

**Los peligros de la interpretación de las evidencias indirectas
sobre la evolución del lenguaje:
dextralidad y capacidad lingüística de los Neandertales¹**

Antonio BENÍTEZ-BURRACO
Universidad de Huelva

Víctor M. LONGA
Universidade de Santiago de Compostela

RESUMEN: La cuestión de las capacidades lingüísticas de *Homo neanderthalensis* ha sido muy debatida, y se han sostenido muy diferentes argumentos a favor de esas capacidades. Recientemente, Frayer & al. (2010, 2011) han defendido que los Neandertales tenían capacidades lingüísticas similares a las de los humanos modernos. Esos trabajos son interesantes, dado que sostienen que esa idea es apoyada por diferentes evidencias (dextralidad, anatomía, conducta moderna, simbolismo o ADN fósil). El presente artículo, de corte metodológico, pretende defender la necesidad de cautela al utilizar evidencias indirectas referidas a la evolución del lenguaje. Mostraremos que ninguna de esas evidencias es concluyente para sostener que los Neandertales tenían lenguaje complejo.

PALABRAS CLAVE: Lenguaje, Neandertales, dextralidad, lateralización, simbolismo, FOXP2.

ABSTRACT. Much ink has been spilt to discuss linguistic capabilities of *Homo neanderthalensis*. Many different arguments have been brought to the fore as regards those capabilities. Recently, Frayer & al. (2010, 2011) have argued that Neanderthals had linguistic capabilities similar to those found in humans today. Both papers are undoubtedly worth considering, because they judge their conclusion to be supported by several independent lines of evidence (right-handedness, anatomy, modern behavior, symbolism or fossil DNA). Our paper aims at showing, from a methodological perspective, that caution is required when dealing with indirect evidence on language evolution. We will argue that none of those lines of evidence is conclusive enough to claim that Neanderthals were endowed with complex language.

KEYWORDS: Language, Neanderthals, right-handedness, lateralization, symbolism, FOXP2.

¹ Este trabajo se ha realizado al amparo del proyecto de investigación “Biolingüística: evolución, desarrollo y fósiles del lenguaje” (ref.: FFI2010-14955), subvencionado por el Ministerio de Ciencia e Innovación y cofinanciado parcialmente por fondos FEDER.

1. INTRODUCCIÓN

Dado que el lenguaje es sin duda uno de los rasgos más característicos de nuestra especie, «Cuando pensamos en nuestros orígenes, acabamos centrándonos automáticamente en el lenguaje» (Leakey & Lewin 1992: 201). Por esa razón es comprensible el gran interés mostrado por disciplinas como la Paleoantropología o la Arqueología por tratar de establecer cuándo pudo surgir el lenguaje y, en especial, qué especies homínidas pudieron o no poseer lenguaje complejo (entendiendo por «lenguaje complejo» el «human language in the modern sense», en palabras de Arbib 2005: 21). Aunque han existido propuestas a favor y en contra de la posesión de lenguaje en prácticamente todas las especies de homínidos, sin duda alguna donde se ha generado más polémica al respecto (traducida en la existencia de una vasta bibliografía, con posiciones muy encontradas) ha sido con respecto a *Homo neanderthalensis*, dada la cercanía (e incluso coexistencia, tanto en Europa como en el Corredor Levantino) de esta especie con la nuestra, *Homo sapiens* o Humanos Anatómicamente Modernos (en adelante, HAM). Esa discusión, que incluso no ha estado (ni está) libre de aspectos ideológicos difícilmente compatibles con una perspectiva puramente científica (*cf.* Balari *et al.* 2010), es difícil de resolver: dado que ni el lenguaje ni las estructuras anatómicas que lo hacen posible fosilizan, para tratar de indagar en la filogenia del lenguaje es necesario centrarse en variadas evidencias indirectas proporcionadas por los restos materiales de los registros arqueológico y fósil (restos anatómicos duros, tecnología, simbolismo, impresiones de componentes blandos como endocráneos, estrategias de caza, tipos de asentamiento, organización social, etc). Sin embargo, las evidencias indirectas no admiten una interpretación diáfana, sino que para ello es obligado hacer inferencias, y muchas veces esas inferencias pueden ser equívocas, esto es, no probatorias.

Muy recientemente se han publicado varios trabajos que se suman a esa discusión a partir de la presentación y la consideración de evidencias de dextralidad en los Neandertales, asumiendo la posible relación de esta característica con la lateralización cerebral y la existencia de lenguaje en esa especie: uno de esos artículos es Frayer *et al.* (2010), que sostiene que los Neandertales «had linguistic capacities similar to living humans» (Frayer *et al.* 2010: 113); otro trabajo, Frayer *et al.* (2011), retrotrae aún más la existencia de una «modern language capacity» (Frayer *et al.* 2011: 14) (*cf.* también Lozano *et al.* 2009), atribuida a homínidos de hace medio millón de años basándose en evidencias procedentes de la Sima de los Huesos, Atapuerca. Aunque es obvio que los artículos referidos no son los primeros en aducir la presencia de lenguaje en homínidos previos a partir del análisis de la preferencia manual, lo cierto es que son especialmente interesantes porque, frente a otros muchos que sostienen esa misma idea a partir del análisis de un único aspecto (por ejemplo, tecnología, o bien simbolismo, etc.), los indicados, y especialmente el primero, señalan que otras evidencias apuntan a la misma conclusión; con las palabras de Frayer *et al.* (2010: 122), «There have now emerged numerous new reasons from different data sources [...], to reject the notion that Neandertals lacked linguistic competence»; de este modo, la

conjunción de evidencias de muy diferente naturaleza apunta en conjunto a la existencia de un lenguaje complejo en los Neandertales.

En concreto, Frayer *et al.* (2010) se centran en el análisis de las marcas existentes en siete dientes neandertales (incisivos y caninos) de la cueva de Vindija (Croacia), datados en 32 ka (1 ka = 1.000 años) (Frayer *et al.* 2011 analizan además fósiles anteriores de otros yacimientos). Esas marcas, presentes en las caras exteriores de los dientes, revelan actividades que fueron realizadas con la mano derecha. El análisis de esos dientes (junto al efectuado en dientes pertenecientes a otros especímenes neandertales) revela que la *ratio* de dextralidad era de cerca de un 90%; pues bien, dado que «preferential right-handedness is a defining feature of modern *Homo sapiens*, tied to brain laterality and language with the ~9:1 ratio of right- to left- handers — a reflection of the link between left hemispheric dominance and language» (Frayer *et al.* 2010: 113), los autores infieren que una misma *ratio* entre Neandertales y humanos modernos en cuanto a la dextralidad presupone la posesión de lenguaje complejo por parte de los primeros. Además, a juicio de los dos trabajos citados, este resultado es apoyado de manera adicional, independiente y muy clara, por otros hallazgos recientes que en la misma medida apuntan a capacidades lingüísticas avanzadas en la especie referida: la posesión del gen *FOXP2* por los Neandertales (Frayer *et al.* 2010, 2011) y aspectos anatómicos y evidencias de conducta compleja y simbolismo en esa especie (Frayer *et al.* 2010).

