

¿Es el lenguaje (complejo) el resultado de una transferencia genética entre neandertales y humanos modernos?

Did (complex) language appear because Neanderthals and modern humans interbred?

Antonio Benítez-Burraco (*)

RESUMEN

La reciente constatación de ADN neandertal en determinadas poblaciones humanas modernas sugiere un cruce limitado entre ambas especies. Esta transferencia genética pudo haber afectado a las capacidades cognitivas de los neandertales y justificar, en particular, que hubiesen tenido lenguaje moderno. Tal posibilidad se examina a la luz de las propias evidencias genéticas, pero también de las de tipo paleoantropológico y arqueológico utilizadas habitualmente para tratar de inferir la presencia de lenguaje en otras especies de homínidos. En conjunto, dichas evidencias parecen sugerir que el lenguaje complejo habría sido una adquisición exclusiva de los humanos modernos. Ello es compatible, no obstante, con una continuidad evolutiva de los diversos mecanismos biológicos y cognitivos implicados en el procesamiento lingüístico y en último término, con la presencia de algún tipo de lenguaje, computacionalmente más simple, en los neandertales.

ABSTRACT

The presence of Neanderthal DNA in some human genomes has been recently confirmed, and hence the feasibility of a (limited) interbreeding between Neanderthals and modern humans. We discuss if such a genetic transference could help to explain the cognitive profile of the formers, and particularly, if it could be used, along with other diverse lines of evidence (paleoanthropological and archaeological), to infer the possession of modern language by this species. Nevertheless, both the genetic data and the complementary evidences are suggestive of complex language plausibly being a human innovation. All the same, this possibility is still compati-

ble with the evolutionary continuity of the diverse biological and cognitive devices that contribute to language processing and ultimately, with the possibility of Neanderthals being endowed with some kind of (less computationally complex) language.

Palabras clave: Arqueología; Biolingüística; Cognición; Filogenia; Lenguaje moderno; Neandertales; Paleoantropología; Paleártico occidental; Pleistoceno superior.

Key words: Archaeology; Biolinguistics; Cognition; Modern language; Neanderthals; Paleoanthropology; Phylogeny; Upper Pleistocene; Western Palaearctic.

1. INTRODUCCIÓN

Empleamos las expresiones ‘lenguaje moderno’ o ‘lenguaje complejo’ para referirnos a un sistema de representación (y en último término, de comunicación) capaz de llevar a cabo representaciones desplazadas en el tiempo y el espacio, pero también otras que carecen de correlato real (Jerison 1985; Bickerton 1990; Dennett 1996). La particularidad de dicho sistema es el uso de secuencias de símbolos organizados según una estructura jerárquica y recursiva, las cuales incluyen además determinados tipos de dependencias entre elementos distantes (relaciones anafóricas, de control, etc.) (Chomsky 1965, 1980; Baker 2001; Hauser *et al.* 2002).

Green *et al.* (2010) han demostrado que el genoma de las poblaciones humanas no africanas contiene entre un 1-4% de ADN neandertal. Ello sugiere un reducido intercambio genético entre neandertales y humanos anatómicamente modernos (en adelante, HAM), acaecido probablemente hace entre 100 y 50 Ka (1 Ka = 1.000 años). La posibilidad de que los neandertales hubiesen te-

(*) Dpto. de Filología Española y sus didácticas. Área de Lengua Española, Facultad de Humanidades. Campus de ‘El Carmen’, Universidad de Huelva. Avda. de las Fuerzas Armadas s/n. 21071 Huelva. España.

Correo e.: antonio.benitez@dfesp.uhu.es

Recibido 27-VI-2011; aceptado 28-IX-2011.

nido lenguaje moderno o complejo viene siendo uno de los debates más intensos en el campo de la Paleoantropología y áreas afines, como la Prehistoria o la Biolingüística. Numerosos autores (d'Errico 2003; Trinkaus 2007; d'Errico 2008, 2009; d'Errico y Vanhaeren 2009; Roebroeks y Verpoorte 2009) han defendido esta hipótesis que, en lo fundamental, resulta de inferencias a partir del examen de evidencias del registro fósil y arqueológico. Entre las más relevantes están las que sugerirían que estos homínidos habrían contado con una capacidad de conceptualización de carácter simbólico. En general, se reconoce que es factible pensar en ausencia de lenguaje (moderno) (Carruthers 2002). Sin embargo se considera imposible desarrollar prácticas simbólicas complejas sin su concurso. Por ejemplo, McBrearty y Brooks (2000: 486) afirman con rotundidad que *abstract and symbolic behaviors imply language* (una discusión complementaria en apartado 3.2). Como indicadores de esa capacidad de simbolización suelen citarse algunas prácticas funerarias (Grün y Stringer 2000; d'Errico *et al.* 2003; Frayer *et al.* 2006), el uso de pigmentos (d'Errico y Soressi 2002; Zilhão *et al.* 2010), la creación de objetos decorados con diseños geométricos (Bednarik 2006) o la confección de ornamentos corporales en forma de piezas perforadas (Trinkaus 2007; Zilhão *et al.* 2010).

Una importancia no menor suele adjudicarse a los restos relacionados con el aparato fonador, las estructuras del habla y el aparato auditivo. En particular, las reconstrucciones realizadas por Boë *et al.* (1999; Boë *et al.* 2002) sugerirían que, en los neandertales, la posición de la laringe y su longitud en relación con el tracto supralaríngeo no diferirían de las observadas en determinados grupos humanos (fundamentalmente, en mujeres y niños). Asimismo, y según los palatogramas reconstruidos al efecto, el espacio de vocalización tampoco sería sustancialmente distinto del característico de los HAM. Por otro lado, la reconstrucción del oído externo y medio a partir de restos fósiles (y en último término, la recreación de los correspondientes audiogramas) ha llevado a concluir que las capacidades auditivas modernas estarían ya presentes, cuando menos, desde el *Homo heidelbergensis* (Martínez *et al.* 2004; Martínez *et al.* 2008; Martínez Mendizábal y Arsuaga 2009).

Como evidencias adicionales de la existencia de lenguaje complejo en los neandertales estarían

las indicativas de la denominada 'modernidad conductual': la presencia de ciertos productos marinos en la dieta (Stringer *et al.* 2008), los desplazamientos por mar abierto (van der Geer *et al.* 2006), el uso habitual de restos vegetales (Lev *et al.* 2005) o la utilización compleja de lugares de asentamiento (Henry *et al.* 2004).

Un último aspecto especialmente relevante concerniría a la propia naturaleza de la cultura neandertal, y no tanto a su eventual complejidad, *per se* (Mithen 2006), sino a la posibilidad de que hubiese tenido una naturaleza innovadora y hubiese atravesado, por consiguiente, etapas de complejidad creciente. La controversia fundamental a este respecto concierne al Chatelperroniense y a otras culturas equivalentes en diversas regiones europeas, como el Uluzzense, el Szeletense o el Bohuniciense (d'Errico *et al.* 1998; d'Errico 2003; d'Errico *et al.* 2003). Si por cultura (moderna) entendemos un modelo de cambio continuado y retroalimentado, parece razonable adjudicar al lenguaje (moderno) el papel de motor fundamental de dichos cambios, al permitir explorar virtualmente nuevas opciones y transmitir el resultado de dichas exploraciones de modo eficaz, rápido e inmediato (Dennett 1995, 1996).

Sin embargo, otros muchos autores defienden que el lenguaje complejo sería una adquisición exclusiva de nuestra especie. Aducen que las evidencias indicativas del llamado comportamiento moderno, tal como se caracterizaron antes, solo pueden adjudicarse legítimamente a los HAM, en especial si se tiene en cuenta su abundancia relativa y la sistematicidad de su aparición en el registro arqueológico. Así, en particular, las reconstrucciones alternativas a las de Boë *et al.* de la estructura del aparato fonador parecen sugerir que en los neandertales la posición de la laringe, las proporciones relativas de las cavidades oral (horizontal) y supralaríngea (vertical) y la propia conformación del tracto supralaríngeo habrían limitado su capacidad articulatoria, impidiendo, en concreto, la generación de sonidos fundamentales en el habla humana (Lieberman *et al.* 1972; Lieberman 2003; Martínez y Arsuaga 2009). Asimismo, numerosos investigadores sostienen que objetos simbólicos abundantes y de naturaleza variada solo aparecen asociados regularmente a los HAM, en Europa y África (McBrearty y Brooks 2000; Mellars 2002). Por otro lado, en los enterramientos de los neandertales se advierte una ausencia casi generalizada de ofrendas mor-

tuorias (Mellars 1996a; d'Errico 2003). Ello parecería cuestionar su valor simbólico, al menos en el sentido de remitir a la creencia en una vida de ultratumba. Consecuentemente, se ha sugerido que su función podría ser solo higiénica o constituir un reflejo de vínculos sociales o emocionales (Mithen 1996; Mellars 1996a; Tattersall 1998; Rivera 2010). Además, los propios defensores de que los neandertales utilizaron pigmentos reconocen que su uso era mucho menos selectivo que entre los HAM (d'Errico 2003). Incluso han llegado a cuestionar que la presencia de restos de manganeso en los yacimientos musterienses europeos implique *per se* un comportamiento simbólico (d'Errico *et al.* 2003), puesto que los pigmentos podrían haberse dedicado a otras funciones, como el tratamiento de pieles animales (Cârciumaru *et al.* 2002). A su vez, la confección y empleo de ornamentos perforados son muy recientes en el tiempo: en general, su aparición coincide con el final del Musteriense (d'Errico 2003). Mithen (2006: 251) afirma taxativamente que *we can be confident that the Neanderthals did not manufacture material symbols*. Por fin, el posible dinamismo que implicaría la aparición del Chatelperroniense se ha rebajado sustancialmente, al sugerirse que podría resultar de un proceso de aculturación de los neandertales, que imitaron o emularon la tecnología de los HAM con los que entraron en contacto en la última etapa de su existencia como especie (Klein 2003; Coolidge y Wynn 2004; Mellars 2005)(1). Tampoco se descarta que los objetos asociados a este nivel no hubieran pertenecido realmente a los primeros (Bar-Yosef y Bordes 2010; Higham *et al.* 2010; Mellars 2010). Como resume Mithen (2006: 229), *objects made by Neanderthals and their immediate ancestors that have been claimed to have symbolic significance [...] are so rare, so varied in nature, and so unconvincing, that basing in an argument for symbolic thought and language on their existence –as some do– is frankly bizarre*. Se prefiere, por consiguiente, la posibilidad de que esta especie hubiese tenido un lenguaje más simple, de carácter protosintáctico, en esencia, carente de propiedades formales básicas del lenguaje moderno, como la jerarquía o la recursividad, y cuya supuesta 'sintaxis' habría

respondido a criterios eminentemente semánticos (Mellars 1996b, 1998; Mithen 1996, 2006, 2007). En realidad, y por las razones que se argüirán en el apartado 3.2, es posible que este tipo de evidencias (simbolismo, estructura del aparato fonador, etc.) tenga un valor relativo a la hora de inferir la existencia de lenguaje moderno.

Como cabría imaginar, las evidencias de carácter genético han estimulado todavía más el debate acerca de las capacidades lingüísticas de los neandertales, una vez que parece plausible la existencia de genes implicados en la regulación del desarrollo y el funcionamiento de los centros neuronales encargados del procesamiento lingüístico (revisado en Benítez-Burraco 2009). Esta posibilidad viene corroborada por dos conjuntos de evidencias diferentes pero necesariamente complementarias. En primer lugar, toda una línea de análisis e interpretación del proceso de adquisición del lenguaje (fundamentalmente de tradición psico-lingüística) sugiere que el conocimiento que el individuo adulto posee acerca de su lengua no puede explicarse únicamente como el resultado de un proceso de aprendizaje inductivo a partir de los estímulos lingüísticos a los que se ve expuesto durante el desarrollo. Ello ha llevado a defender el carácter (parcialmente) innato de la facultad del lenguaje (en adelante, FL) (Chomsky 1980; Fodor y Crowther 2002), entendida como la capacidad de la mente/cerebro para adquirir una lengua y usarla (Chomsky 1980; Lust 2006) (apartado 3.2). En último término, se ha postulado un 'genotipo lingüístico', caracterizado como *that part of our genetic endowment that is relevant for our linguistic development* (Anderson y Lightfoot 1999: 702). La hipótesis del innatismo lingüístico ha llevado incluso a plantearse si la aparición del lenguaje en términos evolutivos podría ser consecuencia de la mutación de uno o más genes específicos relacionados con el desarrollo del cerebro. El propio Chomsky (1988: 183) señalaba que *Perhaps at some time hundreds of thousands of years ago, some small change took place, some mutation took place in the cells of prehuman organisms. And for reasons of physics which are not yet understood, that led to the representation in the mind/brain of the mechanisms of discrete infinity, the basic concept of language and also of the number system*.

