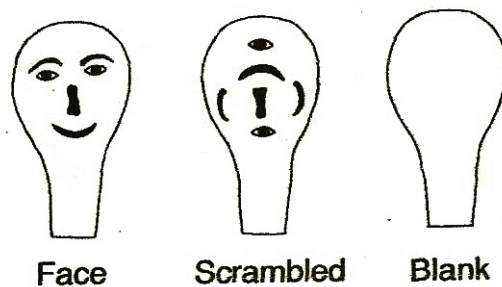
desempeño de las dos tareas relevantes—en nuestro caso, el reconocimiento de caras y el reconocimiento de objetos que no son caras. Sin embargo, el consenso en este momento parece ser que esta inferencia es incorrecta—que lo más que se puede inferir de una doble disociación es que hay dos funciones cognitivamente distintas cuyos procesamientos no comparten todos los recursos, pero la posibilidad de que compartan algunos e incluso muchos, de ellos está aún abierta (García 2009).<sup>††</sup>

En este caso, tampoco he encontrado ningún experimento reciente en chimpancés o en monos que se asemeje a los estudios de doble disociación en humanos. Hay algunos estudios de los años 1970s, en los cuales se practicaban ablaciones (i.e., cirugías extractivas) a partes del cerebro del macaco a fin de observar las consecuencias en la conducta de estos monos, pero nada más reciente.

#### *B. Desarrollo cognitivo del reconocimiento de caras en humanos, macacos y chimpancés.*

El desarrollo cognitivo de la capacidad de reconocimiento de caras en humanos tiene tres características distintivas:

Primero, en los recién nacidos con apenas pocos días, se puede observar una preferencia clara por la observación de caras sobre la observación de otro tipo de objetos. En el experimento típico, se colocó un estímulo visual en movimiento rotatorio alrededor del bebé, de manera tal que el bebé pudiera mover la cabeza. Los tipos de estímulos proporcionados fueron los siguientes (figura de Morton y Johnson 1991):



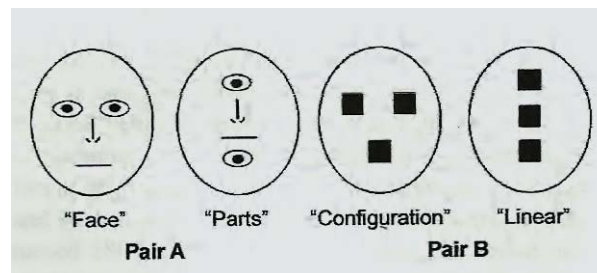
Los resultados indicaron que el recién nacido tenía una marcada preferencia hacia observar “Face” pero no “Scrambled” ni “Blank” (Morton y Johnson 1991, Pascalis y Kelly 2009).

---

<sup>††</sup> Todos los artículos del volumen 39 de la revista *Cortex* (2003) son acerca de estas y otras controversias alrededor del Método de la Doble Disociación.

Adicionalmente, los recién nacidos prefieren observar caras más que observar objetos que no son caras; prefieren observar la cara de su madre más que la cara de algún extraño (Pascalis, *et al.* 1995); muestran una mayor preferencia por caras femeninas con los ojos abiertos que con los ojos cerrados (Batki, *et al.* 2000); y prefieren observar una cara atractiva más que una cara no atractiva (Slater, *et al.* 2000).

Antes del mes de edad, los bebés humanos tienen preferencia por cualquier estímulo parecido a una cara (p. ej., el llamado “Face”) incluso el estímulo llamado “Configuration” de la siguiente figura (Kuwahata, *et al.* 2003):



Al mes de edad, desaparece la preferencia de los bebés hacia la observación de “Face” y, de los cuatro dibujos en la figura anterior, y sólo prefieren claramente “Configuration”. A los dos meses, la preferencia visual del bebé está influida no solo por la configuración total de la cara sino también por la forma particular de los rasgos específicos de cada cara. Finalmente, a los cinco meses de edad, cualquier preferencia del bebé hacia la observación de estímulos parecidos a caras (ya sea “Face” o “Configuration”) desaparece del todo.

Por otra parte, los macacos recién nacidos y de menos de un mes de edad, muestran una preferencia por la observación de “Configuration” pero no de “Face”. Al mes de edad, esta preferencia se invierte: ahora los macacos bebés muestran una preferencia por “Face” pero no por “Configuration”. A los dos meses, la preferencia de estos monos ya sea por “Face” o por “Configuration” desaparece (Kuwahata, *et al.* 2003).

El desarrollo cognitivo del reconocimiento de caras en los chimpancés parece diferir en mayor grado del de los macacos y el de los humanos. Primeramente, los chimpancés recién nacidos y los menores de un mes de edad, no muestran ninguna preferencia hacia la observación de ninguna cara en particular. Entre el mes y los dos meses, los bebés chimpancés muestran una preferencia mayor hacia la observación de la cara de su madre que hacia una cara “promedio” (formada a partir de los rasgos faciales y la configuración

de las caras de los chimpancés con los que el bebé fue socializando poco a poco). A partir del segundo mes, el bebé chimpancé empieza a mostrar una mayor preferencia por la observación de la cara “promedio”—de hecho, el crecimiento de esta preferencia se correlaciona con el creciente número de chimpancés individuales que el bebé va conociendo (Myowa-Yamakoshi, *et al.* 2004).

Ahora bien, el experimento de Myowa-Yamakoshi y sus colaboradores no está diseñado para detectar si existe o no en el recién nacido chimpancé una preferencia mayor para observar estímulos parecidos a caras (como “Face” o “Configuration”) que para observar estímulos que no parecen caras (como “Linear” o “Blank” o “Scrambled” o “Parts” en las dos figuras anteriores). El experimento en cuestión solo permite detectar si el bebé chimpancé puede o no discriminar caras específicas, y a qué edad—por lo que es difícil hacer comparaciones con los resultados obtenidos en los experimentos antes mencionados con humanos y macacos. Por ejemplo, Myowa-Yamakoshi, *et al.* no intentan detectar si la preferencia marcada hacia la observación de caras en los bebés chimpancés (en comparación con la observación de objetos que no son caras) desaparece en algún momento, como lo hace en los bebés macacos (a partir de los dos meses) y en los bebés humanos (a los cinco meses, aproximadamente).