Nuestro artículo, situado en un ámbito mayormente metodológico, tiene como objetivo central intentar mostrar que, a pesar del indudable interés de los resultados de Frayer *et al.* (2010, 2011), las inferencias que efectúan sobre la relación entre dextralidad y lenguaje son muy cuestionables, no siendo probatorias, pues admiten diferentes interpretaciones, y lo mismo sucede con respecto al resto de las evidencias aducidas. Este aspecto es muy claro en lo que concierne a la inferencia efectuada sobre *FOXP2*: la correlación establecida por Frayer *et al.* (2010, 2011) según la cual la presencia de *FOXP2* en los Neandertales es otra evidencia que indica lenguaje complejo no puede sostenerse desde premisas genéticas. De ese modo, mostraremos que ninguna de las evidencias aducidas por ambos trabajos es en sí misma probatoria de lenguaje complejo en los Neandertales, y en consecuencia tampoco el conjunto de ellas lo es. Dado que Frayer *et al.* (2010) consideran más evidencias que Frayer *et al.* (2011), ofreciendo así un panorama más abarcador, nos centraremos especialmente en el primer trabajo.

Con ese objetivo en mente, el artículo se organiza así: el apartado 2 analiza la (muy difícil y nada clara) relación entre dextralidad, lateralización y lenguaje, mostrando que la inferencia establecida por Frayer *et al.* (2010, 2011) según la cual la dextralidad presupone lenguaje es cuestionable. Por su parte, el apartado 3 trata brevemente por qué las reconstrucciones del tracto vocal neandertal no son en absoluto informativas sobre la presencia de lenguaje complejo, mientras que el 4 analiza las evidencias referidas por Frayer *et al.* (2010) sobre la supuesta sofisticación cultural y simbólica de los Neandertales. El 5 analiza la más que problemática inferencia, asu-

mida por Frayer *et al.* (2010, 2011), de que los Neandertales tenían *FOXP2*, ergo tenían lenguaje.

No es, por supuesto, nuestra intención tratar de erigir una especie de «Rubicón» entre nuestra especie y otros homínidos al cuestionar la presencia de lenguaje en los Neandertales, como a veces han sostenido los defensores de esa idea (*cf.* Trinkaus 2007), acusando a quienes no participan de ella de mantener una posición antropocéntrica que se traduce en un claro prejuicio anti-neandertal (*cf.* Balari *et al.* 2010 sobre esta cuestión). Sencillamente, sostendremos desde una óptica científica que el tipo de evidencias discutidas por Frayer *et al.* (2010, 2011) no pueden apoyar la existencia de lenguaje complejo en esa especie, aunque son posiblemente compatibles con la existencia de una continuidad en lo concerniente a aspectos (no nucleares) del lenguaje (oralidad, simbolismo, etc.; *cf.* notas 4 y 8).

2. DEXTRALIDAD, LATERALIZACIÓN Y (EVOLUCIÓN DEL) LENGUAJE

2.1. Evidencias fósiles y comparadas de la lateralización estructural y funcional del cerebro

Con respecto a la inferencia establecida por Frayer *et al.* (2010, 2011) sobre dextralidad, lateralización y lenguaje, cabría plantearse, para empezar, si el análisis de marcas en restos dentarios asociadas a la manipulación de objetos constituye el mejor medio para tratar de inferir la existencia en especies homínidas extintas de una lateralización de las tareas motoras. Por un lado, porque, tal como señalan los propios autores (*cf.* Frayer *et al.* 2010: 114), el recurso a este tipo de evidencias no está exento de dificultades metodológicas (*cf.* también Cashmore *et al.* 2008: 12). Por otro, porque, si bien tampoco están libres por completo de problemas a este respecto (Cashmore *et al.* 2008, Cashmore 2009), parece que otro tipo de evidencias fósiles/arqueológicas podrían resultar más concluyentes en este sentido, como es el caso de la anatomía ósea, determinados restos arqueológicos en forma de industrias líticas o de dibujos y, desde luego, los restos paleoneurológicos, cuya relevancia se discute más abajo.

En particular, se ha señalado que «tools are [...] an important piece of evidence for handedness evolution» (Uomini 2009: 416). De hecho, la determinación de la utilización diferencial de las manos en la fabricación y el uso de herramientas presenta la ventaja adicional de que permite establecer comparaciones más directas (y concluyentes) con otras especies de primates (*cf. infra*). En realidad, y tal como argumentamos en § 4, la consideración de las industrias líticas (y especialmente del modo en que se suceden en el tiempo los diversos tecno-complejos) podría ser aún más relevante a la hora de esclarecer el posible itinerario evolutivo del lenguaje que su posible papel en tanto que evidencia indicativa de un uso preferente de una de las dos manos en la manipulación de objetos (y en último término, de la lateralización funcional del cerebro), dado que podría permitir inferir el grado de estasis cultural, algo vinculable con la posible ausencia de lenguaje complejo.