Un segundo conjunto de evidencias que corrobora la hipótesis de que los genes ejercen un papel relevante en el desarrollo de la FL lo cons-

(1) Las importantes implicaciones neurobiológicas del carácter estático o dinámico de las culturas asociadas a neandertales y HAM se discuten en los apartados 2.2. y 3.2.

tituyen los numerosos trastornos cognitivos que, en principio, solo afectan a la capacidad lingüística del individuo y que poseen un carácter hereditario (Bishop y Leonard 2001; Benítez-Burraco 2009: 83-227). En los últimos años ha sido posible clonar y caracterizar varios de los genes que aparecen mutados en los individuos afectados por dichos trastornos. Estudios de carácter estructural y funcional han corroborado el importante papel que los productos que codifican desempeñan en el sistema nervioso central, al regular, entre otros aspectos, el desarrollo y el funcionamiento de las áreas cerebrales implicadas en el procesamiento del lenguaje (Benítez-Burraco 2009: 98-177). Como cabría esperar, los genes cuya mutación afecta simultáneamente al lenguaje y a otros aspectos de la cognición son mucho más numerosos (Benítez-Burraco 2009: 88-94, 177-234)(2).

Lo realmente significativo desde el punto de vista que nos ocupa es que varios de estos genes han sido objeto de una selección positiva en nuestro linaje evolutivo. En particular, las secuencias de las proteínas que codifican presentan diferencias con las proteínas homólogas existentes en las restantes especies de primates superiores. Es lo que sucede, p. ej., con dos de los genes candidato para la dislexia, un trastorno plausiblemente causado por un déficit en la capacidad de procesamiento fonológico (sus aspectos etiológicos, neurobiológicos y genéticos se revisan en Ramus *et al.* 2003; Shaywitz y Shaywitz 2005; Benítez-Burraco 2010). En particular, la secuencia codificadora del gen *DYX1C1*, que parece intervenir en la regulación de la migración radial de determinadas poblaciones neuronales (Wang *et al.* 2006; Rosen *et al.* 2007), tiene 7 diferencias con la correspondiente al gen homólogo del chimpancé, y 3 de ellas constituyen cambios no sinónimos, es decir, dan lugar a un cambio en la secuencia aminoacídica (Taipale *et al.* 2003). Por su parte, la variante humana de la proteína ROBO1 tiene 7 aminoácidos diferentes cuando se compara con la del chimpancé (Hannula-Jouppi

et al. 2005) y es la que parece estar implicada en la regulación del crecimiento de los axones, tanto de los interhemisféricos (Hannula-Jouppi *et al.* 2005; McGrath *et al.* 2006) como posiblemente, de los que proyectan fuera del córtex cerebral, en especial hacia el tálamo (Bagri *et al.* 2002). La tasa de selección de este gen, si bien no es muy elevada, casa con la advertida en otros genes que se expresan en el cerebro y que han sufrido una selección positiva durante nuestra reciente historia evolutiva (Dorus *et al.* 2004). Es significativo que el patrón de maduración de su ARNm se ha visto también modificado en la línea evolutiva que conduce a la especie humana, una vez producida la separación de la que dio lugar a los primates superiores (Calarco *et al.* 2007).

En este contexto, los datos obtenidos por Krause *et al.* (2007), que confirmaban la presencia en los neandertales de la variante moderna de la secuencia codificadora del gen *FOXP2* (el ‘gen del lenguaje’ por antonomasia), se han interpretado como una prueba adicional (y para muchos definitiva) que corroboraría la hipótesis de que los neandertales habrían tenido lenguaje moderno (Trinkaus 2007; d’Errico y Vanhaeren 2009: 38; Martínez Mendizábal y Arsuaga 2009: 13; Bermúdez de Castro 2010: 110; Frayer *et al.* 2010: 113; Rosas 2010: 85). En su trabajo, los propios Krause *et al.* sopesaban si la presencia de la secuencia moderna del gen en las dos especies podría ser consecuencia de una transferencia genética entre ambas. Descartaban esta hipótesis (Krause *et al.* 2007: 977) precisamente ante la falta de evidencias genéticas de un cruce entre neandertales y HAM, prefiriendo un escenario donde los cambios acaecidos en la secuencia del gen y el subsiguiente barrido selectivo habrían tenido lugar en el antecesor común a estas dos especies, hace entre 300 y 400 ka. La hipótesis principal defendida por Krause *et al.* obviaba, asimismo, otros escenarios evolutivos alternativos, verosímiles pero quizás más improbables (se discuten en Benítez-Burraco *et al.* 2008; Ptak *et al.* 2009), en particular que las mutaciones ‘modernas’ se hubiesen fijado en los neandertales en respuesta a presiones selectivas diferentes a las que habrían contribuido a fijarlas en los HAM, aunque seguramente relacionadas con la función que el gen desempeña en el control de la vocalización (Bolhuis *et al.* 2010; Kelley y Bass 2010; White 2011) y acaso vincula-

(2) Por las razones que se discutirán en el apartado 3.1, no parece adecuado descartar estos genes si realmente se pretende caracterizar ese supuesto ‘genotipo lingüístico’. Dichas razones vuelven también poco plausible que haya ‘genes del lenguaje’, *stricto sensu*, es decir, genes encargados de regular solo el desarrollo y el funcionamiento de áreas cerebrales responsables en exclusividad del procesamiento de estímulos lingüísticos (‘áreas del lenguaje’) y cuya mutación, afectando a la integridad estructural y/o funcional de tales áreas, daría lugar a síntomas únicamente lingüísticos.

das al desarrollo y/o el funcionamiento de alguna de índole cuasi-musical (Mithen 2006).

Como se discutirá en los apartados 2.2 y 3.1, la mera presencia de la variante moderna del gen en los neandertales no es suficiente para inferir la existencia de lenguaje complejo en ellos. A la luz de cómo suceden realmente los procesos de desarrollo, no hay una relación directa entre el genotipo y el fenotipo (tampoco en términos evolutivos). Además, si bien *FOXP2* es un gen relevante para el desarrollo de algunas estructuras neuronales implicadas en el procesamiento del lenguaje, no es, a todas luces, 'el gen del lenguaje' desde el punto de vista ontogenético (Benítez-Burraco 2005, 2008a, 2008b; Vargha-Khadem *et al.* 2005; Longa 2006; Fisher y Scharff 2009), ni tampoco puede serlo desde el punto de vista filogenético (Benítez-Burraco y Longa 2011). Ni siquiera están claras las ventajas que las mutaciones 'modernas' del gen habrían proporcionado a nuestra propia especie en términos evolutivos. Se ha sugerido que podrían haber contribuido indistintamente a: (i) amplificar las funciones asociadas inicialmente al área de Broca (facilitando la emergencia de la sintaxis y/u optimizando el procesamiento fonológico y/o la memoria de trabajo verbal) y/o (ii) reclutar el área de Broca para el control del lenguaje hablado y/o (iii) optimizar el control de las tareas secuenciales por parte de los ganglios basales (Enard *et al.* 2002a; Corballis 2004; Krause *et al.* 2007).

Una de las razones que cuestionan la validez de la ecuación '*FOXP2* = lenguaje' (y en general, la ecuación 'un gen = un carácter') es el presumible carácter poligénico del lenguaje. Como acertadamente señalan Fisher y Scharff (2009: 173), *it is worth emphasizing that because language is clearly underpinned by multifactorial influences, the status of a single gene in ancient DNA is insufficient to resolve long-standing debates over linguistic capacities of our extinct ancestors*. Precisamente, Green *et al.* (2010) han detectado un flujo de ADN entre neandertales y HAM que ha involucrado a numerosos genes y a todo tipo de secuencias reguladoras de la expresión génica. Esta importante constatación casa con algunas evidencias anteriores (fundamentalmente de índole morfológica) que parecían sugerir la plausibilidad de una hibridación entre ambas especies (Smith y Trinkaus 1991; Duarte *et al.* 1999; Trinkaus 2005). Y es de especial rele-

vancia respecto a algunas hipótesis que sugieren que dicho cruce podría haber contribuido específicamente a modificar sus respectivas capacidades cognitivas. Hawks *et al.* (2007), p. ej., han defendido explícitamente que la cognición de los HAM podría haberse visto influida por material genético procedente de homínidos arcaicos, en particular, de los propios neandertales. Según Trinkaus (2005: 221), "[t]here has been little consideration of the biological implications of what we perceive as mosaic morphology [en los HAM tempranos]. These were functioning organisms. The combinations of features observed paleontologically must have been biologically integrated to some degree. Thus, the mosaics can be investigated profitably in terms of their paleobiological implications. El lenguaje parece un candidato lógico, máxime si tenemos en cuenta las evidencias (eminentemente arqueológicas, pero también paleoantropológicas) ya discutidas. Cabe plantearse, por consiguiente, si la transferencia genética entre HAM y neandertales documentada por Green *et al.* habría permitido soslayar el problema que planteaba el carácter poligénico del lenguaje, justificando la existencia de lenguaje moderno en estos últimos.

Creemos, sin embargo, que no tendría por qué ser así. En el apartado 2 se discuten algunas razones para ello derivadas de los propios datos genéticos obtenidos por Green *et al.* (2010). En el apartado 3 presentamos otras más generales por las que dicha hipótesis podría no resultar plausible. Las de índole biológica (apartado 3.1) cuestionan, en lo fundamental, que los genes deban considerarse agentes causales primarios de los procesos de desarrollo y, por consiguiente, que su modificación sea la única causa de la aparición de los fenotipos innovadores en términos evolutivos. La revisión (apartado 3.2) del genuino valor de las evidencias paleoantropológicas y arqueológicas utilizadas habitualmente para inferir la presencia de lenguaje moderno (en nuestra especie, pero también en otras especies extintas emparentadas con la nuestra) aconseja buscar otras evidencias alternativas que pueden resultar más informativas y analizar las ya consideradas desde otro punto de vista, más relevante en términos lingüísticos. Ello nos llevará (apartado 4) a defender el lenguaje moderno como una adquisición de nuestra especie y a esbozar un posible modelo de evolución del lenguaje (Balari *et al.* 2011; Balari *et al.* e.p. para un tratamiento más

detallado) que nos parece compatible con el conjunto de evidencias discutidas y que, en particular, no entraría en contradicción con las posibles consecuencias de las transferencias genéticas acaecidas entre nuestra especie y otras especies de homínidos extintas(3).