Por otra parte, el desarrollo de la capacidad de reconocer caras, tanto en macacos como en humanos exhibe un efecto llamado ‘estrechamiento’ (*narrowing*) según el cual “la discriminación de información perceptual esta sintonizada de manera amplia (*broadly tuned*) al principio y entonces declina hacia niveles más selectivos con la experiencia.” (Scott, *et al.* 2007). La idea es que un recién nacido tiene algo así como un molde muy amplio que le permite cualquier tipo de cara (cualquier estímulo como “Configuration”), y que este molde se va “estrechando” o “afinando” con la experiencia de cierto tipo de caras, y que al mismo tiempo va perdiendo la capacidad de reconocer caras que no sean de este tipo. Tanto en humanos como en macacos, este “estrechamiento” ocurre entre los 6 y los 9 meses de edad.

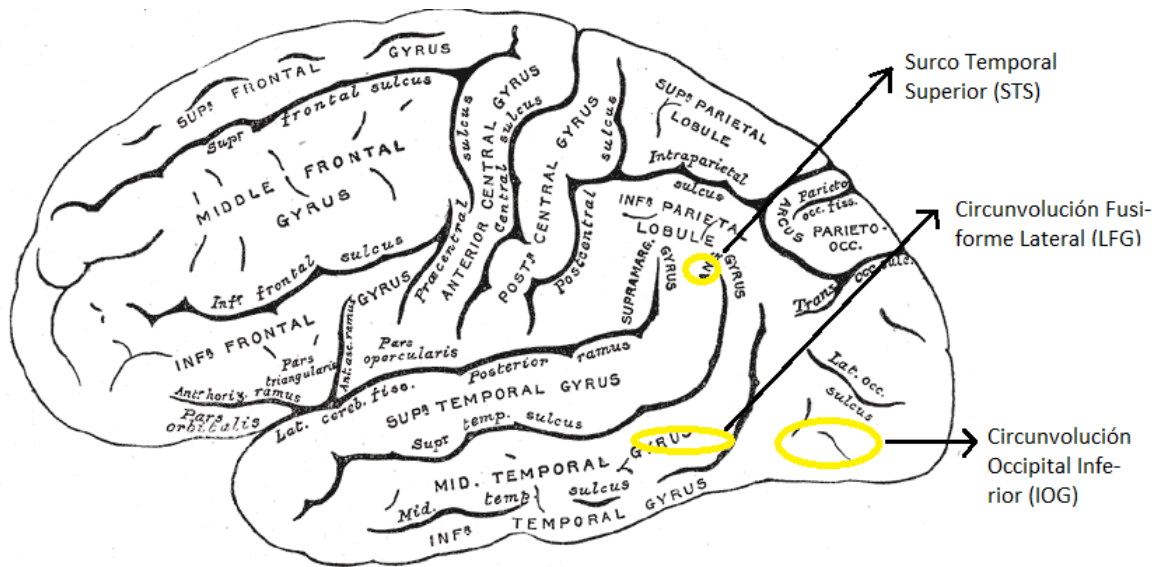
Consideremos ahora la base neurocerebral de estas capacidades en los primates que aquí hemos mencionado.

## 2. Descripción a nivel neurocerebral.

Por medio de diferentes técnicas de registro de actividad cerebral, actualmente se sabe que las regiones del cerebro que se activan cuando un *humano* adulto lleva a cabo una tarea de reconocimiento de caras, y la interconectividad de tales regiones entre sí, forman un sistema neural distribuido a través de buena parte del cerebro (Haxby, *et al.* 2000 y 2002, Ishai, *et al.* 2005 y 2007). Muchas de estas porciones de tejido neural—llamadas también ‘parches de caras’ (*face patches*)—se activan de una manera marcadamente más fuerte en el reconocimiento de caras que en el reconocimiento de objetos que no son caras. Algunos neurocientíficos piensan que esto probablemente se debe a que estas regiones contienen en su mayoría neuronas que responden exclusivamente a caras aunque también contengan un número relativamente menor de neuronas que responden a otro tipo de objetos (Haxby, *et al.* 2000, 226).

Adicionalmente, se empieza a generar un cierto consenso alrededor de la idea, inicialmente propuesta por Haxby, Hoffman y Gobbini (2000), que este “sistema neural distribuido” consiste de dos grandes (sub)subsistemas: (a) el sistema nuclear (*core system*) que se dedica principalmente a la representación de los aspectos invariantes y cambiantes de una cara, y (b) el sistema extendido que comprende regiones de otros sistemas neurales dedicados a otras funciones cognitivas que, junto con el sistema nuclear, “extraen significado de las caras.” (Haxby, *et al.* 2000) .

El sistema nuclear consiste de tres *parches* que se activan en ambos hemisferios cerebrales y que se localizan en las circunvoluciones occipitales inferiores (IOG, por sus siglas en inglés), la circunvolución fusiforme lateral (LFG) y el surco temporal superior (STS). En la siguiente figura se muestra la localización aproximada de los parches que componen el sistema nuclear:



Se considera que el parche de caras en la circunvolución occipital inferior, IOG, está dedicado a la percepción temprana de los rasgos faciales, proporcionando información a los otros dos parches del sistema nuclear, LFG y STS. Adicionalmente, el parche en la circunvolución fusiforme lateral (LFG) se asocia principalmente con el procesamiento de los aspectos invariantes de la configuración de una cara y por ende de su identidad, pero no de sus aspectos cambiantes, tales como las expresiones de la cara y la dirección de las miradas; mientras que el parche que se encuentra en el surco temporal superior (STS) se ocupa principalmente del procesamiento de los aspectos cambiantes de la cara.

Por otra parte, diferentes autores asocian diferentes regiones al (sub)sistema *extendido*. Haxby y sus colegas mencionan el surco intraparietal, la corteza auditiva, la amígdala, la ínsula, el sistema límbico y la corteza temporal anterior (Haxby, *et al.* 2000, 230).