Una última objeción que cabría hacer a este respecto sería la posible disparidad que existiría entre el escenario evolutivo resultante de la consideración de este tipo de marcas dentarias (en esencia, la presencia de índices de dextralidad modernos en *Homo neanderthalensis* según Frayer *et al.* 2010 y probablemente también en *Homo heidelbergensis* según Lozano *et al.* 2009 o Frayer *et al.* 2011) y los sugeridos por el resto de las evidencias mencionadas anteriormente, utilizadas también de forma habitual para inferir la prevalencia de la dextralidad en poblaciones homínidas extintas. Cashmore *et al.* (2008: 14), por ejemplo, señalan que si bien «dominance in metric and muscle properties has been shown for the Neanderthals», «earlier in the course of hominin evolution, the evidence for hand preference is much less clear, although it can be tentatively concluded from the evidence that a right-side dominance was present in *Homo* prior to the emergence of the Neanderthals». De hecho, además de en el Heidelbergensis, han existido propuestas según las cuales la dextralidad es un rasgo mucho más antiguo; por ejemplo, Toth (1985) sostiene, basándose en el análisis de diferentes herramientas en yacimientos de Kenia y España, que «there was a genetic basis for right-handedness by 1.4 to 1.9 million years ago, and that there may have already been a profound lateralization in the hominid brain with the two hemispheres becoming more specialized for different functions» (Toth 1985: 607). Es cierto que los trabajos de Toth no están exentos de controversia (*cfr.* la discusión al respecto en Cashmore *et al.* 2008: 15), pero en todo caso no lo es menos que muy pocos autores sostendrían que en esa época pudo existir ya un lenguaje complejo (*cfr.* también Holloway 1996: 95 sobre diferentes fósiles de *Homo erectus* e incluso de *Australopithecus* en los que parece igualmente existir «a right-handed pattern»).

Los estudios comparados con especies vivas no han ayudado necesariamente a esclarecer esta cuestión. Dejando al margen los problemas que entraña la propia definición de dextralidad (o de uso preferente de una mano) y su evaluación en los primates no humanos (Cashmore *et al.* 2008: 22-4, Cashmore 2009: 637), es cierto que una conclusión generalmente aceptada es que, al menos en términos poblacionales y especialmente cuando no se distingue explícitamente el tipo de tarea implicada, el grado de dextralidad es menor en los primates superiores (*cfr.* Corballis 2007, Cashmore *et al.* 2008, y las referencias allí citadas; *cfr.* además Hopkins *et al.* 2011 para una defensa explícita de la existencia de un sesgo a nivel poblacional a este respecto basado en una muestra especialmente amplia). Sin embargo, las evidencias sugieren simultáneamente que «the great ape clade (including humans) probably has a common effect at the individual level, such that a person can vary from ambidextrous to completely lateralised depending on the action» (Uomini 2009: 411). Significativamente, el mayor grado de lateralización se detecta en tareas relacionadas con «manual skill, tool use, bimanual complementarity, or sequence length» (Uomini 2009: 413), en lo fundamental, con tareas complejas, hasta el extremo de que «hand preference is strongest and most stable for ‘complex’ actions in at least three members of the great ape clade» (Uomini 2009: 416). La conclusión de Uomini (2009: 416) a este respecto no deja lugar a dudas en cuanto a la controversia en torno a la continuidad o discontinuidad de la lateralización funcional a este nivel: «the manipulative skills of human and non human apes are not qualitatively, but rather quantitatively, different». Ahora bien,

la caracterización que de la noción de «complejidad» se hace habitualmente en Primatología, a saber, en términos simplemente del número de elementos combinados o de los movimientos realizados para la consecución de una determinada tarea (MacNeillage *et al.* 1987, Hayashi & Matsuzawa 2003, Hayashi 2007) no parece suficientemente rigurosa si lo que se pretende es establecer comparaciones serias con el lenguaje. Téngase en cuenta en este sentido que la generación y comprensión de las oraciones constituyen tareas que demandan una gran capacidad computacional (*cf.* Balari *et al.* en prensa para una revisión).

Sea como fuere, parece evidente que los resultados que sistemáticamente sugieren que «hand preferences in humans and other apes are similarly influenced by the effects of task complexity» (Uomini 2009: 416) hacen de las marcas dentarias, a pesar de ser «the most direct method, yielding the largest samples» (Freyer *et al.* 2010: 115), evidencias no excesivamente adecuadas a la hora de inferir la lateralización de tareas motoras (complejas) en homínidos extintos y desde luego, la presencia de lenguaje. Cuando menos, parecería necesario que los autores hubiesen caracterizado la complejidad (en términos computacionales) de las tareas que han dado lugar a las marcas dentarias. Simultáneamente, este tipo de resultados comparados corroboran lo ya apuntado desde el campo de la Paleoantropología, en el sentido de que, si queremos recurrir a evidencias concernientes al patrón preferente de uso de las manos para realizar inferencias acerca del itinerario evolutivo del lenguaje, deben ser precisamente las que impliquen tareas más complejas en términos de procesamiento (como es el caso de la fabricación y manipulación de herramientas) las que sean objeto de consideración y análisis. En definitiva, y como afirman Watson & Hanbury (2007: 246), «once considered a uniquely human character [...] laterality is certainly a primate character, if not a more evolutionarily ancient one [...] Rather than conceptualizing laterality exclusively as a population-level characteristic, we now recognize that lateralized behavior occurs at the level of the individual».

Finalmente, y en relación con la tesis que defienden los autores, en el sentido de que la presencia de dextralidad en ellos constituiría una de las evidencias «confirming language capacity of Neandertals» (Freyer *et al.* 2010: 123), parece obligado tratar de valorar la genuina relación que existe entre dextralidad y lenguaje en las poblaciones humanas modernas. En realidad, la correlación positiva que se advierte entre la habilidad verbal general y la precocidad del desarrollo del lenguaje, por un lado, y el grado de lateralización en el manejo de la mano, por otro, y, en general, entre la lateralización y las habilidades cognitivas (incluyendo el lenguaje) solo parece ser responsable de una variación de alrededor del 1% en el índice de Habilidad General y en el coeficiente intelectual, y de un porcentaje semejante en lo que atañe al componente verbal del mismo (Nettle 2003). Natsopoulos *et al.* (2002: 223), por ejemplo, concluyen que no existe una «significant association of language proficiency with variations of lateralization regarding hand-preference and hand-skill» (lo que observan más bien es que la dextralidad o la siniestralidad extremas conllevan indistintamente una menor capacidad lingüística y manipulativa).