2. POSIBLES IMPLICACIONES DEL CRUCE ENTRE NEANDERTALES Y HAM PARA LA APARICIÓN DEL LENGUAJE MODERNO

2.1. Sobre la introgresión de ADN neandertal en los HAM no africanos

El análisis de Green *et al.* detecta específicamente una introgresión de un 1-4% de material genético neandertal en determinadas poblaciones humanas. Sin embargo faltan evidencias directas de que el intercambio ocurriera también a la inversa: *we detect gene flow from Neandertals into modern humans but no reciprocal gene flow from modern humans into Neandertals (...) gene flow between different populations need not be bidirectional* (Green *et al.*, 2010: 721). Si el escenario hubiese sido estrictamente unidireccional, la hipótesis de partida solo podría ser que habrían sido los neandertales los que habrían poseído un lenguaje complejo y que nuestra especie lo habría adquirido como resultado de la introgresión del ADN neandertal. La evolución de la cognición de los HAM ha podido verse influida por la entrada de material genético procedente de homínidos arcaicos, y en concreto, de los propios neandertales (Hawks *et al.* 2007). Ahora bien, teniendo en cuenta la naturaleza de las evidencias arqueológicas, y paleoantropológicas, relacionadas con el lenguaje asociadas a ambas especies (apartado 1), la hipótesis anterior no puede sostenerse (también Mellars 2005; Klein 2009). Además resulta incompatible con la propia naturaleza de la FL tal como se manifiesta en las poblaciones africanas de HAM. Una hipótesis aceptada por (casi) todos los lingüistas, derivada del análisis

de la estructura de las lenguas humanas, es que todas poseen una complejidad semejante y responden a un diseño en gran medida común (Chomsky 1980; Baker 2001, entre otros muchos). En ausencia de procesos patológicos (adquiridos o ligados al desarrollo), se acepta también (casi) unánimemente que el proceso de adquisición del lenguaje es semejante en todos los individuos (cuando menos, en términos de la capacidad alcanzada y de los hitos superados) (Lust 2006). De ahí que cualquier ser humano sea capaz de adquirir cualquier lengua si se ve expuesto a ella en las condiciones apropiadas. Como señala Slobin (2006: 299), *The starting assumption is that these processes [los implicados en la adquisición del lenguaje] are universal to the species, and that all languages are learnable in the first several years of life, as those processes are brought into play in the course of language acquisition. Several centuries of child language research confirm striking parallels in the rate and stages of development, independent of language type, modality (spoken or signed), and sociocultural setting.* En consecuencia, todas las poblaciones humanas modernas, africanas o no, deben estar dotadas de una FL (casi) idéntica. Incluso en el improbable supuesto de que los neandertales hubiesen poseído lenguaje moderno, las hipotéticas mutaciones responsables de la presencia del lenguaje complejo en nuestro linaje no podrían encontrarse en la porción del genoma que los HAM no africanos habrían recibido de los neandertales, puesto que la FL moderna es también propia de las poblaciones no africanas, que no han recibido dicho material. En definitiva, el cruce entre ambas especies resultaría irrelevante a este respecto.

2.2. Sobre la posible introgresión de ADN de los HAM no africanos en los neandertales

El escenario alternativo resulta mucho más atractivo: la transferencia de material genético desde una especie con lenguaje moderno (la nuestra) habría permitido adquirirlo a otra carente de él (los neandertales). Aunque faltan evidencias directas al respecto, es esperable que, en las condiciones en que se encontraron los neandertales y los antecesores de los HAM no africanos, se hubiese producido asimismo un flujo de mate-

(3) Tales transferencias no estarían limitadas a las consecuencias del cruce con los neandertales. Reich *et al.* (2010), p. ej., han encontrado en los HAM de origen melanesio entre un 4-6% de ADN procedente de los 'denisovanos', un grupo de homínidos que compartiría con los neandertales un antecesor común.

rial genético desde estos últimos a los primeros. Según Green *et al.* (2010: 721) [a] *detectable gene flow is predicted to almost always be from the resident population into the colonizing population, even if gene flow also occurred in the other direction*. En principio, las evidencias arqueológicas utilizadas tradicionalmente para atestiguar la presencia de lenguaje complejo en los neandertales (apartado 1) podrían corroborar esta posibilidad: ausentes durante buena parte de su historia, aparecen (con las salvedades discutidas en dicho apartado) durante las postrimerías de su presencia en el continente eurasiático, en un momento que podría ser compatible con el del evento de transferencia de ADN entre las dos especies. Según Green *et al.* (2010: 721): [T]he gene flow between Neandertals and modern humans that we detect [...] may be explained by mixing of early modern humans ancestral to present-day non-Africans with Neandertals in the Middle East before their expansion into Eurasia. Such a scenario is compatible with the archaeological record, which shows that modern humans appeared in the Middle East before 100,000 years ago whereas the Neandertals existed in the same region after this time, probably until 50,000 years ago.

Cabe hacer varias objeciones a la hipótesis anterior. La atribución de estas evidencias arqueológicas modernas tardías a los neandertales no es aceptada de modo unánime (Bar-Yosef y Bordes 2010; Higham *et al.* 2010; Mellars 2010). En segundo lugar, tampoco está claro si representan una genuina innovación neandertal o resultan de un proceso de aculturación derivado de la imitación o la emulación (Coolidge y Wynn 2004) de modos de comportamiento de los HAM (Mellars 2005). Se ha sugerido que las culturas estáticas (como la neandertal) dependerían de capacidades cognitivas vinculadas a esquemas mentales almacenados en memorias a largo plazo, mientras que las dinámicas (como las asociadas a los HAM) demandarían una memoria de trabajo potenciada (Coolidge y Wynn 2005). Como discutiremos en el apartado 3.2, esta memoria de trabajo potenciada podría constituir un requisito imprescindible para la existencia de una FL moderna. Por consiguiente, si no cupiera hablar legítimamente de una dinamización de la cultura neandertal en este período, podría descartarse asimismo que se hubiesen producido en los neandertales modificaciones neurobiológicas (y en

último término cognitivas) significativas para el lenguaje, relacionadas hipotéticamente con la transferencia de material genético desde los HAM. En tercer lugar, suele aceptarse que dichas evidencias modernas se asocian al registro neandertal desde hace solo unos 40 ka, coincidiendo con la emergencia del Chatelperroniense y de culturas equivalentes en otras zonas de Europa (apartado 1; d'Errico *et al.* 1998; Langley *et al.* 2008). Existiría, por consiguiente, un desajuste significativo (de entre 10 y 60 ka, según el intervalo cronológico sugerido por Green *et al.* para el evento de introgresión) entre la pretendida adquisición de una FL moderna por parte de los neandertales a causa de su cruce con los antecesores de las poblaciones no africanas de HAM y las primeras evidencias (supuestamente) concluyentes de la posesión del lenguaje moderno. Aunque se han aportado evidencias algo más antiguas de la defendida presencia de lenguaje moderno en los neandertales, en particular, de simbolismo (Zilhão *et al.* 2010 para ornamentos perforados datados hace unos 50 ka; Balari *et al.* 2008), aquel desajuste podría seguir siendo real. No se observan, p. ej., tales evidencias indicativas de un cambio en la cultura neandertal en la cueva de Mezmaiskaya (Rusia) (Golovanova *et al.* 1999), a pesar de que el ejemplar que vivió allí hace entre 60 y 70 ka posee una constitución genética sustancialmente idéntica a los más modernos encontrados en localizaciones más distantes: dos de los tres ejemplares de Vindija (Croacia) datan de hace 38.310 ± 2.130 y 44.450 ± 550 años; el de El Sidrón (Asturias, España), de hace ~49.000 años; y el del valle de Neander (Alemania), de hace ~42.000 años (Green *et al.* 2010: 711, 713). En particular, su tasa de divergencia con relación al genoma de referencia humano es muy semejante a la que manifiestan dichos ejemplares (en torno al 12,7%) (Green *et al.* 2010: 713; tabs. S11, S26 y S27; apartado 10 del material suplementario, pp. 57-69). Cabe suponer, por consiguiente, que también él se habría visto afectado por la supuesta transferencia de ADN desde los HAM no africanos. Este escenario está sujeto, por un lado, al alcance en términos demográficos de la (esperable, pero no demostrada) introgresión de material genético desde los HAM a los neandertales, puesto que desconocemos si, como ocurrió con los HAM africanos, algunas poblaciones neandertales no se vieron afectadas por dicho evento. No obstante, la homogeneidad ge-

nética antes mencionada parece sugerir que pudo no haber sido así. Según Green *et al.* (2010: 713) *these estimates* [acerca de la divergencia media entre las secuencias de ADN de neandertales y HAM] *are relatively uncertain due to the limited amount of DNA sequence data*.

No obstante, existiría un segundo grupo de razones, de carácter específicamente genético, que impedirían que una (limitada) transferencia de ADN desde los antecesores de los HAM no africanos a los neandertales implicase necesariamente la presencia en estos últimos de lenguaje moderno. En el apartado 1 apuntábamos que el lenguaje debe considerarse un fenotipo poligénico. Actualmente se sabe que determinadas mutaciones acaecidas en la secuencia de algunos de los genes implicados en la regulación del desarrollo de su sustrato neuronal han sido objeto de una selección positiva en el linaje humano, por lo que han debido contribuir a la aparición de una FL moderna. Sin embargo, es más que probable que algunas de ellas se hayan producido, y hayan sido seleccionadas, tras nuestra separación de la línea evolutiva que dio lugar a los neandertales. Los datos obtenidos por Green *et al.* resultan, una vez más, especialmente ilustrativos a este respecto. Por ejemplo, *ASPM* y *MCPHI* son dos de los genes que han experimentado cambios no sinónimos segregantes en nuestra especie, de manera que los neandertales presentan la variante ancestral (esto es, la existente en el chimpancé) (Green *et al.* 2010: 77 material suplementario). Ambos genes están implicados en la regulación del volumen cerebral. Su mutación se ha propuesto como una de las causas que explicarían el aumento del índice de encefalización observado en nuestro clado (Benítez-Burraco 2007). Es probable que este proceso haya desempeñado un papel más relevante de lo inicialmente creído en la evolución del sustrato neuronal del lenguaje y, en último término, en la aparición de una FL moderna. La razón fundamental es que una de las consecuencias de la ganancia de tamaño por parte de un cerebro es precisamente el aumento de la memoria de trabajo. Ello habría resultado crucial para la aparición de un sistema computacional como el que caracteriza al lenguaje moderno (apartado 3.2; más detalles en Balari y Lorenzo 2009; Balari *et al.* 2011; Balari *et al.* e.p.), además de explicar el dinamismo de la cultura asociada a los HAM (*supra* y apartado 3.2).

Bajo la hipótesis que estamos cuestionando, los fragmentos de ADN transferidos a los neandertales por los antecesores de los HAM no africanos tendrían que haber contenido la totalidad de las innovaciones específicamente humanas relevantes para el lenguaje. Incluimos, en particular, todas las que hubiesen afectado a los mecanismos pre- y postranscripcionales de regulación de la expresión de los genes relacionados con el desarrollo de su sustrato neuronal. Ello implicaría también a la totalidad de los genes que codifican sus dianas fisiológicas, así como a sus correspondientes mecanismos reguladores, que deberían presentar la variante moderna. Pues bien, ni siquiera en el caso de *FOXP2* se tiene la certeza de que los neandertales hubiesen contado con la variante derivada de tales mecanismos y dianas, bien por estar ya en el antecesor común a neandertales y HAM, bien por formar parte del material genético supuestamente recibido de estos últimos. La importancia de este hecho no puede subestimarse. Los análisis de la red reguladora en la que se integra el gen (Spiteri *et al.* 2007; Vernes *et al.* 2007; Konopka *et al.* 2009) señalan que algunas de sus dianas han sido objeto de selección positiva en nuestro linaje. Asimismo la mutación de varias dianas del gen da lugar en nuestra especie a trastornos cognitivos que afectan al lenguaje, como ocurre con el gen *CNTNAP2* en relación con el trastorno específico del lenguaje (TEL) (Vernes *et al.* 2008) o el autismo (Alarcón *et al.* 2008; Bakkaloglu *et al.* 2008; Benítez-Burraco 2011). Y en los denisovanos, cuando menos, se observa un cambio no sinónimo en la secuencia de la proteína *CNTNAP2* con relación a la variante humana (Meyer *et al.* 2012). Consecuentemente, la relevancia del análisis del estatus (ancestral o derivado) de tales dianas es equiparable al del propio gen *FOXP2* a la hora de dilucidar la trayectoria evolutiva del lenguaje (y por inclusión, la cuestión específica que aquí nos ocupa). Sin tener, por el momento, evidencia alguna acerca de la naturaleza precisa del material genético transferido (y solo indicios indirectos de la plausibilidad de dicha transferencia), no estamos en condiciones de determinar las consecuencias que esta introgresión habría tenido para la cognición ¿y el lenguaje? neandertales.