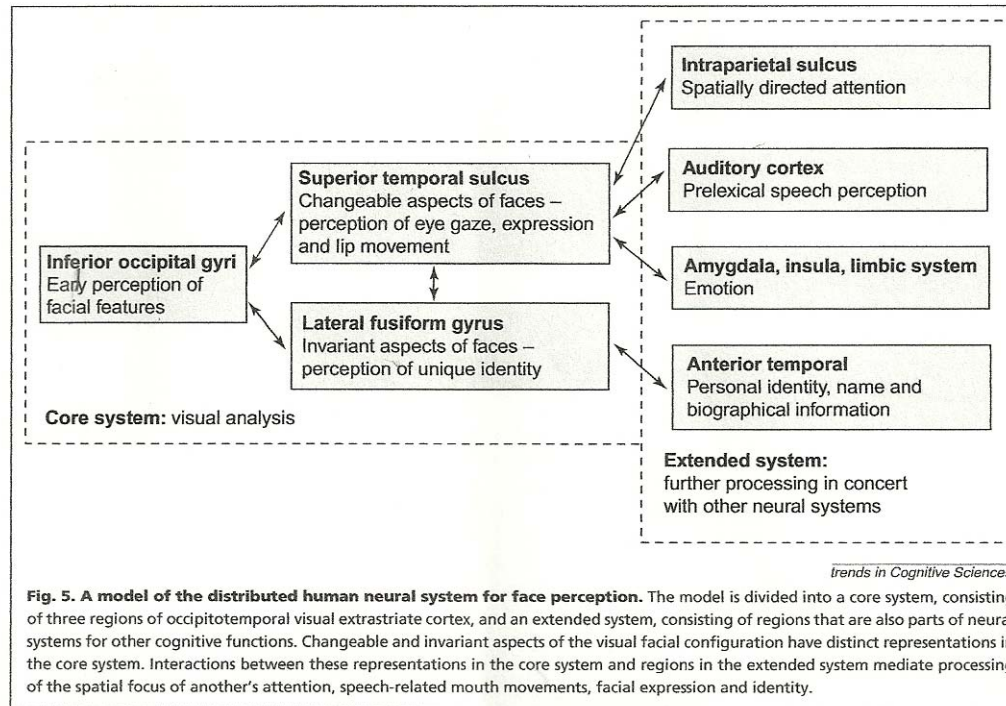


Diagrama del sistema neural distribuido para el reconocimiento de caras y las funciones cognitivas que se asocian a cada una de las partes, según Haxby, *et al.* 2000.

En contraste, Alomit Ishai y sus colaboradores mencionan la amígdala, la ínsula, la corteza pre frontal y el nucleus accumbens (Ishai, *et al.* 2005, 88) como partes del (sub)sistema extendido.

Sea como fuere, todos los autores mencionados están de acuerdo en que el sistema nuclear está compuesto de las tres regiones antes mencionadas; IOG, LFG y STS. Algunos autores han sugerido recientemente que, tanto en los chimpancés como en los monos macacos, existen sistemas neurales asociados al reconocimiento de caras muy semejantes al de los humanos (por lo menos, semejantes al subsistema nuclear), tanto en su localización cerebral relativa como en su funcionalidad cognitiva. Por ejemplo, en los chimpancés se han encontrado parches de caras en la circunvolución fusiforme posterior derecha (correspondiendo aproximadamente al parche de caras en la circunvolución fusiforme lateral, LFG, en el humano), y en la parte posterior del surco temporal superior derecho, STS (que corresponde aproximadamente al parche de caras en el STS humano). Estos parches de caras en el chimpancé también son similares a los de los humanos, en el sentido



que estos parches se encuentran inmersos en una corteza dedicada también al reconocimiento de objetos que no son caras (Parr, *et al.* 2009). Sin embargo, no se indica si existe o no un parche de caras en alguna región del cerebro del chimpancé que corresponda al parche de caras en la circunvolución occipital inferior, IOG, en el humano. Por otra parte, hasta donde sé, los estudios en chimpancés aún no son tan finos como para determinar, por ejemplo, qué aspectos del reconocimiento de caras (aspectos básicos invariantes vs. aspectos cambiantes de las caras) se llevan a cabo en cuáles parches—por lo que, hasta este momento, aún no sabemos si el parche de caras en el STS o en la circunvolución fusiforme en el chimpancé tiene o no la misma función cognitiva que el parche de caras en el STS o en la circunvolución fusiforme del humano. Parece también ser prematuro hablar de la homología de estas regiones cerebrales en el chimpancé y en el humano—lo cual no impide que Lisa Parr y sus colegas afirmen: “En conjunto, estas semejanzas y diferencias sugieren que el último ancestro común de los macacos, los chimpancés y los humanos podría haber compartido un conjunto de mecanismos neurocognitivos usados para procesar caras y otros estímulos visuales relevantes” (Parr, *et al.* 2009).