Es cierto que en más del 90% de las personas diestras los centros corticales implicados en el procesamiento lingüístico se localizan en el hemisferio izquierdo (Rasmussen & Milner 1977, Satz 1979). Sin embargo, no es menos cierto que en hasta un 30% de los que son zurdos dichos centros no presentan esta localización diferencial (Rasmussen & Milner 1977, Satz 1979). En términos estructurales la situación no es diferente, toda vez que las personas zurdas presentan, en términos generales, un mayor grado de simetría cerebral que las diestras (Foundas *et al.* 2002). Con independencia de que el grado de asimetría estructural pueda predecir adecuadamente el de asimetría funcional a este nivel (pero *cf.* subapartado 2.2), lo que resulta especialmente relevante a este respecto es que en los casos en los que el lenguaje se halla localizado en el hemisferio derecho no se advierten diferencias cualitativas en lo que atañe a las capacidades lingüísticas del individuo, como ilustra, por ejemplo, el caso clínico discutido por Foundas *et al.* (1994) en relación con el plano temporal. Significativamente también, Bishop (2001) no encontró asociación alguna entre la dominancia de una de las manos y la prevalencia de trastornos específicos del lenguaje y del habla. Selnes (2006: 422) resume acertadamente la disociación que puede existir entre el control motor de la manipulación y el procesamiento lingüístico:

Because of the overlapping representations of language and praxis in the posterior regions of the left hemisphere, the vast majority of right-handers develop both apraxia and aphasia after left hemisphere lesions [nótese que no es el caso de los zurdos]. In some patients, however, the representation of language functions and praxis are in separate hemispheres. [...] These cases of atypical language dominance in both right- and left-handers help demonstrate that aphasia and apraxia are dissociable, and provide support for the hypothesis that handedness is much more closely related to hemispheric laterality of motor control than to hemispheric laterality of language.

Por lo demás, la asociación entre el uso preferente de una mano y la asimetría funcional del cerebro durante el procesamiento lingüístico parece variar en función de la región cerebral de que se trate (Szaflarski *et al.* 2002). Es preciso tener presente además que la mayoría de las correlaciones entre dextralidad y localización de los «centros del lenguaje» en el hemisferio izquierdo concierne a las regiones frontales, si bien dicho procesamiento conlleva el reclutamiento de otras regiones corticales, así como de estructuras subcorticales (*cf. infra*).

Por tanto, no debe sorprender que exista un cierto consenso sobre que

handedness may not be an especially revealing indicator of asymmetry in nonhuman species, especially if they are quadrupedal and the forelimbs are primarily involved in locomotion. More compelling evidence comes from asymmetries of the brain (Corballis 2007: 2).

Y necesariamente también, cabría añadir, de la lateralización de tareas que no interfieran con la locomoción (revisadas igualmente en Corballis 2007: 2-4). Sea como fuere, tampoco este tipo de evidencias resulta necesariamente concluyente. Por lo que se refiere a la lateralización funcional, es, en sí misma, una característica arcaica dentro de los vertebrados (Bradshaw & Nettleton 1981; para evidencias concretas, *cf.*, por ejemplo, la abundante bibliografía citada por Corballis 2007: 2-3), mere-

ciendo la pena reseñar la antigüedad, en particular, de la lateralización funcional del control del habla (Corballis 1991). Por otro lado, y como es bien conocido, las principales asimetrías estructurales (incluyendo las concernientes a las áreas relacionados con el lenguaje en nuestra especie) están ya presentes en los primates superiores (Cantalupo & Hopkins 2001), antecediendo, asimismo, en el registro fósil (también en el caso de dichas áreas) a las propias evidencias de dextralidad, como atestigua, por ejemplo, la existencia de un área de Broca con un desarrollo semejante al que existe en el ser humano en los restos fósiles de *Homo habilis* (Holloway 1983, Tobias 1983) y acaso de *Australopithecus africanus* (Tobias 2003). Aunque la hipótesis de la continuidad no es universalmente aceptada (*cf.* Crow 2004), un escenario plausible a este respecto puede ser el que bosquejan Cashmore *et al.* (2008: 25), en el sentido de que

a precursor of laterality may have existed in the common ancestor several million years ago [...], while at the same time the much stronger laterality seen in *H. sapiens* may be a derived trait specific to humans [...] this means that the modern state of extreme brain lateralisation and hand preference is likely to have evolved in the hominin lineage after the divergence from the last common ancestor.

Sea como fuere, a la hora de realizar inferencias acerca de las posibles funciones (proto)lingüísticas que habrían tenido dichas estructuras en especies extintas de homínidos conviene tener presente dos cosas. En primer lugar, que una definición en términos meramente funcionales de las áreas cerebrales implicadas en el procesamiento del lenguaje constituye una simplificación manifiesta, si tenemos presente lo que estas áreas parecen hacer realmente *in vivo* (Kosik 2003). El caso del área de Broca permite, una vez más, atestiguar este extremo: considerada tradicionalmente como el «área de la sintaxis», actualmente se cree que su papel durante el procesamiento sintáctico se restringiría a la computación de determinados aspectos de la comprensión y la generación de la oración (Grodzinsky 2000), aunque formando parte simultáneamente del sustrato del componente fonológico de la memoria de trabajo verbal (Blumstein 1998, Desmond & Fiez 1998, Martin *et al.* 1999, Uylings *et al.* 1999, Kaan & Stowe 2002); al mismo tiempo, intervendría en tareas de índole no lingüística, de carácter motor y relacionadas fundamentalmente con el reconocimiento de acciones (Schubotz & Fiebach 2006, Fadiga *et al.* 2009).

En segundo lugar que, debido a lo que puede caracterizarse como «el problema forma-función» (*cf.* Balari *et al.* en prensa y Benítez-Burraco & Longa en prensa), la presencia de una determinada estructura biológica no presupone la existencia de la función asociada a dicha estructura en otra especie diferente (como tampoco la inexistencia de una determinada estructura biológica presupone la inexistencia de la función asociada a dicha estructura en otra especie diferente), como ilustra el hecho de que el área cerebral homóloga al área de Broca humana contenga en los primates neuronas especulares implicadas en el control motor manual (Rizzolatti & Arbib 1998). Cabe plantear, desde luego, que durante la evolución de la especie humana ha debido producirse una reutilización con fines lingüísticos de las correspondientes áreas homólogas presentes en nuestros antepasados (Cantalupo & Hopkins 2001), pero no es menos cierto que por el momento no parece posible inferir dicho cambio basándose exclusi-

vamente en evidencias concernientes a la lateralización estructural y funcional de dichas regiones.

2.2. Lateralización y lenguaje

En relación con la tesis defendida por los autores acerca de la correlación entre dextralidad, lateralización y lenguaje en los Neandertales, sostenida por Frayer *et al.* (2010) (y Frayer *et al.* 2011), la cuestión anterior debe llevarnos necesariamente a una discusión adicional, a saber, en qué sentido y en qué medida el lenguaje se encuentra realmente lateralizado estructural y funcionalmente (más allá de las correlaciones apuntadas anteriormente en el contexto de las relaciones entre el uso preferente de una mano y la localización de los centros del lenguaje) y sobre todo, si el hecho de que el lenguaje pueda encontrarse lateralizado (y en definitiva, estar localizado en el hemisferio izquierdo) es relevante en relación con su genuina naturaleza. En caso contrario, no parecería que la determinación de la evolución de dicho patrón de lateralización permitiese realizar inferencias legítimas acerca de posibles modificaciones acaecidas en dicha naturaleza.