Por otro lado, con independencia de cuál hubiese sido finalmente la naturaleza del material genético recibido por los neandertales, seguiría habiendo importantes diferencias a este nivel en-

tre dicha especie y los HAM (africanos o no). Este es otro de los resultados de especial relevancia del trabajo de Green *et al.* (2010: 713): *the divergence of the Neandertal genome to the human reference genome is greater than for any of the present-day human genomes*. Así, mientras que *a comparison to any single present-day human genome reveals that 89% of the detected duplications are shared with Neandertals* [t]his is lower than the proportion seen between present-day humans (around 95%) (Green *et al.* 2010: 716). Del mismo modo, *the proportion of derived alleles is 30,6% in the Yoruba, 29,8% in the Han Chinese, 29,7% in the French, 29,3% in the Papuan, 26,3% in the San, and 18,0% in Neandertals* (Green *et al.* 2010: 718, el énfasis es nuestro). En todos los ejemplares neandertales analizados son casi un centenar los genes que presentan la variante ancestral en una (o incluso en dos) posiciones de su secuencia codificadora y que, en cambio, exhiben la variante derivada en todas las poblaciones humanas, africanas o no. Según Green *et al.* (2010: 77-78 material suplementario) este número no hará sino incrementarse en el futuro: *once the Neandertal genome is sequenced to higher coverage, we expect to approximately triple the number of amino acid sequence changes that rose to fixation in the modern human lineage after divergence from Neandertals*. Cuando se consideran los cambios no sinónimos segregantes, el número de genes potencialmente relevantes, que presentan la secuencia ancestral en los neandertales, es mucho mayor (Green *et al.* 2010: 77 material suplementario).

Igualmente significativo es que *a number of potential regulatory substitutions (...) are fixed in present-day humans but not Neandertals* (Green *et al.* 2010: 715). La importancia que posee en términos evolutivos la modificación de las secuencias reguladoras de la expresión génica es bien conocida desde hace tiempo (p. ej. Britten y Davidson 1971). También lo es que los cambios más significativos experimentados en nuestro linaje evolutivo por los mecanismos reguladores del desarrollo cerebral parecen haber afectado fundamentalmente al transcriptoma y no tanto al genoma (y consecuentemente, al proteoma) (Enard *et al.* 2002b; Khaitovich *et al.* 2006; Sikelä 2006; Vallender *et al.* 2008; Varki *et al.* 2008). En concreto, se ha detectado un elevado número de señales de selección positiva en secuencias no

codificadoras relacionadas con el desarrollo y la función del cerebro (Prabhakar *et al.* 2006; Haygood *et al.* 2007). Los análisis de ontología génica de Green *et al.* ponen de manifiesto, en particular, que algunos de los genes que han experimentado cambios en sus regiones 3' no traducidas tras nuestra separación de los neandertales están implicados en la morfogénesis de las dendritas (Green *et al.* 2010: 75 material suplementario y tab. S31, p. 85).

Finalmente, son también llamativas las diferencias que se advierten entre HAM y neandertales en relación con las regiones que han experimentado una evolución acelerada en nuestra especie (HARs, de *human accelerated regions*): *Changes in the HARs tend to predate the split between Neandertals and modern humans* [si bien] *we also identified 51 positions in 45 HARs where Neandertals carry the ancestral version whereas all known present-day humans carry the derived version. These represent recent changes that may be particularly interesting to explore functionally* (Green *et al.* 2010: 715, el énfasis es nuestro). Por ejemplo, de un total de 212 regiones con evidencias de un barrido selectivo en nuestra especie, *the region with the strongest statistical signal contained a stretch of 293 consecutive SNP positions in the first half of the gene AUTS2 where only ancestral alleles are observed in the Neandertals* (Green *et al.* 2010: 717, el énfasis es nuestro). Este gen está mutado en algunos individuos aquejados de autismo (Bedogni *et al.* 2010; Huang *et al.* 2010) y en ciertas formas de retraso mental (Kalscheuer *et al.* 2007), y se expresa fundamentalmente en el cerebro, tanto durante el desarrollo fetal como en el individuo adulto. En el cerebro fetal su expresión se localiza sobre todo en los lóbulos frontal, parietal y temporal, pero parece que no en el occipital (Sultana *et al.* 2002). Como también indican Green *et al.* (2010: 717), algunos de los genes afectados por este tipo de barridos selectivos *have been associated with diseases affecting cognitive capacities* y es posible que el lenguaje sea una de ellas.

En resumen, por el momento es imposible determinar las repercusiones que estos cambios (y las diferencias genéticas que a pesar de todo siguen existiendo entre neandertales y HAM) han podido tener en la modificación del patrón de desarrollo de las estructuras neuronales implicadas en el procesamiento del lenguaje. Pero sea como fuere, no siendo completamente iguales el

conjunto de factores reguladores implicados en la ontogenia de ambas especies, los itinerarios de desarrollo de neandertales y HAM podrían haber resultado diferentes en última instancia, también a nivel cerebral (apartado 3.1).

Según Green *et al.* (2010: 722), el flujo génico desde los neandertales a los antecesores de las poblaciones no africanas de HAM (y viceversa seguramente) no es el único escenario que explicaría sus resultados: *We cannot currently rule out a scenario in which the ancestral population of present-day non-Africans was more closely related to Neandertals than the ancestral population of present-day Africans due to ancient substructure within Africa (...). If after the divergence of Neandertals there was incomplete genetic homogenization between what were to become the ancestors of non-Africans and Africans, present-day non-Africans would be more closely related to Neandertals than are Africans.* Si este escenario fuese realmente el correcto, la mayor semejanza genética entre neandertales y HAM no africanos volvería a ser sustancialmente irrelevante en lo concerniente a las capacidades lingüísticas de los primeros. Ello se debería a que, por las razones aducidas en el apartado 2.1, el patrimonio genético que africanos y no africanos comparten explicaría necesariamente la semejanza (y la homogeneidad) que ambos grupos manifiestan en lo relativo a la FL.

3. PROBLEMAS GENERALES PARA LA INFERENCIA DE LENGUAJE MODERNO A PARTIR DE LAS EVIDENCIAS DEL CRUCE ENTRE NEANDERTALES Y HAM

La asunción implícita a la hipótesis general que estamos discutiendo en este trabajo es que los genes constituyen la causa primera de los procesos de desarrollo.

De acuerdo con ella, si se lograra demostrar que el ‘genotipo lingüístico’ de los neandertales era idéntico al de los HAM como resultado bien del intercambio de material genético entre ambas especies (Green *et al.* 2010), bien de su proximidad en términos filogenéticos, estaríamos en condiciones de asegurar la presencia en los primeros de una FL equivalente a la nuestra y por consiguiente, de lenguaje moderno. Sin embargo, esta inferencia, que en esencia supone asumir una

relación causal directa entre el genotipo y el fenotipo, no resulta legítima a la luz de la genuina naturaleza de los genes y del modo como se regulan los procesos ontogenéticos. El desarrollo de cualquier organismo depende también de multitud de factores de naturaleza no genética, igualmente necesarios para la consecución del fenotipo final (Oyama 1985; Oyama *et al.* 2001; Griffiths y Gray 2004), y es siempre el producto de la interacción sinérgica (y no simplemente aditiva) del conjunto de elementos involucrados (Robert 2008). La inferencia tampoco sería correcta desde el punto de filogenético, ya que implicaría considerar el genotipo como el *locus* de la selección natural, cuando dicho *locus* es el conjunto de fenotipos que constituyen los organismos (Sholtis y Weiss 2005: 501).

3.1. De los genes al lenguaje

La relación entre genes y caracteres es siempre de carácter indirecto. Un mismo gen puede dar lugar a diferentes productos funcionales en distintos lugares y momentos del desarrollo, gracias a que hay múltiples niveles de regulación pre- y postranscripcional de su expresión, y diversos mecanismos encargados de modificar postraduccionalmente los productos sintetizados (Sholtis y Weiss 2005). Además, dichos productos, en su mayoría, deben integrarse en complejos multiproteínicos y/o transportarse y translocarse hacia determinados destinos intra- o extracelulares para ser realmente funcionales. En general, los productos génicos actúan además formando parte de complejas redes reguladoras (Geschwind y Konopka 2009), lo que explica en buena medida el carácter poligénico de los caracteres complejos como el lenguaje. El efecto homeostático ejercido por cada uno de los componentes de este tipo de redes sobre los demás hace que la presencia de una determinada proteína en el lugar y el momento correctos durante el desarrollo no baste para garantizar que el fenotipo a cuya aparición contribuye en un individuo o población concretos sea idéntico en otros individuos o poblaciones diferentes. La expresión de los genes se ve afectada por multitud de factores adicionales, endógenos y exógenos. Los primeros derivan de los restantes niveles de complejidad que es posible distinguir en el sustrato neuronal del lenguaje en términos neurobiológicos (tejidos, circuitos, áreas

cerebrales, etc.), mientras que los segundos provienen del medio en que transcurre el desarrollo. Estos factores modifican la expresión génica a través de rutas transductoras de información que activan cascadas reguladoras integradas por factores transcripcionales y traduccionales. Pero pueden dar lugar además a modificaciones epigenéticas, que son heredables. En general, parece que el estado transcripcional del organismo (es decir, el tipo y el número de ARNs presentes), y no tanto su genotipo, condiciona en lo fundamental los procesos de desarrollo y, por consiguiente, la aparición de un determinado fenotipo al término del mismo (Mattick *et al.* 2009)(4). Otros procesos que desempeñan un papel relevante en este sentido son la existencia de gradientes proteínicos heredados por vía materna (Davidson 1986) y la variación somática. Esta última puede hacer que surjan poblaciones celulares genotípicamente diferentes a partir de un único genotipo y parece tener una especial relevancia durante (y para) el desarrollo del sistema nervioso (Singer *et al.* 2010). Finalmente, distintos parámetros y propiedades de carácter físicoquímico (viscoelasticidad, difusión y la oscilación bioquímicas diferenciales, excitabilidad mecanoquímica, etc.), al condicionar la actuación de los restantes elementos reguladores implicados (proteínas, ARNs, hormonas, etc.), pueden ser responsables *per se* de dimensiones básicas de los procesos de desarrollo, como la regionalización o la aparición de regularidades morfológicas (Newman y Comper 1990; Newman *et al.* 2006). En último término, todo proceso de desarrollo resulta de una interacción azarosa entre el conjunto de moléculas implicadas, por lo que dos sistemas de desarrollo idénticos (y por inclusión dos genotipos idénticos), situados en ambientes también idénticos, pueden dar lugar, sin embargo, a fenotipos diferentes (Babalan 2006).

Lo anterior posee una importancia crucial en relación con la cuestión que nos ocupa: como del conjunto de factores implicados en la regulación del desarrollo de los neandertales solo tenemos acceso (limitado) a la información de carácter genético, no estamos en condiciones de predecir

(4) Esta circunstancia también tiene especial relevancia en términos filogenéticos. Como se señaló en el apartado 2.2, diversos estudios sugieren que los cambios más importantes acontecidos en nuestro linaje evolutivo en la regulación del desarrollo del cerebro conciernen fundamentalmente al transcriptoma y no al genoma.

con exactitud la norma de reacción de su genotipo, ni, por consiguiente, de inferir la presencia de una FL idéntica a la nuestra (y en definitiva, de lenguaje moderno)(5). Del mismo modo, lo anterior sugiere que la evolución de los organismos no puede explicarse únicamente como efecto de la modificación de las frecuencias génicas de una determinada población (Müller 2007: 945). Toda innovación fenotípica (y el lenguaje lo es a todas luces) resulta siempre de la evolución de los sistemas de desarrollo en su conjunto, debida a la variación de cualquiera de los parámetros que, en términos de paridad, los integran. Esta circunstancia introduce la necesaria distancia entre el genotipo y el fenotipo también desde el punto de vista filogenético. En último término, permitiría considerar el lenguaje moderno como una innovación exclusiva de los HAM (Chomsky 1968; Bickerton 1990) incluso aunque el supuesto ‘genotipo lingüístico’ neandertal fuese finalmente idéntico al nuestro. La razón es que tales innovaciones evolutivas pueden surgir en condiciones de neutralidad (esto es, en ausencia de mutaciones genéticas), debido, en esencia, a la dinámica y las propiedades generativas de los sistemas de desarrollo (Müller y Newman 2005) (en este caso, de los implicados en la organización estructural y funcional del cerebro), y sobre todo, a la arquitectura modular de dicho desarrollo (Walsh, 2007). Como propone West-Eberhard (2005: 6547), *phenotypic novelty is largely reorganizational rather than a product of innovative genes*. Nuestra hipótesis es que el lenguaje moderno podría constituir una innovación de este tipo. Tal como discutimos a continuación, creemos que esta posibilidad queda suficientemente corroborada por la propia naturaleza de las evidencias paleoantropológicas y arqueológicas disponibles actualmente, en especial cuando se examinan desde un punto de vista algo diferente al tradicional.