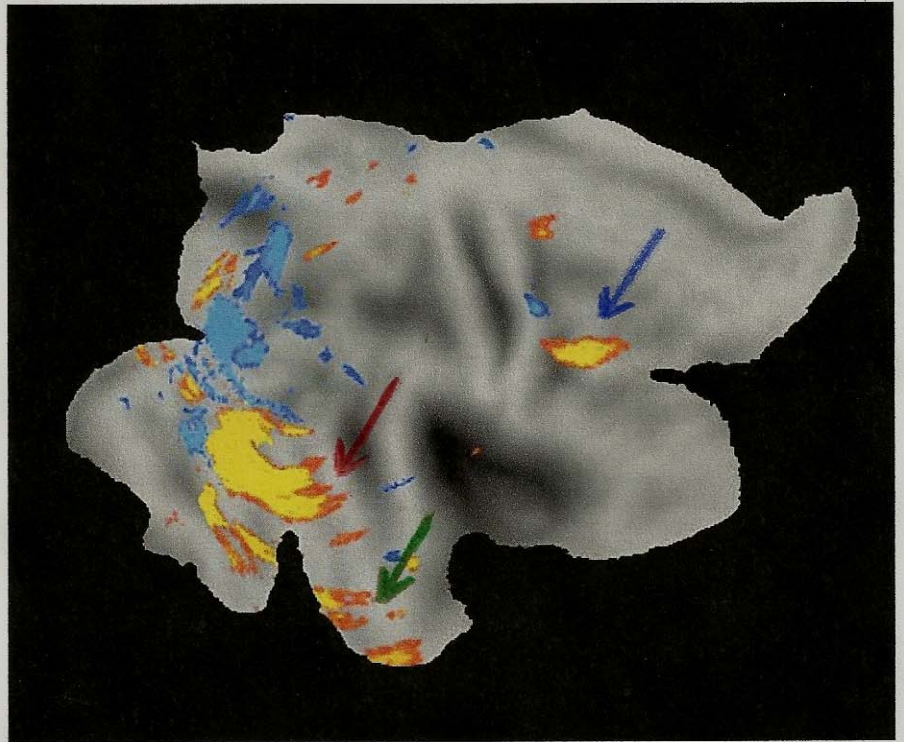
Pasando a los macacos, debe notarse que existe una literatura neurocognitiva y cognitiva muy amplia en relación con el reconocimiento de caras en estos monos. En particular, recientemente se han hecho varios estudios comparativos macaco-humano en relación con el sustrato neural del reconocimiento de caras en estas dos especies (Tsao, *et al.* 2003 y 2008; Rajimehr, *et al.* 2009). En el 2008, Doris Tsao, comparando los parches de caras en los macacos y en los humanos, llega a la conclusión que el patrón de distribución de los parches o áreas de caras en el cerebro del macaco y del humano tiene semejanzas y diferencias, ambas sorprendentes:

La semejanza sorprendente es el arreglo de las áreas a lo largo de el eje occipito-temporal, . . . la diferencia sorprendente es su localización a lo largo del eje dorsoventral en el lóbulo temporal. Mientras que los parches de caras en el macaco se encuentran en su mayoría localizados dentro de, o cerca de, el surco temporal superior [STS], todas las regiones selectivas de caras en el humano, con la excepción de STS-FA [el parche de caras en el STS], se localizan más en la dirección ventral, en la superficie ventral del lóbulo temporal a un lado de o dentro

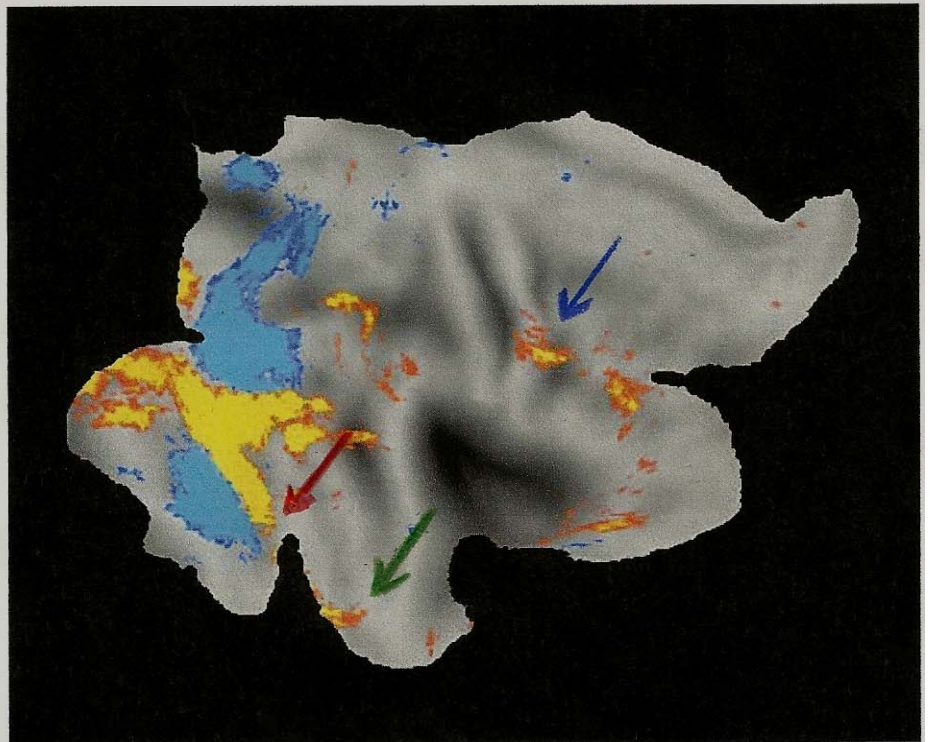
del surco colateral. Una afirmación de homología entre estas áreas, así, implicaría un cambio radical en la localización de las áreas de caras en el curso de la evolución de los primates después de que los primates catarrinos [*catarrhine*] se dividieron en los homínidos y los monos del viejo mundo. (Tsao, *et al.* 2008, 19518)

Sin embargo, en contraste con estas afirmaciones, Rajimehr y sus colegas argumentan que puede apreciarse una cierta correspondencia de localización espacial entre algunos parches del sistema neural de reconocimiento de caras en el humano y tres parches de caras en los macacos, si se usa una técnica computacional llamada '*Caret*' que estira y deforma las imágenes obtenidas por la resonancia magnética funcional en macacos a fin de que coincidan con la forma de un mapa plano de la corteza humana. La idea es que, dado que el cerebro del macaco es mucho más pequeño que el humano, y distinto de éste, *Caret* permite hacer ciertas comparaciones estirando y deformando de ciertas maneras sistemáticas la imagen de aquél hasta hacerla coincidir con un mapa plano del atlas cerebral humano. Usando esta técnica, Rajimehr y sus colegas mapearon los sitios de activación durante el reconocimiento de caras en macacos (registrados en fMRI y representados en un mapa plano del atlas cerebral del macaco) sobre el mapa plano del atlas cerebral humano, obteniendo las siguientes imágenes:

Deformación  
computacional de los  
parches de caras de los  
macacos sobre el mapa  
plano humano en Caret.