Ciertamente, las «áreas del lenguaje» presentan una significativa lateralización estructural, de modo que, por ejemplo, el plano temporal del hemisferio izquierdo es mayor en el 65-95% de los individuos (Selnes & Whitaker 2006: 242), si bien esta circunstancia afecta en realidad a todas las estructuras cerebrales. Por lo demás, este tipo de asimetrías se detecta también a nivel microscópico, tanto en las áreas posteriores como anteriores (Amunts *et al.* 1999). Del mismo modo, el lenguaje puede considerarse lateralizado funcionalmente en lo que concierne al procesamiento de sus aspectos estructurales básicos (morfología, sintaxis, fonología, etc.). Además, esta «lateralización del lenguaje» está presente, en lo sustancial, desde el momento del nacimiento (Friederici 2006), lo que sugiere que existe una notable continuidad a este respecto a lo largo del desarrollo tanto en términos estructurales (por ejemplo, al nacer se observa ya un mayor tamaño del plano temporal del hemisferio izquierdo o una menor extensión de la cisura de Silvio del hemisferio derecho [Witelson & Pallie 1973]), como funcionales (en ese momento se advierte, asimismo, una activación preferente de dichas áreas en respuesta a estímulos de naturaleza sonora, que es especialmente importante en el caso del plano temporal [Dehaene-Lambertz *et al.* 2002], aunque es cierto que en una primera instancia esta activación asimétrica no parece depender de la naturaleza específicamente lingüística del estímulo).

Sin embargo, el escenario se enfrenta a diferentes problemas. En primer lugar, existe un significativo desajuste entre los índices de lateralización estructural y funcional relativos a las áreas implicadas en el procesamiento del lenguaje (65-95% y > 95%, respectivamente, en el caso del plano temporal; *cfr.* Selnes & Whitaker 2006: 242), lo que puede condicionar, en particular, las inferencias que a este respecto puedan hacerse a partir de endocráneos de homínidos extintos. Del mismo modo, en ocasiones se observa la existencia de una lateralización estructural en ausencia de lateralización funcional. Como señalan Selnes & Whitaker (2006: 242),

recent studies have demonstrated that cortical asymmetries may be present even in the absence of any known asymmetry or lateralization at the functional level. Moreover, it has become increasingly clear that regional hemispheric asymmetries can best be interpreted in the context of overall hemisphere asymmetries. The overall volume of the right hemisphere is greater than that of the left, suggesting that, for most individuals, there is more brain tissue in the right than left hemisphere.

En segundo lugar, y como indican los propios Frayer *et al.* (2010: 122), «the left/right relationships are sometimes reversed». Existe constancia de este tipo de «transferencias del lenguaje» al hemisferio derecho en ciertas patologías, transferencias que son posibles gracias a la plasticidad neuronal inherente a las estructuras implicadas en el procesamiento lingüístico (Thomas *et al.* 1997, Liégeois *et al.* 2008). De igual modo, se ha documentado una organización «especular» del lenguaje en individuos zurdos. Como discuten Duffau *et al.* (2008: 3197),

both intraoperative results and postsurgical transitory dysphasia support the major role of the R[ight]H[emisphere] in language in left-handers, and provide new insights into the anatomo-functional cortico-subcortical organization of the language networks in the RH-suggesting a “mirror” configuration in comparison to the left hemisphere.

Tal como se apuntaba anteriormente, posee una especial relevancia a este respecto el hecho de que en este tipo de configuraciones alternativas de los «centros lingüísticos» la integridad del lenguaje no se ve sustancialmente afectada en términos cuantitativos ni cualitativos (Liégeois *et al.* 2008 y las múltiples referencias allí recogidas). Claramente, el panorama general a este respecto es más complejo de lo que parecería en una primera instancia, toda vez que «hemispheric specialization is a complex trait varying in normals in relation to different factors like handedness and gender, as well as language tasks and brain regions» (Josse & Tzourio-Mazoyer 2004: 10).

En tercer lugar, la importancia de esta lateralización estructural y funcional del lenguaje (e incluso de su presencia en etapas iniciales del desarrollo ontogenético) queda necesariamente reducida por la continuidad evolutiva que manifiesta este tipo de asimetrías, en términos estructurales, aunque también funcionales, tal como se describió anteriormente.

En cuarto lugar, conviene subrayar que la mayor parte de las evidencias de este tipo conciernen a estructuras corticales concretas, en particular, al área de Broca y al plano temporal (incluyendo el área de Wernicke). Ahora bien, los estudios de neuroimagen han permitido refinar sustancialmente los modelos neurolingüísticos iniciales que veían en estas dos áreas el sustrato fundamental del lenguaje. Actualmente se sabe que, tal como se apuntó en § 2.1, determinadas estructuras subcorticales (en particular, los ganglios basales) intervienen de modo decisivo en la planificación de las rutinas implicadas en la fonación y en la sintaxis (Lieberman 2002: 43), hasta el punto de que en algunos modelos actuales dichas estructuras representan el sustrato del secuenciador que conforma el dispositivo computacional que constituiría el componente fundamental del lenguaje (Lieberman 2000, 2002, 2006). De hecho, es posible que la aparición evolutiva de este dispositivo computacional sea el paso realmente crucial en

la emergencia del lenguaje complejo o moderno (Balari & Lorenzo 2008, 2009, Balari *et al.* 2011, Balari *et al.* en prensa). Si esta fuera la clave, la importancia que cabe adjudicar, en particular, al área de Wernicke, implicada fundamentalmente en tareas de índole semántica (Damasio *et al.* 1996), quedaría sustancialmente reducida y por consiguiente, el valor que podría tener la datación de la antigüedad de la lateralización estructural o funcional de esta región para justificar la presencia de lenguaje moderno en otras especies de homínidos.