(5) La norma de reacción es el fenotipo o conjunto de fenotipos a los que un determinado genotipo es capaz de dar lugar en diferentes condiciones ambientales (Pigliucci *et al.* 1996) y constituye la expresión de la plasticidad fenotípica que poseen todas las poblaciones naturales (West-Eberhard 2003). Neandertales y HAM evolucionaron (y en buena medida, vivieron) en ambientes distintos. Por ello es plausible que la norma de reacción de sus ‘genotipos lingüísticos’ hubiese sido diferente, incluso en el improbable caso de que dichos genotipos hubieran sido idénticos. Se discuten los ambientes evolutivos del género *Homo* en el Paleártico occidental en d’Errico y Sánchez Goñi 2003; Finlayson 2005; Finlayson y Carrión 2007; Carrión *et al.* 2011.

3.2. Un nuevo examen de las evidencias fósiles y arqueológicas

Nuestra tesis (Balari *et al.* 2011; Balari *et al.* e.p., p. ej.) es que la nómina de las evidencias indicativas de la posesión de lenguaje moderno no debería limitarse a las relacionadas con la presencia de simbolismo o de estructuras auditivas y del habla modernas (apartado 1). Debería darse entrada a otras nuevas, que además fuesen interpretadas en términos de los procedimientos empleados para su generación y no solo, como suele ser habitual, atendiendo a su valor funcional (representación, transmisión de señales, etc.). La razón fundamental es que creemos inapropiado considerar la propia FL como una forma de comportamiento, simbólico o comunicativo, manifiesto. Sería más exacto caracterizarla como un dispositivo de computación de carácter mental con la propiedad accidental de interactuar con un sistema conceptual-intencional (en esencia, un diccionario de símbolos) y con un sistema vocal-auditivo (lo que en el apartado 1 denominábamos ‘estructuras auditivas y del habla’), dando lugar a lo que Hauser *et al.* (2002) designan como FL en sentido Amplio o FLA. En consecuencia, las ‘funciones’ que cabe adjudicar al lenguaje (en particular, la comunicación) serían ortólogas a la Facultad en sí (Balari y Lorenzo 2009; Balari *et al.* e. p.). En realidad, las funciones, entendidas como el uso dado a las estructuras biológicas como consecuencia de las conexiones que establecen con otras estructuras y de las relaciones que el organismo mantiene con su ambiente (Love 2007), no evolucionan. Lo hacen solo las propias estructuras (junto con las actividades que llevan a cabo) y sobre todo, y tal como discutíamos en el apartado anterior, los sistemas de desarrollo que determinan su aparición al término de la ontogenia. Creemos que los estudios de homología (y por consiguiente, el análisis evolutivo del lenguaje) tienen sentido solo en relación con las estructuras orgánicas (incluyendo los genes que contribuyen a regular su desarrollo), pero no con las funciones que tales estructuras puedan desempeñar. Por ello, dichos sistemas de computación son el único *locus* evolutivo realmente legítimo en el caso del lenguaje. Las estructuras que soportan lo que hemos denominado sistema conceptual-intencional y sistema vocal-auditivo también constituirían *loci* evolutivos legítimos y potencialmente informativos para explicar la evolución del lenguaje.

Lo que sucede es que, como discutimos a continuación, en uno y otro caso se advierte una continuidad evolutiva que paradójicamente ha impedido alcanzar conclusiones significativas acerca de cuándo pudo surgir el lenguaje moderno y la especie o especies que pudieron poseerlo. Acotándolo aún más, el problema de la evolución del lenguaje debería replantearse, en lo fundamental, como el de la evolución de los sistemas computacionales (más detalles en Balari y Lorenzo 2009).

Si la hipótesis anterior es correcta, las evidencias paleoantropológicas y arqueológicas utilizadas hasta el momento para justificar la presencia de lenguaje moderno en los neandertales podrían resultar, en último término, irrelevantes. Corroborarían únicamente una similitud (o mejor dicho, una continuidad evolutiva) entre los sistemas vocal-auditivo y conceptual-intencional, pero no nos dirían nada acerca del sistema computacional que es la FL. Las propuestas de la existencia de (cierto tipo de) simbolismo en los neandertales son bastante plausibles (apartado 1). Sin embargo la verdadera piedra de toque serían las denominadas prácticas simbólicas complejas, que no parecen posibles en ausencia de lenguaje moderno. La razón es que, en último término, el rasgo distintivo del lenguaje humano no es el uso de símbolos *per se*, sino el carácter composicional y productivo del significado lingüístico. Otras especies de primates son capaces también de adquirir y emplear sistemas de símbolos, al menos en condiciones experimentales (Premack 1971; Savage-Rumbaugh 1986), pero carecen de aquella capacidad de combinación (y representación semántica) ilimitada. En consecuencia, si al final las evidencias arqueológicas demostrasen inequívocamente la posesión por parte de los neandertales de algún tipo de sistema (cultural) de símbolos, esta circunstancia, sin evidencias complementarias, no implicaría necesariamente que hubiesen poseído asimismo un lenguaje complejo. Tales símbolos podrían haberse usado en el contexto de un lenguaje ‘protosintáctico’, carente de las propiedades formales básicas que definen el lenguaje moderno (Mellars 1996b, 1998; Mithen 1996, 2006, 2007). En lo que concierne al aparato fonador, las estructuras del habla y las relacionadas con el aparato auditivo, la situación es sustancialmente la misma.

Como discutíamos en el apartado 1, tales evidencias admiten interpretaciones contrapuestas, cuyo valor ha sido rebajado por el método com-

parativo. Además, cuando este tipo de evidencias se ha empleado para tratar de inferir un lenguaje moderno en los neandertales, se ha asumido (acaso erróneamente) que también rigen en esa especie los parámetros que resultan relevantes en la nuestra. Pero los problemas (y al mismo tiempo las genuinas limitaciones) que plantea este tipo de evidencias son de otra naturaleza. En lo referido al tracto vocal, al inferir de la aparición de estructuras del habla modernas la existencia de lenguaje moderno, se está asumiendo implícitamente una relación obligada entre habla y lenguaje. En realidad, el que los seres humanos exterioricen el resultado de las computaciones de índole lingüística mediante un canal oral-auditivo es un hecho contingente. Lo atestiguan las lenguas de señas, que emplean para tal fin un canal visual-gestual, pero cuya naturaleza (en términos de complejidad formal y desde luego, de su carácter simbólico) es la misma que la de las lenguas naturales (Brentari 2010). Las reconstrucciones del aparato auditivo permiten inferir una sensibilidad ‘moderna’, si se quiere, a determinadas frecuencias de sonidos, e incluso, una capacidad de percepción categorial que, por lo demás, se constata en los restantes primates (Hauser y Fitch 2003). Ahora bien, la naturaleza de las entidades lingüísticas (y en este caso particular, de los fonemas) es cognitiva y no física: que una determinada especie de homínido fuese capaz de distinguir categorialmente el conjunto de sonidos que denominamos [u] del que denominamos [a], indudablemente con propiedades acústicas diferentes, no implica necesariamente que supieran reconocer los fonemas /u/ y /a/ (6). Cuando consideramos, en cambio, las (cruciales, a nuestro modo de ver) evidencias de tareas que demandan un sistema computacional de régimen semejante al implicado en el procesamiento lingüístico (7),

(6) De forma muy simplificada, un fonema puede definirse como un grupo de sonidos con propiedades fonéticas/acústicas/perceptivas semejantes y cuya sustitución por otro conjunto diferente, definido en los mismos términos, da lugar a un cambio de significado en una determinada lengua. Necesariamente, las propiedades articulatorias/acústicas/perceptivas que identifican tales conjuntos de sonidos varían de un sistema lingüístico a otro, de manera que dos grupos de sonidos parecidos (pero siempre distinguibles desde el punto de vista perceptivo) pueden constituir variantes de un mismo fonema (alófonos) en una lengua y fonemas diferentes en otra. De ahí el carácter no concluyente de las evidencias discutidas.

(7) En esencia, un dispositivo de procesamiento sensible al contexto o de nivel 1 en la Jerarquía de Chomsky (1956, 1959). Este tipo de dispositivos computacionales es el único que per-

ocurre que solo están asociadas a los HAM. Entre dichas evidencias se encontrarían los nudos (8) (Camps y Uriagereka 2006), pero también el dinamismo cultural, en forma, p. ej., de industrias líticas cuyos diferentes tecno-complejos se suceden en un breve lapso de tiempo. Como se discutí en los apartados 1 y 2.2, las culturas dinámicas parecen exigir la posesión de una memoria de trabajo potenciada (Coolidge y Wynn 2005). Un sistema computacional es, en esencia, el resultado del acoplamiento funcional entre un secuenciador (o generador de patrones) y un dispositivo de memoria, del que depende su régimen computacional: cuanto más potente es dicha memoria, más complejas son las operaciones que el dispositivo es capaz de realizar (Balari y Lorenzo 2009; Balari *et al.* 2011; Balari *et al.* e.p.). En consecuencia, si la genuina esencia de la FL es la de un sistema computacional, el paso crucial para la emergencia del lenguaje moderno podría haber sido precisamente aquella ganancia de memoria de trabajo. Dinamismo y lenguaje complejo se encontrarían, esta vez sí, necesaria e íntimamente relacionados. Sin embargo, se acepta, en general, que solo la cultura de los HAM es dinámica (apartado 1). La de los neandertales habría sido fundamentalmente estática. Esta circunstancia podría interpretarse en el sentido de que la FL de estos últimos podría haber sido de un régimen computacional inferior a la existente en los HAM, excluyendo así la posibilidad de que hubieran contado con un lenguaje complejo.

mite generar la clase de estructuras (y sobre todo, realizar el tipo de operaciones y relaciones entre los constituyentes que integran dichas estructuras) que encontramos en las lenguas naturales. Los dispositivos computacionales de menor régimen en la Jerarquía (y por tanto, con menor capacidad de procesamiento) generan estructuras menos complejas, sin algunas de las propiedades básicas del lenguaje, como la jerarquización, la recursividad y/o la existencia de (determinadas clases de) dependencias entre elementos distantes.

(8) Hay nudos en adornos perforados (cuentas, dientes, conchas, etc.) destinados a ser colgados o atados al cuerpo, pero solo aparecen en el registro arqueológico hace, como mucho, 27 ka (Soffer 2000). Podemos inferir su uso a partir de la presencia en dicho registro de, p. ej., pequeños proyectiles (puntas de flecha, arpones, etc.), para cuya confección resultan imprescindibles. Pero este tipo de utillaje tampoco aparece antes de ~75-90 ka, y siempre asociado a los HAM y nunca a los neandertales (d’Errico *et al.* 2005; Henshilwood y Dubreuil 2009). Los restos de la cultura Chatelperroniense y otras culturas tardías semejantes serían la única posible excepción (Zilhão *et al.* 2010), pero su estatus como genuina innovación neandertal es objeto de una importante controversia (apartado 1).

4. CONCLUSIONES

No minusvaloramos el alcance, aún por determinar, que la posible transferencia de ADN entre los antecesores de los HAM no africanos y los neandertales podría haber tenido en la aparición de la cognición moderna. No obstante, creemos bastante plausible, a la luz de las evidencias disponibles actualmente (genéticas, desde luego, pero también paleoantropológicas y arqueológicas), un escenario evolutivo en el que el lenguaje complejo sería una adquisición exclusiva de los HAM y un rasgo ausente en los neandertales. Ello sería así, incluso en el muy improbable y no demostrado caso de que dicha transferencia hubiese contribuido a dotar a esta última especie de la totalidad de las secuencias génicas necesarias para la regulación del desarrollo del sustrato neuronal del lenguaje. Lo anterior no excluye que los neandertales hubieran poseído un sistema conceptual parecido al nuestro y sistemas sensorimotores equivalentes, aunque hay interpretaciones del registro fósil y arqueológico que sostienen lo contrario (apartado 1). Cabe especular, incluso, con que la FL hubiese sido un rasgo sinapomórfico en los humanos. Sin embargo, las evidencias del carácter eminentemente estático de la cultura neandertal (apartado 3.2) sugieren que, aun en ese improbable caso, la interfaz entre esa posible FL moderna y los sistemas de conceptualización y exteriorización/interiorización de señales podría no estar tan consolidada como en nuestra especie, limitando de este modo su creatividad (Balari y Lorenzo 2009). Sea como fuere, nos encontraríamos ya bastante lejos del escenario evolutivo según el cual la ocurrencia de un reducido intercambio genético entre las dos especies legitimaría la inferencia de que ambas habrían poseído capacidades cognitivas idénticas y en particular, de que los neandertales habrían tenido lenguaje complejo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado al amparo del proyecto de investigación *Biolingüística: evolución, desarrollo y fósiles del lenguaje* (FFI2010-14955/FILO), subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia, con financiación parcial FEDER.