Activación de los  
parches de caras en el  
hemisferio derecho de  
un humano promedio,  
deformado sobre el  
mapa plano humano.



En la imagen superior, la flecha roja indica el parche de caras en el surco temporal superior (STS) del macaco que presuntamente corresponde al área indicada con flecha roja en la imagen inferior, que es el parche de caras en la circunvolución fusiforme lateral (LFG) del humano. Además, la flecha azul en la imagen superior indica un parche de caras en la corteza frontal del macaco que, según ellos, corresponde a un parche de caras en la circunvolución pre central del humano, indicado también con flecha azul en la imagen inferior. Finalmente, la flecha verde en la imagen superior está señalando un parche de caras en la parte anterior del lóbulo temporal del macaco que, según esta comparación, correspondería a un parche de caras en la parte anterior de la corteza inferotemporal (IT) del humano. Tenemos entonces, una sugerencia de homologías entre las siguientes áreas cerebrales del macaco y el humano (respectivamente):

- (a) Parche de caras en el fondo y banco inferior de STS en macacos = Parche de caras en la circunvolución fusiforme lateral del humano (flechas rojas).
- (b) Parche de caras en la corteza frontal del macaco = Parche de caras en la circunvolución pre central del humano (flechas azules).
- (c) Parche de caras en parte anterior del lóbulo temporal del macaco = Parche de caras en parte anterior de la corteza inferotemporal del humano (flechas verdes).

Rajimehr y sus colaboradores, al igual que muchos de los neurocientíficos que estudian de manera comparativa las funciones cognitivas asociadas a diferentes zonas del cerebro en diferentes especies de primates, reconocen que las correspondencias de regiones de los cerebros de estas especies, que se infieren a partir del uso de *Coret* sobre la representación de algunos de los resultados de la resonancia magnética funcional no son suficientes por sí mismas para establecer las homologías entre las correspondientes regiones cerebrales—pero sí aceptan que estas correspondencias pueden muy bien constituir algún tipo de evidencia, no concluyente, a favor de esas homologías. Por obvias limitaciones de espacio, aquí no podré examinar si esta afirmación es o no plausible. Para los propósitos de la presente argumentación, supongamos que es plausible. Aún así, existen otros problemas teóricos serios respecto a la manera en la que, en las neurociencias cognitivas, se considera que se puede confirmar una hipótesis de homología acerca de regiones cerebrales en dos especies distintas (por ejemplo, el macaco y el humano). El mayor de estos problemas consiste en el hecho que los trabajadores de esta disciplina consideran que una hipótesis de

homología puede ser aceptada cuando se ha mostrado que existen suficientes semejanzas entre las regiones de los dos cerebros: semejanzas en la localización relativa de tales regiones en los cerebros correspondientes, semejanzas citoarquitectónicas, y semejanzas cognitivo-funcionales. El problema es que, como es bien sabido en la Sistemática, la mera existencia de semejanzas—por abundantes e importantes que éstas sean—no es suficiente para establecer que de lo que se trata es de una homología y no una convergencia evolutiva; la mera existencia de semejanzas cumple únicamente, si es que lo cumple, con la evidencia correspondiente a lo que se conoce como ‘homología primaria’—y, como mencionamos antes, la evidencia más contundente en realidad proviene de la construcción de los cladogramas correspondiente, la ‘homología secundaria’. Y este problema parece estar muy extendido en esta rama de la neurociencia.<sup>‡‡</sup> Pero esto es también tema para otro ensayo.

Lo que hay que destacar aquí es que dos de las regiones cerebrales más importantes para el reconocimiento de caras en los humanos, *que pertenecen al (sub)sistema nuclear*, no entran en los resultados del estudio de Rajimehr y sus colaboradores. Me refiero al parche de caras en la circunvolución occipital inferior (IOG), y el que se encuentra en el surco temporal superior (STS) del humano. Respecto de éstos (y otros) parches de caras en el humano, ellos dicen:

Además de estas regiones de sensibilidad a las caras, evolutivas y comunes, las caras activaron una red cortical más extensa en los humanos. Las regiones adicionales sensibles a caras se localizaron dentro de la corteza occipito-temporal humana [circunvolución occipital inferior (IOG)-área de caras occipital (OFA), occipital lateral (LO), y temporal superior posterior (STS)], . . . Esta red de caras extendida podría reflejar *un procesamiento cognitivo de caras adicional en los humanos*. (Rajimehr, *et al.* 2009, 1997; el énfasis es mío)

La pregunta es: ¿cuáles parches en el cerebro del macaco llevan a cabo el procesamiento cognitivo que, en el humano, llevan a cabo los parches de caras en IOG y en STS? ¿O quizá el cerebro del macaco no lleva a cabo tal tipo de procesamiento? Rajimehr y coautores no se plantean tales preguntas ni intentan responderlas. Los parches de caras en IOG Y STS se consideran básicos (o nucleares) en el sistema neural de reconocimiento de caras en los

---

<sup>‡‡</sup> Además, esta manera de establecer homología cerebral confunde el nivel neurocerebral con el nivel cognitivo funcional, al otorgarle aparentemente el mismo peso epistémico a las semejanzas que se encuentran en ambos niveles.

humanos. Además, el parche en la parte anterior de la corteza inferotemporal en el humano (con el cual, según ellos, corresponde el parche de caras en la parte anterior del lóbulo temporal del macaco) se menciona únicamente como parte del (sub)sistema extendido humano; y el parche en la circunvolución pre central humana (presuntamente correspondiente al parche en la corteza frontal del macaco) ni siquiera se menciona allí. Así que sólo uno de los parches de caras mencionados como partes del (sub)sistema *nuclear* del humano correspondería, en *Caret*, a un parche de caras en el macaco. Si esto es correcto—y si, hasta donde se sabe hoy, no hay mayor sistematicidad en la correspondencia entre los parches de caras nucleares del humano y los del macaco—entonces la afirmación (incluso la sugerencia) de homología de esos parches cerebrales me parece *extremadamente aventurada*.