Algo semejante cabría decir del área de Broca, aunque en este caso su relevancia podría ser mayor si se tiene en cuenta el tipo de tareas de las que parece ocuparse y especialmente, su posible papel como componente de la memoria de trabajo verbal (*cfr. supra*); de todos modos, se han sugerido posibles efectos alternativos de aquella reutilización con fines lingüísticos de las áreas homólogas a las de este tipo presentes en nuestros antepasados, como su reclutamiento para el control del lenguaje hablado, permitiendo la transferencia del control de la articulación desde el sistema nervioso autónomo (como ocurre en primates) al encéfalo (Deacon 2000).

Sea como fuere, lo cierto es que, a diferencia de lo que sucede con dichas áreas, el mayor desarrollo de las estructuras subcorticales implicadas en el procesamiento del lenguaje corresponde al hemisferio derecho y no al izquierdo, como atestigua paradigmáticamente el caso del núcleo caudado (Watkins *et al.* 2001). Del mismo modo, existen evidencias de una mayor activación de la porción derecha de este tipo de estructuras en aspectos nucleares del procesamiento lingüístico, como determinados aspectos de la morfología derivativa (Marangolo & Piras 2010). Finalmente, no puede obviarse tampoco la circunstancia de que conforme se incrementa la complejidad del mensaje que es preciso codificar/decodificar se produce un reclutamiento progresivo de otras regiones corticales, fundamentalmente como consecuencia de un incremento de la demanda computacional por parte de la memoria de trabajo verbal, incluyendo diversas regiones del hemisferio cerebral derecho (Just *et al.* 1996).

Cuestión aparte sería el hecho de que la delimitación anatómica precisa y la interpretación en términos funcionales (lingüísticos) de todas estas áreas entrañan, al mismo tiempo, manifiestas dificultades. Dejando aparte su posible carácter multifuncional (tal como atestigua el caso del área de Broca, discutido anteriormente), lo cierto es que el patrón de activación de estos supuestos «centros del lenguaje» difiere (en cierta medida) (1) según la naturaleza de las tareas de computación que es preciso realizar y (2) de un individuo a otro durante la realización de una misma tarea, mientras que su localización precisa varía (en cierta medida) (1) a lo largo de la ontogenia, (2) con el aprendizaje de una L2, (3) en respuesta a la ocurrencia de daños cerebrales de diverso alcance y localización, (4) en función de la historia (clínica) del individuo y, en general, (5) en virtud del ambiente lingüístico al que se ha visto expuesto el sujeto durante su desarrollo (para una revisión, *cfr.* Benítez-Burraco 2005).

En último término, todos los problemas discutidos antes remiten a las grandes limitaciones con que la neurobiología aborda el análisis del lenguaje, que a la fuerza condicionan la validez y relevancia de las posibles inferencias que se puedan hacer

sobre las capacidades lingüísticas (de nuestra especie o de una emparentada) a partir del examen de las estructuras neuronales y de sus funciones (o de sus restos fósiles). Como acertadamente señalan Poeppel & Embick (2005: 2),

Linguistic and neuroscientific studies of language operate with objects of different granularity. In particular, linguistic computation involves a number of fine-grained distinctions and explicit computational operations. Neuroscientific approaches to language operate in terms of broader conceptual distinctions.

Aunque algunas de las distinciones lingüísticas más básicas (sintaxis / semántica léxica / fonología) encuentran un reflejo en los datos biológicos, se trata de dominios generales del lenguaje y no de tareas computacionales precisas (de hecho, implican multitud de representaciones y computaciones diferentes). Nuestra impresión es que el tipo de modificaciones que consideramos cruciales en la aparición del lenguaje (en particular, el acoplamiento de un secuenciador a un dispositivo de memoria ampliado para generar un dispositivo computacional de régimen superior, sensible al contexto), no dependerían tanto de la localización hemisférica precisa de determinadas áreas, sino fundamentalmente de un incremento de masa cerebral (que de un modo aproximado quizás podría atestigüarse mediante evidencias fósiles) y sobre todo, de la aparición de nuevos patrones de interconexión entre estructuras preexistentes, los cuales no fosilizan (*cfr.* Balari & Lorenzo 2009, Balari *et al.* 2011, Balari *et al.* en prensa).

2.3. Aspectos genéticos de la lateralización: implicaciones para la evolución del lenguaje

Para terminar, merece la pena examinar brevemente las evidencias de tipo genético que se han aducido para tratar de justificar la importancia que la modificación del patrón de lateralización cerebral tendría en relación con la aparición del lenguaje. Fenómenos como la elevada prevalencia del uso de la mano derecha en las poblaciones humanas (*cfr. supra*) o la presencia de patrones estables de lateralización estructural y funcional desde el momento del nacimiento (*cfr. supra*) han llevado a plantearse si la dominancia de la mano derecha y, por extensión, la dominancia y la asimetría cerebrales tienen una base genética (McManus 1985, Lalland *et al.* 1995, Yeo *et al.* 1997). Sin embargo, los resultados a este respecto han sido muy variables y en general, poco concluyentes. Se ha sugerido que dicha dominancia (1) dependería de un único gen (Klar 1996), (2) de dos genes con cuatro alelos (Levy & Nagylaki 1972), (3) sería un carácter multifactorial (Francks *et al.* 2002, Francks *et al.* 2003), (4) dependería de factores hormonales (Olsson & Ingvar 1991) o (5) sería incluso un carácter transmitido culturalmente (Bishop 2001)², si bien el peso del ambiente parece ser más importante cuando domina la mano izquierda (Geschwind *et al.* 2002).

² Téngase en cuenta que la importancia de la imitación en el establecimiento del patrón de uso de las manos en la especie humana es un hecho contrastado (Fagard & Lemoine 2006; *cfr.* Hopkins

La propuesta más conocida a este respecto es la de Crow (2002, 2008), quien sostiene que la aparición del lenguaje vendría directamente ligada a la modificación del patrón de lateralización cerebral: «if the innovation that allowed the evolution of language was genetic [...] lateralisation of function in the brain (Broca's hypothesis) is the only current candidate mechanism» (Crow 2008: 43). Según Crow, dicha modificación habría sido causada probablemente por diversos eventos de reordenación cromosómica que habrían afectado al gen de la protocadherina 11 (en esencia, una duplicación del gen con transposición al cromosoma Y, seguida de una inversión y de una modificación de la copia correspondiente a este último cromosoma) (Crow 2002, Williams *et al.* 2006). En nuestra especie la expresión de ambos genes sería diferente en los dos sexos (Sargent *et al.* 1996), lo que casaría con la variación sexual encontrada en el grado de lateralización y de habilidad lingüística en el ser humano (Leask & Crow 2001).