BIBLIOGRAFÍA

- Alarcón, M.; Abrahams, B. S.; Stone, J. L.; Duvall, J. A.; Perederiy, J. V.; Bomar, J. M.; Sebat, J.; Wiggler, M.; Martin, C. L.; Ledbetter, D. H.; Nelson, S. F.; Cantor, R. M. y Geschwind, D. H. 2008: "Linkage, association, and gene-expression analyses identify *CNTNAP2* as an autism-susceptibility gene". *American Journal of Human Genetics* 82: 150-159.
- Anderson, S. R. y Lightfoot, D. W. 1999: "The human language faculty as an organ". *Annual Review of Physiology* 62: 697-722.
- Bagri, A.; Marín, O.; Plump, A. S.; Mak, J.; Pleasure, S. J.; Rubenstein, J. L. R. y Tessier-Lavigne, M. 2002: "Slit proteins prevent midline crossing and determine the dorsoventral position of major axonal pathways in the mammalian forebrain". *Neuron* 33: 233-248.
- Baker, M. C. 2001: *The Atoms of Language. The Mind's Hidden Rules of Grammar*. Basic Books. New York.
- Bakkaloglu, B.; O'Roak, B. J.; Louvi, A.; Gupta, A. R.; Abelson, J. F.; Morgan, T. M.; Chawarska, K.; Klin, A.; Ercan-Sencicek, A. G.; Stillman, A. A.; Tanriver, G.; Abrahams, B. S.; Duvall, J. A.; Robbins, E. M.; Geschwind, D. H.; Biederer, T.; Gunel, M.; Lifton, R. P. y State, M. W. 2008: "Molecular cytogenetic analysis and resequencing of contactin associated protein-like 2 in autism spectrum disorders". *American Journal of Human Genetics* 82: 165-73.
- Balaban E. 2006: "Cognitive developmental biology: history, process and fortune's wheel". *Cognition* 101: 298-332.
- Balari, S.; Benítez-Burraco, A.; Camps, M.; Longa, V. M.; Lorenzo, G. y Uriagereka, J. 2008: "¿Homo loquens neanderthalensis? En torno a las capacidades simbólicas y lingüísticas del neandertal". *Munibe (Antropología-Arkeología)* 59: 3-24.
- Balari, S.; Benítez-Burraco, A.; Camps, M.; Longa, V. M.; Lorenzo, G. y Uriagereka, J. 2011: "The archaeological record speaks: Bridging Anthropology and Linguistics". *International Journal of Evolutionary Biology* doi:10.4061/2011/382679.
- Balari, S.; Benítez-Burraco, A.; Longa, V. M. y Lorenzo, G. (e.p.): "The fossils of language: What are they, who has them, how did they evolve?". En C. Boeckx y K. K. Grohmann (eds): *The Cambridge Handbook of Biolinguistics*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Balari, S. y Lorenzo, G. 2009: "Computational phenotypes: Where the Theory of Computation meets Evo-Devo". *Biolinguistics* 3: 2-60.
- Bar-Yosef, O. 1998: "On the nature of transitions: The Middle to Upper Palaeolithic and the Neolithic re-

- volution". *Cambridge Archaeological Journal* 8: 141-163.
- Bar-Yosef, O. y Bordes, J. G. 2010: "Who were the makers of the Châtelperronian culture?". *Journal of Human Evolution* 59: 586-593.
- Bednarik, R. 2006: "The Middle Palaeolithic engravings from Oldisleben, Germany". *Anthropologie* 44: 113-121.
- Bedogni, F.; Hodge, R. D.; Nelson, B. R.; Frederick, E. A.; Shiba, N.; Daza, R. A. y Hevner, R. F. 2010: "Autism susceptibility candidate 2 (Aut2) encodes a nuclear protein expressed in developing brain regions implicated in autism neuropathology". *Gene Expression Patterns* 10: 9-15.
- Benítez-Burraco, A. 2005: "FOXP2: del trastorno específico a la biología molecular del lenguaje. I. Aspectos etiológicos, neuroanatómicos, neurofisiológicos y moleculares". *Revista de Neurología* 40: 671-682.
- Benítez-Burraco, A. 2007: "La evolución del volumen cerebral y la aparición del lenguaje: aspectos moleculares". *Revista Española de Antropología Física* 28: 1-17.
- Benítez-Burraco, A. 2008a: "FOXP2 y la biología molecular del lenguaje: nuevas evidencias. I. Aspectos fenotípicos y modelos animales". *Revista de Neurología* 46: 289-298.
- Benítez-Burraco, A. 2008b: "FOXP2 y la biología molecular del lenguaje: nuevas evidencias. II. Aspectos moleculares e implicaciones para la ontogenia y la filogenia del lenguaje". *Revista de Neurología* 46: 351-359.
- Benítez-Burraco, A. 2009: *Genes y lenguaje: aspectos ontogenéticos, filogenéticos y cognitivos*. Reverté. Barcelona.
- Benítez-Burraco, A. 2010: "Neurobiología y neurogenética de la dislexia". *Neurología* 25: 563-581.
- Benítez-Burraco, A. 2011: "Aspectos problemáticos del análisis genético de los trastornos específicos del lenguaje: FOXP2 como paradigma". *Neurología* doi:10.1016/j.nrl.2011.04.008
- Benítez-Burraco, A. y Longa, V. M. 2011: "El papel del ADN fósil en Paleoantropología: FOXP2, Neandertales y lenguaje". *Zephyrus* 67: 45-68.
- Benítez-Burraco, A.; Longa, V. M.; Lorenzo, G. y Uriagereka, J. 2008: "Also sprach Neanderthals... Or did she?". *Biolinguistics* 2: 225-232.
- Bermúdez de Castro, J. M^a. 2010: *La evolución del talento. Cómo nuestros orígenes determinan nuestro presente*. Debate. Barcelona.
- Bickerton, D. 1990: *Language and Species*. University of Chicago Press. Chicago.
- Bishop, D. V. M. y Leonard, L. 2001: *Speech and Language Impairments in Children: Causes, Characteristics, Intervention and Outcome*. Psychology Press. Oxford.
- Boë, L. J.; Heim, J. L.; Honda, K. y Maeda, S. 2002: "The potential Neanderthal vowel space was as large as that of modern humans". *Journal of Phonetics* 30: 465-484.
- Boë, L. J.; Maeda, S. y Heim, J. L. 1999: "Neanderthal man was not morphologically handicapped for speech". *Evolution of Communication* 3: 49-77.
- Bolhuis, J. J.; Okanoya, K. y Scharff, C. 2010: "Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech". *Nature Reviews. Neuroscience* 11: 747-59.
- Brentari, D. 2010: *Sign Languages*. Cambridge University Press. New York.
- Britten, R. J. y Davidson, E. H. 1971: "Repetitive and non-repetitive DNA sequences and a speculation on the origins of evolutionary novelty". *The Quarterly Review of Biology* 46: 111-138.
- Calarco, J. A.; Xing, Y.; Cáceres, M.; Calarco, J. P.; Xiao, X.; Pan, Q.; Lee, C.; Preuss, T. M. y Blencowe, B. J. 2007: "Global analysis of alternative splicing differences between humans and chimpanzees". *Genes and Development* 21: 2963-2975.
- Camps, M. y Uriagereka, J. 2006: "The Gordian Knot of linguistic fossils". En J. Rosselló y J. Martín (eds.): *The Biolinguistic Turn. Issues on Language and Biology*. Universitat de Barcelona. Barcelona: 34-65.
- Cârciumaru, M.; Moncel, M. H.; Anghelinu, M. y Cârciumaru, R. 2002: "The Cioarei-Borosteni cave (Carpathian Mountains, Romania): Middle Paleolithic finds and technological analysis of the lithic assemblages". *Antiquity* 76: 681-690.
- Carrión, J. S.; Rose, J. y Stringer, C. 2011: "Early Human Evolution in the Western Palaearctic: Ecological Scenarios". *Quaternary Science Reviews* 30: 1281-1295.
- Carruthers, P. 2002: "The cognitive functions of language". *Behavioral and Brain Sciences* 25: 657-674.
- Chomsky, N. A. 1956: "Three models for the description of language". *IEEE Transactions on Information Theory* 2: 113-124.
- Chomsky, N. A. 1959: "On certain formal properties of grammars". *Information and Control* 2: 137-167.
- Chomsky, N. A. 1965: *Aspects of the Theory of Syntax*. MIT Press. Cambridge.
- Chomsky, N. A. 1968: *Language and Mind*. Harcourt Brace Jovanovich. New York.
- Chomsky, N. A. 1980: *Rules and Representations*. Columbia University Press. New York.
- Chomsky, N. A. 1988: *Language and Problems of Knowledge: The Managua Lectures*. MIT Press. Cambridge.
- Coolidge, F. L. y Wynn, T. 2004: "A cognitive and neuropsychological perspective on the Châtelperronian". *Journal of Anthropological Research* 60: 55-73.
- Coolidge, F. L. y Wynn, T. 2005: "Working memory, its executive functions, and the emergence of mo-