Finalmente, Tsao y sus colaboradores detectan un parche de caras en la corteza orbito-frontal del macaco y del humano.

Con respecto a los chimpancés, se ha encontrado una semejanza más cercana entre los parches de caras en éstos y en los humanos. El reconocimiento de caras en los chimpancés adultos se procesa en varias regiones del cerebro, principalmente en el surco intraparietal (IPS), en el surco parieto-occipital, en la circunvolución del cíngulo, en la parte posterior del surco temporal superior (STS) del hemisferio derecho, en la parte posterior de la circunvolución fusiforme del hemisferio derecho (FG), y en la corteza orbito-frontal (OF) (Parr, *et al.* 2009). En el humano existen parches de caras en STS, FG y en OF, aunque el parche en la corteza OF no se menciona inicialmente en el estudio original de Haxby y sus colaboradores (2000) pero sí se detecta posteriormente (Tsao, *et al.* 2008). No parece haber, sin embargo, algún parche de caras en el chimpancé que corresponda con el parche de caras en la circunvolución occipital inferior del humano (IOG) que pertenece al *sistema nuclear*. Hay un parche de caras en el surco parieto-occipital pero se encuentra en una región más superior y anterior en el cerebro del chimpancé que el área en el cerebro humano en la que se encuentra el parche de caras en IOG. Otras áreas en el cerebro del chimpancé que contienen parches de caras y que tienen correspondencias con parches de caras en áreas semejantes en el humano se encuentran en el surco intraparietal (IPS) y en la ínsula.

### 3. *Juntando la evidencia: ¿Existen homologías?*

Hemos visto ya que, a *nivel cognitivo* existe un buen número de semejanzas interesantes en la manera en que se desarrolla y opera a nivel cognitivo el reconocimiento de caras en los macacos, los chimpancés y los humanos. En primer lugar, el efecto de inversión de caras existe tanto en los humanos como en los chimpancés—y es probable que, aunque la evidencia al momento no es muy clara, el efecto en cuestión también exista en los macacos. Segundo, tanto los humanos como los macacos y los chimpancés pueden reconocer muy bien las caras de los miembros de su especie, pero no las caras de individuos de otras especies. Tercero, existe fuerte evidencia para sostener que los recién nacidos, tanto humanos como macacos, tienen una preferencia visual clara hacia la observación de estímulos parecidos a caras (y no de estímulos de objetos que no son caras), aunque los detalles de tales preferencias sean diferentes. Adicionalmente, el reconocimiento de caras tanto en macacos como en humanos exhibe el llamado efecto de “estrechamiento”, que en ambas especies ocurre entre los 6 y los 9 meses de edad, y que consiste en que, al nacer, la capacidad de reconocer caras es muy amplia, y que ésta se va estrechando o afinando con la experiencia. Sobre las preferencias visuales del chimpancé recién nacido, no sabemos mucho—así como tampoco se sabe mucho acerca de si los chimpancés exhiben o no el efecto de “estrechamiento” y cuándo.

En lo que respecta al nivel neurocerebral, vimos que el sistema neural distribuido para el procesamiento de caras en el humano consiste de dos subsistemas: el nuclear (IOG, FG lateral y STS posterior) y el extendido (IPS, corteza auditiva, amígdala, ínsula, y corteza temporal anterior). Hay también un parche de caras en la corteza OF.

En los chimpancés—y en correspondencia con lo que sucede en los humanos— hay parches de caras en FG posterior, STS posterior, IPS, ínsula, y corteza OF. Un parche de caras en los chimpancés que no parece tener correspondencia espacial con un parche de caras del humano está en el surco parieto-occipital del chimpancé. Por otra parte, los parches de caras en la corteza temporal anterior y en la circunvolución inferior occipital (IOG) del humano parecen no tener correspondencias en el chimpancé.

Existen, así, un número importante de semejanzas a nivel cognitivo y a nivel neurocerebral entre los sistemas de reconocimiento de caras en los primates que aquí hemos considerado. Pero, como lo mencioné antes, la mera existencia de semejanzas, por

numerosas e interesantes que éstas sean, no constituye evidencia suficiente para preferir una hipótesis de homología sobre una hipótesis de convergencia. Además, aún no estamos en posesión de muchos tipos de evidencia que son necesarios *para siquiera poder sostener un enunciado de homología primaria*; por ejemplo, a nivel cognitivo, aún no sabemos mucho sobre las preferencias visuales de los chimpancés recién nacidos, ni mucho se sabe sobre cómo se desarrolla el sistema de reconocimiento de caras en los bebés chimpancés de más de 3 meses de edad. También es necesario hacer más estudios sobre el grado de heredabilidad de la capacidad de reconocimiento de caras en los macacos y los chimpancés. Ahora bien, el Criterio de Continuidad requiere que tener evidencia de la existencia de una cierta continuidad entre las características del sistema de reconocimiento de caras, partiendo del macaco hasta el chimpancé y el humano. Y esto, a nivel cognitivo, está aún muy lejos de lograrse (ver Tabla de Comparación en la siguiente página). Respecto al Criterio de Posición Relativa, tampoco estamos aún en posición de saber si éste se cumple o no en el caso de reconocimiento de caras. Primero, se necesita saber más sobre las maneras de operación, *a nivel cognitivo*, de este sistema en cada uno de estos primates, y establecer comparaciones más exactas sobre la base de experimentos idénticos (cuando esto es posible) o muy similares. Uno de los obstáculos que existen actualmente para establecer comparaciones adecuadas entre los sistemas de reconocimiento de caras en estos primates consiste en que la evidencia que tenemos ahora con respecto a, digamos, macacos y chimpancés, proviene de diferentes diseños experimentales que no son conmensurables. Segundo, es también necesario indagar sobre la manera en la cual el sistema de reconocimiento de caras en cada uno de estos primates interactúa, *a nivel cognitivo*, con otros sistemas cognitivos—por ejemplo, la memoria de trabajo, la de largo plazo, la atención, el razonamiento, los conceptos, etc., y hacer comparaciones respecto a la posición del reconocimiento de caras en la arquitectura cognitiva global en cada uno de ellos—y mucho de esto tampoco se sabe.