A primera vista, esta hipótesis tiene a su favor el hecho de que en los primates superiores no se observa la disparidad sexual en el grado de lateralización, ni consecuentemente de habilidad manual, que caracteriza a nuestra especie, lo que sería compatible con la datación del evento de translocación, que se habría producido tras la separación entre la línea evolutiva que condujo a la aparición de la especie humana y la que dio lugar a las restantes especies actuales de primates (Williams *et al.* 2006). Una evidencia adicional que podría corroborar la validez de la hipótesis sería la reciente constatación de que la delección del gen en individuos de sexo masculino da lugar a un trastorno grave del lenguaje (Speevak & Farrell 2011).

Simultáneamente, esta hipótesis debe enfrentarse a la circunstancia de que el momento en que se produjo la translocación (alrededor de 6 Mya [millones de años], mientras que la inversión del fragmento translocado y las posteriores modificaciones acaecidas en él serían algo posteriores; *cf.* Williams *et al.* 2006) no parece casar con la relativa modernidad de las restantes evidencias empleadas convencionalmente para atestiguar la presencia de lenguaje (*cf.* § 4), y ni siquiera con la aparición de índices de dextralidad modernos en la línea de los homínidos, tal como se discutió antes. Conviene recordar, asimismo, la reducida contribución, en términos cuantitativos, de la lateralización al componente verbal de la actividad cognitiva, a la que también se hizo mención anteriormente.

Adicionalmente, es preciso tener en cuenta la entidad de las evidencias genéticas que parecen cuestionar el número y la localización de los posibles genes implicados (mencionadas arriba y revisadas *in extenso* en Corballis 2007: 7-10), como también las nutridas evidencias que sugieren que la evolución de otros genes podría desempeñar un papel mucho más relevante a este respecto (para una revisión, *cf.* Benítez-Burraco 2009: 305-17, 319-31 y Balari *et al.* en prensa). Finalmente, no puede perderse de vista la circunstancia de que las diferencias de expresión del gen candidato propuesto por Crow que se observan entre los dos sexos (y que estarían ligadas,

2006 para una interpretación en términos evolutivos); en cierta medida, este efecto se observa también en primates (McGrew & Marchant 1992, Lonsdorf & Hopkins 2005).

como ya se mencionó, a una [ligera] variación en el grado de lateralización y de habilidad lingüística) casan difícilmente con las múltiples evidencias que sugieren que, dejando al margen los factores de relevancia sociolingüística, existiría una sustancial identidad entre hombres y mujeres en lo concerniente a los aspectos básicos del procesamiento lingüístico y de su itinerario de adquisición. Como señala Wallentin (2009: 175) en las conclusiones de su trabajo de revisión sobre esta cuestión, «large studies have been conducted on sex differences in verbal abilities within the normal population, and a careful reading of the results suggests that differences in language proficiency do not exist. Early differences in language acquisition show a slight advantage for girls, but this gradually disappears». Por lo demás, y lo que resulta aún más relevante en relación con lo discutido en este trabajo, tampoco se advierten diferencias significativas en lo concerniente a la organización y el funcionamiento de las áreas cerebrales implicadas en el procesamiento del lenguaje: «overall results from studies on regional grey matter distribution [...] indicate no consistent differences between males and females in language-related cortical regions. Language function [...] also fails to show sex differentiation» (Wallentin 2009: 175).

En resumen, el escenario que plantean las relaciones entre dextralidad, lateralización y lenguaje no resulta especialmente esclarecedor desde el punto de vista evolutivo. La dextralidad moderna parece ser, efectivamente, un rasgo neandertal (e incluso retrotraerse hasta el *Homo heidelbergensis*, si no antes). Simultáneamente las principales asimetrías estructurales y funcionales relacionadas con la lateralización constituyen un rasgo arcaico en nuestro linaje, puesto que aparecen ya en los restantes primates (y en el caso de las áreas cerebrales relacionadas con el lenguaje pueden encontrarse evidencias al respecto en todo el género *Homo*). Al mismo tiempo, las relaciones en nuestra propia especie entre dextralidad y lenguaje, y sobre todo, entre lateralización y lenguaje, sugieren que la genuina idiosincrasia del lenguaje no depende, en lo fundamental, de un patrón concreto de lateralización estructural y funcional de los centros neuronales que contribuyen al procesamiento lingüístico, sino fundamentalmente, de un programa de interconexión específico que conecte funcionalmente determinados dispositivos neuronales, los cuales no pueden caracterizarse legítimamente en términos funcionales (esto es, según las formas de comportamiento manifiesto a las que contribuyen), sino en términos de las actividades que desarrollan (y siempre teniendo en cuenta que el sustrato de tales dispositivos puede radicarse en ciertas circunstancias en el hemisferio derecho). Por último, las evidencias genéticas nos sitúan en un escenario en el que las mutaciones (o las reordenaciones cromosómicas) supuestamente responsables del aumento del índice de dextralidad en las especies más modernas del género *Homo* serían, no obstante, excesivamente antiguas.

Sin embargo, por reveladora que sea, no es la cuestión de la dextralidad la única evidencia según Frayer *et al.* (2010) de capacidades lingüísticas complejas en los Neandertales. Más bien, todo lo contrario, pues «there are many independent lines of evidence confirming language capacity of Neandertals» (Frayer *et al.* 2010: 123), en tanto que confluyen con su inferencia de lenguaje a partir del modelo manual. Los siguientes apartados analizan por turno las restantes evidencias aducidas por los auto-

res, como son aspectos de la anatomía del tracto vocal, conducta cultural y simbólica avanzada, y análisis del ADN fósil (aspecto este también apuntado por Frayer *et al.* 2011). Tales apartados mostrarán que esas evidencias son mucho menos claras de lo que asumen Frayer *et al.* (2010): ninguna de ellas es, en realidad, concluyente a favor de la posesión de lenguaje complejo en Neandertales. Algunas de ellas, como la reconstrucción de la anatomía del tracto vocal (§ 3) es inconcluyente, y la evidencia simbólica (§ 4) es muy polémica; por otro lado, la inferencia efectuada por Frayer *et al.* (2010, 2011) a partir de la evidencia de ADN fósil, según la cual la presencia de la variante moderna de *FOXP2* en los Neandertales indica que poseían lenguaje complejo (§ 5), se sostiene sobre una muy precipitada interpretación, seguramente incompatible con los actuales conocimientos sobre biología del desarrollo.