- derm thinking". *Cambridge Archaeological Journal* 15: 5-26.
- Corballis, M. C. 2004: "FOXP2 and the mirror system". *Trends in Cognitive Sciences* 8: 95-96.
- d'Errico, F. 2003: "The invisible frontier: A multispecies model for the origin of behavioral modernity". *Evolutionary Anthropology* 12: 188-202.
- d'Errico, F. 2008: "The archaeology of language origin". En A. Smith, K. Smith y R. Ferrer i Cancho (eds.): *The Evolution of Language. Proceedings of EVOLANG7*. World Scientific Publishing. Singapur: 413-414.
- d'Errico, F. 2009: "The archaeology of early religious practices: a plea for a hypothesis- testing approach". En C. Renfrew y I. Morley (eds.): *Becoming Human. Innovation in Prehistoric Material and Spiritual Culture*. Cambridge University Press. New York: 104-122.
- d'Errico, F.; Henshilwood, C.; Lawson, G.; Vanhaeren, M.; Tillier, A. M.; Soressi, M.; Bresson, F.; Maureille, B.; Nowell, A.; Lakarra, J.; Backwell, L. y Julien, M. 2003: "Archeological evidence for the emergence of language, symbolism, and music –An alternative multidisciplinary perspective". *Journal of World Prehistory* 17: 1-70.
- d'Errico, F.; Henshilwood, C.; Vanhaeren, M. y van Niekerk, K. 2005: "Nassarius kraussianus shell beads from Blombos Cave: evidence for symbolic behaviour in the Middle Stone Age". *Journal of Human Evolution* 48: 3-24.
- d'Errico, F. y Sánchez Goñi, M. F. 2003: "Neandertal extinction and the millennial scale climatic variability of OIS 3". *Quaternary Science Reviews* 22: 769-788.
- d'Errico, F. y Soressi, M. 2002: "Systematic use of pigment by Pech-de-l'Azé Neandertals: Implications for the origin of behavioral modernity". *Journal of Human Evolution* 42, 3: A13.
- d'Errico, F. y Vanhaeren, M. 2009: "Earliest personal ornaments and their significance for the origin of language debate". En R. Botha y C. Knight (eds.): *The Cradle of Language*. Oxford University Press. New York: 16-40.
- d'Errico, F.; Zilhão, J.; Julien, M.; Baffier, D. y Pelegrin, J. 1998: "Neandertal acculturation in Western Europe? A critical review of the evidence and its interpretation". *Current Anthropology* 39: S1-S22.
- Davidson, E. H. 1986: *Gene Activity in Early Development*. Academic Press. Orlando.
- Dennet, D. 1995: *Darwin's Dangerous Idea*. Simon & Schuster. New York.
- Dennet, D. 1996: *Kinds of Minds. Toward an Understanding of Consciousness*. Basic Books. New York.
- Dorus, S.; Vallender, E. J.; Evans, P. D.; Anderson, J. R.; Gilbert, S. L.; Mahowald, M. Wyckoff, G. J.; Malcom, Ch. M. y Lahn, B. T. 2004: "Accelerated evolution of nervous system genes in the origin of *Homo sapiens*". *Cell* 119: 1027-1040.
- Duarte, C.; Mauricio, J.; Pettit, P.B.; Souto, P.; Trinkaus, E.; Van der Plicht, H. y Zilhão, J. 1999: "The early Upper Paleolithic human skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and modern human emergence in Iberia". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 96, 7604-7609.
- Enard, W.; Khaitovich, P.; Klose, J.; Zöllner, S.; Heisig, F.; Giavalisco, P.; Nieselt-Struwe, K.; Muchmore, E.; Varki, A.; Ravid, R.; Doxiadis, G. M.; Bontrop, R. E. y Pääbo, S. 2002b: "Intra- and interspecific variation in primate gene expression patterns". *Science* 296: 340-343.
- Enard, W.; Przeworski, M.; Fisher, S. E.; Lai, C. S.; Wiebe, V.; Kitano, T.; Monaco, A. P. y Pääbo, S. 2002a: "Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language". *Nature* 418: 869-872.
- Finlayson, C. 2005: "Biogeography and evolution of the genus *Homo*". *Trends in Ecology and Evolution* 20: 457-63.
- Finlayson, C. y Carrión, J. S. 2007: "Rapid ecological turnover and its impact on Neanderthal and other human populations". *Trends in Ecology and Evolution* 22: 213-222.
- Fisher, S. E. y Scharff, C. 2009: "FOXP2 as a molecular window into speech and language". *Trends in Genetics* 25: 166-177.
- Fodor, J. D. y Crowther, C. 2002: "Understanding stimulus poverty arguments". *The Linguistic Review* 19: 105-145.
- Freyer, D. W.; Fiore, I.; Lalueza-Fox, C.; Radović, J. y Bondioli, L. 2010: "Right handed Neandertals: Vindija and beyond. *Journal of Anthropological Sciences* 88: 113-127.
- Freyer, D. W.; Orschiedt, J.; Cook, J.; Russell, M. D. y Radović, J. 2006: "Krapina 3: Cut marks and ritual behavior?". *Periodicum Biologorum* 108: 519-524.
- Geschwind, D. H. y Konopka, G. 2009: "Neuroscience in the era of functional genomics and systems biology". *Nature* 461: 908-915.
- Golovanova, L. V.; Hoffecker, J. F.; Kharitonov, V. M. y Romanova, G. P. 1999: "Mezmaiskaya Cave: A Neanderthal occupation in the Northern Caucasus". *Current Anthropology* 40: 77-86.
- Green, R. E.; Krause, J.; Briggs, A. W.; Maricic, T.; Stenzel, U.; Kircher, M.; Patterson, N.; Li, H.; Zhai, W.; Fritz, M. H.; Hansen, N. F.; Durand, E. Y.; Malaspina, A. S.; Jensen, J. D.; Marques-Bonet, T.; Alkan, C.; Prüfer, K.; Meyer, M.; Burbano, H. A.; Good, J. M.; Schultz, R.; Aximu-Petri, A.; Butthof, A.; Höber, B.; Höffner, B.; Siegemund, M.; Weihmann, A.; Nusbaum, C.; Lander, E. S.; Russ, C.; Novod, N.; Affourtit, J.; Egholm, M.;

- Verna, C.; Rudan, P.; Brajkovic, D.; Kucan, Z.; Gusic, I.; Doronichev, V. B.; Golovanova, L. V.; Lalueza-Fox, C.; de la Rasilla, M.; Fortea, J.; Rosas, A.; Schmitz, R. W.; Johnson, P. L.; Eichler, E. E.; Falush, D.; Birney, E.; Mullikin, J. C.; Slatkin, M.; Nielsen, R.; Kelso, J.; Lachmann, M.; Reich, D. y Pääbo, S. 2010: "A draft sequence of the neandertal genome". *Science* 328: 710-722.
- Griffiths, P. E. y Gray, R. D. 2004: "The developmental systems perspective: organism-environment systems as units of evolution". En K. Preston y M. Pigliucci (eds.): *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. Oxford University Press. Oxford: 409-431.
- Grün, R. y Stringer, C. 2000: "Tabun revisited: revised ESR chronology and new ESR and U-series analyses of dental material from Tabun C1". *Journal of Human Evolution* 39: 601-612.
- Haesler, S.; Wada, K.; Nshdejan, A.; Morrissey, E.; Lints, T.; Jarvis, E. D. y Scharff, C. 2004: "*Foxp2* expression in avian vocal learners and non-learners". *The Journal of Neuroscience* 24: 3164-3175.
- Hannula-Jouppi, K.; Kaminen-Ahola, N.; Taipale, M.; Eklund, R.; Nopola-Hemmi, J.; Kaariainen, H. y Kere, J. 2005: "The axon guidance receptor gene *ROBO1* is a candidate gene for developmental dyslexia". *PLoS Genet.* 1: e50.
- Hauser, M. D.; Chomsky, N. y Fitch, W. T. 2002: "The faculty of language: what is it, who has it, and how did it evolve?" *Science* 298: 1569-1579.
- Hauser, M. D. y Fitch, W. T. 2003: "What are the uniquely human components of the language faculty?". En M. Christiansen y S. Kirby (eds.): *Language Evolution*. Oxford University Press. New York: 158-181.
- Hawks, J.; Cochran, G.; Harpending, H. C. y Lahn, B. T. 2007: "A genetic legacy from archaic Homo". *Trends in Genetics* 24: 19-23.
- Haygood, R.; Fedrigo, O.; Hanson, B.; Yokoyama, K. D. y Wray, G. A. 2007: "Promoter regions of many neural- and nutrition-related genes have experienced positive selection during human evolution". *Nature genetics* 39: 1140-1144.
- Henry, D. O.; Hietala, H. J.; Rosen, A. M.; Demidenko, Y. E.; Usik V. I. y Armagan, P. A. 2004: "Human behavioral organization in the Middle Paleolithic: were Neanderthals different?" *Current Anthropology* 106: 17-31.
- Henshilwood, C. S. y Dubreuil, B. 2009: "Reading the artifacts: glean language skills from the Middle Stone Age in southern Africa". En R. Botha y C. Knight (eds.): *The Cradle of Language*. Oxford University Press. New York: 41-61.
- Higham, T.; Jacobi, R.; Julien, M.; David, F.; Basell, L.; Wood, R. y Douka, K. 2010: "Chronology of the Grotte du Renne (France) and implications for the context of ornaments and human remains within the Châtelperronian". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 107: 20234-20239.
- Huang, X. L.; Zou, Y. S.; Maher, T. A.; Newton, S. y Milunsky, J. M. 2010: "A de novo balanced translocation breakpoint truncating the autism susceptibility candidate 2 (*AUTS2*) gene in a patient with autism". *American Journal of Medical Genetics A* 152A: 2112-2114.
- Jerison, H. 1985: "Animal intelligence as encephalization". En L. Weiskrantz (ed.): *Animal Intelligence*. Clarendon Press. Oxford: 21-35.
- Kalscheuer, V. M.; FitzPatrick, D.; Tommerup, N.; Buege, M.; Niebuhr, E.; Neumann, L. M.; Tzschach, A.; Shoichet, S. A.; Menzel, C.; Erdogan, F.; Arkessteijn, G.; Ropers, H. H. y Ullmann, R. 2007: "Mutations in autism susceptibility candidate 2 (*AUTS2*) in patients with mental retardation". *Human Genetics* 121: 501-509.
- Kelley, D. B. y Bass, A. H. 2010: "Neurobiology of vocal communication: mechanisms for sensorimotor integration and vocal patterning". *Current Opinion in Neurobiology* 20: 748-753.
- Khaitovich, P.; Enard, W.; Lachmann, M. y Pääbo, S. 2006: "Evolution of primate gene expression". *Nature Reviews Genetics* 7: 693-702.
- Klein, R. G. 2003: "Whither the Neanderthals?". *Science* 299: 1525-1527.
- Klein, R. G. 2009: *The Human Career*. Chicago. The University of Chicago Press.
- Konopka, G.; Bomar, J. M.; Winden, K.; Coppola, G.; Johnson, Z. O.; Gao, F.; Peng, S.; Preuss, T. M.; Wohlschlegel, J. A. y Geschwind, D. H. 2009: "Human-specific transcriptional regulation of CNS development genes by *FOXP2*". *Nature* 462: 213-218.
- Krause, J.; Lalueza-Fox, C.; Orlando, L.; Enard, W.; Green, R. E.; Burbano, H. A.; Hublin, J. J.; Hänni, C.; Fortea, J.; de la Rasilla, M.; Bertranpetit, J.; Rosas, A. y Pääbo, S. 2007: "The derived *FOXP2* variant of modern humans was shared with Neanderthals". *Current Biology* 17: 1908-1912.
- Langley, M. C.; Clarkson, C. y Ulm, S. 2008: "Behavioural complexity in Eurasian Neanderthal populations: a chronological examination of the archaeological evidence". *Cambridge Archaeological Journal* 18: 289-307.
- Lev, E.; Kislev, M. E. y Bar-Yosef, O. 2005: "Mousterian vegetal food in Kebara Cave, Mt. Carmel". *Journal of Archaeological Science* 32: 475-484.
- Lieberman, P. 2003: "Motor control, speech, and the evolution of human language". En M. H. Christiansen y S. Kirby (eds.): *Language Evolution*. Oxford University Press. New York: 255-271.
- Lieberman, P. 2009: "*FOXP2* and human cognition". *Cell* 137: 800-803.
- Lieberman, P.; Crelin, E. S. y Klatt, D. H. 1972: "Phonetic ability and related anatomy of the newborn