Adicionalmente, tanto las semejanzas como las diferencias cognitivas deben ser cuidadosamente sopesadas usando el método cladístico que involucra la construcción de cladogramas y su evaluación por medio del principio de parsimonia—lo que se conoce como '*homología secundaria*'—algo que hasta ahora ni siquiera se ha intentado.



Por otra parte, la evidencia a favor de hipótesis de homología a nivel neurocerebral, en relación con el sistema neural asociado al reconocimiento de caras, también es actualmente insuficiente, y aún no está muy claro cómo es que tales hipótesis deberían ser aceptadas—cuánta evidencia debe tenerse y de qué tipo. En la Tabla de Comparaciones de la página siguiente mostramos de manera esquemática las correspondencias (o su ausencia) entre parches de caras en los humanos, chimpancés y macacos. Adicionalmente, como ya mencionamos, la existencia de una homología entre dos parches de caras en dos especies de primates *no necesariamente significa que los procesamientos cognitivos llevados a cabo en esos parches sean también homólogos*—aunque sí constituiría un cierto tipo de evidencia a favor de la homología a nivel cognitivo. De manera análoga, la existencia de homologías respecto al procesamiento de caras en dos especies de primates tampoco implica la existencia de homologías a nivel de los parches de caras neurales que llevan a cabo tal procesamiento.

## BIBLIOGRAFÍA

Abouheif, Ehab (1999), "Establishing Homology Criteria for Regulatory Gene Networks: Prospects and Challenges". In *Homology*, Wiley, Chichester. (Novartis Foundation Symposium 222): 207-225.

Adachi, Ikuma, Dina P. Chou, and Robert R. Hampton (2009), "Thatcher Effect in Monkeys Demonstrates Conservation of Face Perception across Primates" *Current Biology* 19: 1270-1273.

Benjamin, S. P. and S. Zschokke (2004), "Homology, Behaviour and Spider Webs: Web Construction Behavior of *Linyphia hortensis* and *L. triangularis* (Araneae: Linyphiidae) and its evolutionary significance" *Journal of Evolutionary Biology* 17: 120-130.

Biederman, I. and Peter Kalocsai (1997), "Neurocomputational bases of object and face recognition" *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 352: 1203-1219.

Bosch, Jordi, Yasuo Maeta, and Richard Rust (2001), "A Phylogenetic Analysis of Nesting Behavior in the Genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae)" *Annals of the Entomological Society of America* 94: 617-627.

deHaan, Michelle, Olivier Pascalis, and Mark H. Johnson (2002), "Specialization of Neural Mechanisms Underlying Face Recognition in Human Infants" *Journal of Cognitive Neuroscience* 14: 199-209.

de Pinna, Mario G. G. (1991), "Concepts and Tests of Homology in the Cladistic Paradigm" *Cladistics* 7: 367-394.

Elis, H.D. y J. W. Shepherd (1975), "Recognition of Upright and Inverted Faces on the left and right visual fields" *Cortex* 11: 3-7.

García, C. L. (2007), "Cognitive Modularity, Biological Modularity and Evolvability" *Biological Theory: Integrating Evolution, Development and Cognition*, 2 (1), pp. 62-73

García, C. L. (2009), "Disociaciones Cognoscitivas y la Evolucionabilidad de la Mente" *Análisis Filosófico* 29: 73-103.

García, C. L. (2010), “Functional Homology and Functional Variation in Evolutionary Cognitive Science” *Biological Theory: Integrating Evolution, Development and Cognition* 5:

Gothard, K. M., K. N. Brooks, and M.A. Peterson (2009), “Multiple Perceptual Strategies Used by Macaque Monkeys for Face Recognition” *Animal Cognition* 12: 155-167.

Haxby, James V., Elizabeth A. Hoffman, and M. Ida Gobbini (2000), “The Distributed Human Neural System for Face Perception” *Trends in Cognitive Sciences* 4: 223-233.

Hennig, Willi (1950), *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag.

Ishai, Alomit, Conny F. Schmidt, and Peter Boesiger (2005), “Face Perception is Mediated by a Distributed Cortical Network” *Brain Research Bulletin* 67: 87-93.

Johnson, Mark H., Suzanne Dziurawiec, Haydn Ellis, and John Morton (1991), “Newborn’s preferential tracking of face-like stimuli and its subsequent decline” *Cognition* 40: 1-19.

Kadosh, Kathrin Cohen, and Mark Johnson (2007), “Developing a Cortex Specialized for Face Perception” *Trends in Cognitive Science* 11: 367-369.

Ku, Shih-Pi, Andreas S. Tolias, Nikos K. Logothetis, and Jozien Goense (2011), “fMRI of the Face-Processing Network in the Ventral Temporal Lobe of Awake and Anesthetized Macaques” *Neuron* 70: 352-362.

Kuwahata, H, I. Adachi, K. Fujita, M. Tomonaga and T. Matsuzawa (2003), “Development of Schematic Face Preference in Macaque Monkeys” *Behavioral Processes* 66:17-21.

Laubichler, Manfred D. (2000), “Homology in Development and the Development of the Homology Concept” *American Zoologist* 40: 777-788.

Lee, Patricia L. M., Dale H. Clayton, Richard Griffiths, and Roderick D. M. Page (1996), “Does Behavior Reflect Phylogeny in Swiftlets (Aves: Apodidae)? A Test Using Cytochrome *b* Mitochondrial DNA Sequences” *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93: 7091-7096.