- and adult human, Neanderthal man, and the chimpanzee". *American Anthropologist* 74: 287-307.
- Longa, V. M. 2006: "Sobre el significado del descubrimiento del gen *FOXP2*". *Estudios de Lingüística. Universidad de Alicante* 20: 177-207.
- Love, A. C. 2007: "Functional homology and homology of function: Biological concepts and philosophical consequences". *Biology & Philosophy* 22: 691-708.
- Lust, B. 2006: *Child language: Acquisition and Growth*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Martínez Mendizábal, I. y Arsuaga, J. L. 2009: "El origen del lenguaje: la evidencia paleontológica". *Munibe (Antropología-Arkeología)* 60: 5-16.
- Martínez, I.; Quam, R.; Rosa, M.; Jarabo, P.; Lorenzo, C. y Arsuaga, J. L. 2008: "Auditory capacities of human fossils: a new approach to the origin of speech". *Proceedings of the Conference Acoustics '08 Paris* (Paris 2008): 4177-4182.
- Martínez, I.; Rosa, M.; Arsuaga, J. L.; Jarabo, P.; Quam, R. y Lorenzo, C. 2004: "Auditory capacities in Middle Pleistocene humans from the Sierra de Atapuerca in Spain". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 101: 9976-9981.
- Mattick, J. S.; Taft, R. J. y Faulkner, G. J. 2009: "A global view of genomic information: moving beyond the gene and the master regulator". *Trends in Genetics* 26: 21-28.
- McBrearty, S. y Brooks, A. S. 2000: "The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior". *Journal of Human Evolution* 39: 453-563.
- McGrath, L. M.; Smith, S. D. y Pennington, B. F. 2006: "Breakthroughs in the search for dyslexia candidate genes". *Trends in Molecular Medicine* 12: 333-341.
- Mellars, P. 1996a: *The Neanderthal Legacy: An Archaeological Perspective from Western Europe*. Princeton University Press. Princeton.
- Mellars, P. 1996b: "Symbolism, language, and the Neanderthal mind". En P. Mellars y K. R. Gibson (eds.): *Modelling the Early Human Mind*. McDonald Institute for Archaeological Research. Cambridge: 15-32.
- Mellars, P. 1998: "Neanderthals, modern humans and the archaeological evidence for language". En N. Jablonski y L. C. Aiello (eds.): *The Origin and Diversification of Language*. California Academy of Sciences. San Francisco: 89-115.
- Mellars, P. 2002: "Archaeology and the origins of modern humans: European and African perspectives". En T. J. Crow (ed.): *The Speciation of Modern Homo sapiens*. Oxford University Press. Oxford y New York: 31-47.
- Mellars, P. 2005: "The impossible coincidence. A single-species model for the origins of modern human behavior". *Evolutionary Anthropology* 14: 12-27.
- Mellars, P. 2010: "Neanderthal symbolism and ornament manufacture: The bursting of a bubble?" *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 107: 20147-20148.
- Meyer, M.; Kircher, M.; Gansauge, M. T.; Li, H.; Racimo, F.; Mallick, S.; Schraiber, J. G.; Jay, F.; Prüfer, K.; de Filippo, C.; Sudmant, P. H.; Alkan, C.; Fu, Q.; Do, R.; Rohland, N.; Tandon, A.; Siebauer, M.; Green, R. E.; Bryc, K.; Briggs, A. W.; Stenzel, U.; Dabney, J.; Shendure, J.; Kitzman, J.; Hammer, M. F.; Shunkov, M. V.; Derevianko, A. P.; Patterson, N.; Andrés, A. M.; Eichler, E. E.; Slatkin, M.; Reich, D.; Kelso, J. y Pääbo, S. 2012. "A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual". *Science* 338: 222-226.
- Mithen, S. 1996: *The Prehistory of the Mind. A Search for the Origins of Art, Religion, and Science*. Thames & Hudson. London.
- Mithen, S. 2006: *The Singing Neanderthals. The Origins of Music, Language, Mind and Body*. Weidenfeld & Nicholson. London.
- Mithen, S. 2007: "General intellectual ability". En S. W. Gangestad y J. A. Simpson (eds.): *The Evolution of Mind. Fundamental Questions and Controversies*. The Guilford Press. New York y London: 319-324.
- Müller, G. B. 2007: "Evo-devo: extending the evolutionary synthesis". *Nature Reviews. Genetics* 8: 943-949.
- Müller, G. B. y Newman, S. A. 2005: "Evolutionary innovation and morphological novelty". *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and developmental evolution* 304: 485-486.
- Newman, S. A. y Comper, W. D. 1990: "'Generic' physical mechanisms of morphogenesis and pattern formation". *Development* 110: 1-18.
- Newman, S. A.; Forgacs, G. y Müller, G. B. 2006: "Before programs: the physical origination of multicellular forms". *International Journal of Developmental Biology* 50: 289-299.
- Oyama S. 1985: *The Ontogeny of Information. Developmental Systems and Evolution*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Oyama, S.; Griffiths, P. E. y Gray, R. D. 2001: *Cycles of Contingency. Developmental Systems and Evolution*. MIT Press. Cambridge.
- Pigliucci, M.; Schlichting, C. D.; Jones, C. S. y Schwenk, K. 1996: "Developmental reaction norms: the interactions among allometry, ontogeny, and plasticity". *Plant Species Biology* 11: 69-85.
- Prabhakar, S.; Noonan, J. P.; Pääbo, S. y Rubin, E. M. 2006: "Accelerated evolution of conserved noncoding sequences in humans". *Science* 314: 786.
- Premack, D. 1971: "Language in chimpanzee?". *Science* 172: 808-822.

- Ptak, S.; Enard, W.; Wiebe, V.; Hellmann, I.; Krause, J.; Lachmann, M. y Pääbo, S. 2009: "Linkage disequilibrium extends across putative selected sites in *FOXP2*". *Molecular Biology and Evolution* 26: 2181-2184.
- Ramus, F.; Rosen, S.; Dakin, S. C.; Day, B. L.; Castellote, J. M.; White, S. y Frith, U. 2003: "Theories of developmental dyslexia: insights from a multiple case study of dyslexic adults". *Brain* 126: 841-865.
- Reich, D.; Green, R. E.; Kircher, M.; Krause, J.; Patterson, N.; Durand, E. Y.; Viola, B.; Briggs, A. W.; Stenzel, U.; Johnson, P. L. F.; Maricic, T.; Good, J. M.; Marques-Bonet, T.; Alkan, C.; Fu, Q.; Mallick, S.; Li, H.; Meyer, M.; Eichler, E. E.; Stoneking, M.; Richards, M.; Talamo, S.; Shunkov, M. V.; Derevianko, A. P.; Hublin, J. J.; Kelso, J.; Slatkin, M. y Pääbo, S. 2010: "Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia". *Nature* 468: 1053-1060.
- Rivera, A. 2010: "Conducta simbólica: la muerte en el Musteriense y MSA". *Zephyrus* 65: 39-63.
- Robert, J. S. 2008: "Taking old ideas seriously: Evolution, development, and human behavior". *New Ideas in Psychology* 26: 387-404.
- Roebroeks, W. y Verpoorte, A. 2009: "A 'language-free' explanation for differences between the European Middle and Upper Paleolithic record". En R. Botha y C. Knight (eds.): *The Cradle of Language*. Oxford University Press. New York: 150-166.
- Rosas, A. 2010: *Los neandertales*. CSIC/Catarata. Madrid.
- Rosen, G. D.; Bai, J.; Wang, Y.; Fiondella, C. G.; Threlkeld, S. W.; LoTurco, J. J. y Galaburda, A. M. 2007: "Disruption of neuronal migration by RNAi of *Dyx1c1* results in neocortical and hippocampal malformations". *Cerebral Cortex* 17: 2562-2572.
- Savage-Rumbaugh, E. S. 1986: *Ape Language: From Conditioned Response to Symbol*. Columbia University Press. Nueva York.
- Shaywitz, S. E. y Shaywitz, B. A. 2005: "Dyslexia (Specific Reading Disability)". *Biological Psychiatry* 57: 1301-1309.
- Sholtis, S. y Weiss, K. M. 2005: "Phenogenetics: genotypes, phenotypes, and variation". En B. Hallgrímsson y B. K. Hall (eds.): *Variation*. Elsevier. Amsterdam: 499-523.
- Sikela, J. M. 2006: "The jewels of our genome: the search for the genomic changes underlying the evolutionarily unique capacities of the human brain". *PLoS Genetics* 2: e80.
- Singer, T.; McConnell, M. J.; Marchetto, M. C. N.; Coufal, N. G. y Gage, F. H. 2010: "LINE-1 retrotransposons: mediators of somatic variation in neuronal genomes?". *Trends in Neuroscience* 33: 345-354.
- Slobin, D. 2006: "Cross-linguistic comparative approaches to language acquisition". En K. Brown (ed.): *Encyclopedia of Language and Linguistics* 3. Elsevier. Oxford: 299-301.
- Smith, F. H. y Trinkaus, E. 1991: "Les origines de l'homme moderne en Europe centrale: Un cas de continuité". En J. J. Hublin y A. M. Tillier (eds.): *Aux Origines d'Homo sapiens. Nouvelle Encyclopédie Diderot*. Presses Universitaires de France. Paris: 251-290.
- Soffer, O.; Adovasio, J. M. y Hyland, D. C. 2000: "The 'Venus' figurines. Textiles, basketry, gender, and status in the Upper Palaeolithic". *Current Anthropology* 41: 511-525.
- Spiteri, E.; Konopka, G.; Coppola, G.; Bomar, J.; Oldham, M.; Ou, J.; Vernes, S. C.; Fisher, S. E.; Ren, B. y Geschwind, D. H. 2007: "Identification of the transcriptional targets of *FOXP2*, a gene linked to speech and language, in developing human brain". *American Journal of Human Genetics* 81: 1144-1157.
- Stringer, C. B.; Finlayson, J. C.; Barton, R. N. E.; Fernández-Jalvo, Y.; Cáceres, I.; Sabin, R. C.; Rhodes, E. J.; Currant, A. P.; Rodríguez-Vidal, J.; Giles-Pacheco, F. y Riquelme-Cantal, J. A. 2008: "Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 105: 14319-14324.
- Sultana, R.; Yu, C.; Yu, J.; Munson, J.; Chen, D.; Hua, W.; Estes, A.; Cortes, F.; de la Barra, F.; Yu, D.; Haider, S. T.; Trask, B. J.; Green, E. D.; Raskind, W. H.; Distèche, C. M.; Wijsman, E.; Dawson, G.; Storm, D. R.; Schellenberg, G. D. y Villacres, E. C. 2002: "Identification of a novel gene on chromosome 7q11.2 interrupted by a translocation breakpoint in a pair of autistic twins". *Genomics* 80: 129.
- Taipale, M.; Kaminen, N.; Nopola-Hemmi, J.; Haltia, T.; Myllyluoma, B.; Lyytinen, H.; Muller, K.; Kaaranen, M.; Lindsberg, P. J.; Hannula-Jouppi, K. y Kere, J. 2003: "A candidate gene for developmental dyslexia encodes a nuclear tetratricopeptide repeat domain protein dynamically regulated in brain". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 100: 11553-11558.
- Tattersall, I. 1998: *Becoming Human: Evolution and Human Uniqueness*. Harcourt Brace. New York.
- Trinkaus, E. 2005: "Early modern humans". *Annual Review of Anthropology* 34: 207-230.
- Trinkaus, E. 2007: "Human evolution: Neanderthal gene speaks out". *Current Biology* 17: R917-R918.
- Vallender, E. J.; Mekel-Bobrov, N. y Lahn, B. T. 2008: "Genetic basis of human brain evolution". *Trends in Neuroscience* 31: 637-644.
- Van der Geer, A.; Dermitzakis, M. y De Vos, J. 2006: "Crete before the Cretans: the reign of dwarfs". *Pharos: Journal of the Netherlands Institute in Athens* 13: 119-130.

- Vargha-Khadem, F.; Gadian, D. G.; Copp, A. y Mishkin, M. 2005: "FOXP2 and the neuroanatomy of speech and language". *Nature Reviews Neuroscience* 6: 131-138.
- Varki, A.; Geschwind, D. H. y Eichler, E. E. 2008: "Explaining human uniqueness: genome interactions with environment, behaviour and culture". *Nature Reviews Genetics* 9: 749-763.
- Vernes, S. C.; Spiteri, E.; Nicod, J.; Groszer, M.; Taylor, J. M.; Davies, K. E.; Geschwind, D. H. y Fisher, S. E. 2007: "High-throughput analysis of promoter occupancy reveals direct neural targets of FOXP2, a gene mutated in speech and language disorders". *American Journal of Human Genetics* 81: 1232-1250.
- Vernes, S. C.; Newbury, D. F.; Abrahams, B. S.; Winchester, L.; Nicod, J.; Groszer, M.; Alarcón, M.; Oliver, P. L.; Davies, K. E.; Geschwind, D. H.; Monaco, A. P. y Fisher, S. E. 2008: "A functional genetic link between distinct developmental language disorders". *New England Journal of Medicine* 359: 2337-2345.
- Walsh, D. 2007: "Development: three grades of ontogenetic involvement". En M. Matthen y C. Stephens (eds.): *Handbook of the Philosophy of Science* 3, Philosophy of Biology. North-Holland. Amsterdam: 179-199.
- Wang, Y.; Paramasivam, M.; Thomas, A.; Bai, J.; Kaminen-Ahola, N.; Kere, J.; Voskuil, J.; Rosen, G. D.; Galaburda, A. M. y Loturco, J. J. 2006: "DYX1C1 functions in neuronal migration in developing neocortex". *Neuroscience* 143: 515-522.
- West-Eberhard, M. J. 2003: *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press. Oxford.
- West-Eberhard, M. J. 2005: "Developmental plasticity and the origin of species differences". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 102: 6543-6549.
- White, S. A. 2011: "Genes and vocal learning". *Brain and Language* 26: 21-28.
- Zilhão, J.; Angelucci, D. E.; Badal-García, E.; D'Errico, F.; Daniel, F.; Dayet, L.; Douka, K.; Higham, T. F.; Martínez-Sánchez, M. J.; Montes-Bernárdez, R.; Murcia-Mascarós, S.; Pérez-Sirvent, C.; Roldán-García, C.; Vanhaeren, M.; Villaverde, V.; Wood, R. y Zapata, J. 2010: "Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neanderthals". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 107: 1023-1028.