- Lee, Yunjo, Bradley Duchaine, Hugh R. Wilson, and Ken Nakayama (2010), "Three Cases of Developmental Prosopagnosia from One Family: Detailed Neuropsychological and Psychophysical Investigation of Face Processing" *Cortex* 46: 949-964.
- Lutz, Corrine K, Joan S. Lochard, Virginia M. Gunderson and Kimberly S. Grant (1998), "Infant Monkeys' Visual Responses to Drawings of Normal and Distorted Faces" *American Journal of Primatology* 44: 169-174.
- Martin-Malivel, J., and J. Fagot (2001), "Perception of Pictorial Human Faces by Baboons: Effects of Stimulus Orientation on Discrimination Performance" *Animal Learning and Behavior* 29: 10-20.
- McKone, Elinor, Nancy Kanwisher, and Bradley C. Duchaine (2006), "Can Generic Expertise Explain Special Processing for Faces?" *Trends in Cognitive Sciences* 11: 8-15.
- Morton, John and Mark H. Johnson (1991), "CONSPEC and CONLERN: A Two-Process Theory of Infant Face Recognition" *Psychological Review* 98: 164-181.
- Müller, Gerd (2003), "Homology: The Evolution of Morphological Organization". In: Gerd B. Muller and Stuart A. Newman (eds.), *The Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Biology*. (Cambridge, Massachusetts: The MIT Press), pp. 51-69.
- Myowa-Yamakoshi, Masako, Masami Yamaguchi, Masaki Tomonaga, Masayuki Tanaka y Tetsuro Mastsuzawa (2004), "Development of Face Recognition in Infant Chimpanzees (*Pan Troglodytes*)" *Cognitive Development*.
- Neiworth, J. J., J.M. Hassett, and C.J. Sylvester (2007), "Face Processing in Humans and New World Monkeys: The Influence of Experiential and Ecological Factors" *Animal Cognition* 10: 125-134.
- Overman, W.H., and R. W. Doty (1982), "Hemispheric Specialization Displayed by Man but not Macaques for Analysis of Faces" *Nueropsychologia* 20: 113-128.
- Owen, Richard, (1843), *Lectures on the comparative anatomy and physiology of the invertebrate animals*. London: Longman, Brown, Green and Longmans.

- Parr, L.A., J.T. Winslow, and W. D. Hopkins (1999), "Is the Inversion Effect In Rhesus Monkeys Face-Specific?" *Animal Cognition* 2:123-129.
- Parr, Lisa A, Matthew Heintz, and Unoma Akamagwuna (2006) "Three Studies of Configural Face Processing by Chimpanzees" *Brain and Cognition* 62: 30-42.
- Parr, Lisa A., Erin Hecht, Sarah K. Barks, Todd M Preuss y John R. Votaw (2009), "Face Processing in the Chimpanzee Brain" *Current Biology*19: 50-53.
- Pascalis, O, S. de Schonen, J. Morton, C. Deruelle y M. Fabre-Grenet (1995), "Mothers' Face Recognition by Neonates: A Replication and Extension" *Infant Behavior and Development* 18: 79-85.
- Pascalis, O., O. Petit, J.H. Kim and R. Campbell (1999), "Picture Perception in primates: The Case of Face Perception". In *Picture Perception in Animals*, Special Issue of *Current Psychology of Cognition* 18: 889-922.
- Pascalis, Olivier, Michelle de Haan, and Charles A. Nelson (2002), "Is Face Processing Species-Specific During the First Year of Life?" *Science* 296: 1321-1323.
- Pascalis, O., L.S. Scott, D.J. Kelly, R.W. Shannon, E. Nicholson, M. Coleman, and C.A. Nelson (2005), "Plasticity of Face Processing in Infancy" *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 5297-5300.
- Pascalis, Olivier and David J. Kelly (2009), "The Origins of Face Processing in Humans" *Perspectives on Psychological Science* 4: 200-209.
- Rajimehr, Reza, Jeremy C. Young, and Roger B.H. Tootell (2009), "An Anterior Temporal Face Patch in Human Cortex Predicted by Macaque Maps" *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 1995-2000.
- Remane, Adolf (1952), *Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- Scott, Lisa S., Olivier Pascalis and Charles A. Nelson (2007), "A Domain-General Theory of the Development of Perceptual Discrimination" *Current Directions in Psychological Science* 16: 197-201.

- Slater, A., G. Bremner, S.P. Johnson, P. Sherwood, R. Hayes y E. Brown (2000), "Newborn Infants' Preferences for Attractive Faces: The Role of Internal and External Facial Features" *Infancy* 1: 265-274.
- Striedter, Georg F. and R. Glenn Northcutt (1991), "Biological Hierarchies and the Concept of Homology" *Brain, Behavior and Evolution* 38: 177-189.
- Sugita, Yoichi (2009), "Innate Face Processing" *Current Opinion in Neurobiology* 19: 39-44.
- Tomonaga, Masaki (1994), "How Laboratory-Raised Japanese Monkeys (*Macaca Fuscata*) Perceive Rotated Photographs of Monkeys: Evidence for an Inversion Effect in Face Perception" *Primates* 35: 155-165.
- Tomonaga, Masaki (1999), "Inversion Effect in Perception of Human Faces in a Chimpanzee" *Primates* 40: 417-438.
- Tomonaga, Masaki (2007), "Visual Search for the Orientation of Faces by a Chimpanzee (*Pan Troglodytes*): Face-Specific Upright Superiority and the Role of Facial Configurational Properties" *Primates* 48: 1-12.
- Tsao, Doris Y., Sebastian Moeller, and Winrich A. Freiwald (2008), "Comparing Face Patch Systems in Macaques and Humans" *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 19514-19519.
- Tsao, Doris Y., Winrich A. Freiwald, Tamara A. Knutsen, Joseph B. Mandeville and Roger B. Tootell (2003), "Faces and Objects in Macaque Cerebral Cortex" *Nature Neuroscience* 6: 989-995.
- Wagner, Gunther (1989), "The Biological Concept of Homology" *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 51-69.
- Wagner, Gunther (2007), "The Developmental Genetics of Homology" *Nature Reviews: Genetics* 8: 473-479.
- Weiss, D.J., J.D. Kralik, and M.D. Hauser (2001), "Face Processing in Cotton-Top Tamarins (*Saguinus Oedipus*)" *Animal Cognition* 4: 191-205.

Wenzel, John W (1992), "Behavioral Homology and Phylogeny" *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 361-381.