3. ANATOMÍA DEL TRACTO VOCAL

Aunque Frayer *et al.* (2010: 113) reseñan la falta de acuerdo al respecto, según esos autores, «anatomical studies of Neandertal fossils» son otra evidencia que puede apuntar, de manera convergente con el resto de ellas, a la posesión de lenguaje por parte de los Neandertales. En concreto, aluden a la cuestión de las capacidades fonatorias del tracto vocal (laringe y tracto vocal supralaríngeo) neandertal. Frayer *et al.* (2010: 121) apuntan una interpretación muy influyente sobre tales capacidades, ofrecida por Philip Lieberman (*cf.* Lieberman & Crelin 1971, Lieberman *et al.* 1972, Lieberman 1991, etc.), según la cual la laringe y el tracto vocal supralaríngeo eran diferentes en los Neandertales y los HAM. Según Lieberman, la laringe neandertal estaba situada en una posición más alta que la laringe humana moderna, lo cual reducía sustancialmente las capacidades articulatorias de esa especie, vetando, por ejemplo, la producción de las vocales /a, i, u/, que son fundamentales para el habla (*cf.* Lieberman 2003: 258-62).

Frayer *et al.* (2010: 122) señalan correctamente que la tesis de Lieberman sigue todavía vigente en la actualidad, y también que «much criticism has been levelled at the accuracy of the Neandertal vocal tract», citando numerosas referencias que la cuestionan. Sin embargo, en realidad las reconstrucciones del tracto vocal no pueden erigirse en evidencia a favor ni en contra de que las capacidades fonatorias neandertales fueran semejantes o equivalentes a las de los HAM. El tracto vocal no fosiliza, por lo que sus reconstrucciones se deben basar en evidencias muy indirectas, que permiten sostener incluso tesis opuestas. Por otro lado, la entrada en escena del método comparativo aún ha debilitado más esas reconstrucciones. Trataremos brevemente esta cuestión (*cf.* Balari *et al.* en prensa para un tratamiento más detallado).

La reconstrucción de Lieberman & Crelin (1971) del tracto vocal del fósil neandertal de La Chapelle-aux-Saints concluyó que ese tracto era similar al de los humanos recién nacidos y al de los primates, estando la laringe en una posición alta. Según Lieberman (1991, 2006, 2007), el tracto humano presenta una relación 1:1 entre la cavidad oral horizontal y la supralaríngea vertical, siendo así proporcionales. Dada

la longitud de la cavidad oral neandertal, la cavidad vertical debería ser tan larga como la horizontal para que el tracto vocal supralaríngeo no estuviera limitado para el habla. Pero por un lado, según Lieberman (2006: 294), una boca larga impediría una lengua de tipo humano moderno; por otro, y sobre todo, ya que una cavidad oral larga exige una faringe igualmente larga, la laringe neandertal debería estar a la altura del pecho; sin embargo, «no mammal has its larynx in its chest» (Lieberman 1991: 68). Por ello, ese desfase entre ambas cavidades vetaría muchas posibilidades fonatorias.

Entre otros muchos trabajos, Boë *et al.* (1999, 2002) han criticado los resultados de Lieberman, sosteniendo que la laringe neandertal no estaba tan alta. La alusión a ellos permite ilustrar muy bien la indeterminación inherente a las reconstrucciones de la capacidad fonatoria. Según ambos trabajos, la geometría cráneo-facial permite deducir la posición de la laringe y la *ratio* entre las cavidades horizontal y vertical. A partir de datos antropológicos, Boë *et al.* descubren que aunque esa *ratio* es muy variable, se aprecian pautas esperables en cuanto a los factores edad y sexo. Aplican esos resultados a los Neandertales, mostrando que la *ratio* de longitud y la posición de la laringe se sitúa dentro del rango de variación propio de una hembra moderna o de un niño. Al tiempo, con un modelo articulatorio muestran que el espacio de vocalización neandertal no era más pequeño que el de los HAM. En resumen, aunque su enfoque es puramente morfológico, el cual no puede determinar si los Neandertales realmente tenían un habla moderna, su conclusión es que no existían en ellos restricciones de esta naturaleza.

Es importante destacar que tanto la tesis de Lieberman como la de Boë *et al.* adoptan suposiciones fundamentales para alcanzar las respectivas conclusiones, pero que son por completo desconocidas: por un lado, Lieberman asume que la relación 1:1 entre la cavidad horizontal y vertical, propia de los HAM, también rige para los Neandertales; sin embargo, no hay manera de constatar si esta suposición es acertada o no. Por otro lado, Boë *et al.* calculan la *ratio* entre la cavidad horizontal y vertical a partir de datos basados en análisis antropológicos (por tanto, actuales), aplicándolos a los Neandertales, algo tampoco conocido³.

Pero si las reconstrucciones del aparato vocal neandertal han ofrecido resultados opuestos, la reciente aplicación sería del método comparativo las ha debilitado aún más (*cf.* Fitch 2000a, 2000b, 2002, 2005, 2009). Tradicionalmente, y en consonancia con la tesis de que «el habla es especial», se sostuvo que la posición de la laringe humana era también especial: de este modo, mientras todos los mamíferos (bebés humanos incluidos) presentan una laringe alta, en el niño esta sufre un descenso. Sin embargo, la idea de que «The non-human larynx is positioned high» (Lieberman 2003: 261) se ha revelado inexacta: en trabajos como Fitch (2000b) o Fitch & Reby (2001), entre otros, se muestra que la posición de nuestra laringe no es en absoluto es-

³ Por otro lado, Frayer *et al.* (2010: 122) cometen alguna imprecisión, como al afirmar que Lieberman sostiene actualmente (citando a Lieberman 2007, 2009) que el papel de los circuitos subcorticales de los ganglios basales fue clave para el surgimiento del lenguaje. Lo cierto es que Lieberman ha sostenido eso mismo desde hace tiempo (*cf.* Lieberman 1998, 2000).

pecial; de hecho, el tracto vocal mamífero se ha revelado como muy flexible y móvil, con lo que la laringe desciende en las vocalizaciones de muchos animales (cerdos, perros, cabras o monos), primates incluidos (Nishimura *et al.* 2006). Además, ni siquiera una laringe descendida de modo permanente es propia del ser humano, pues animales como los ciervos rojos y gamos (Fitch & Reby 2001), gacelas de Mongolia (Frey & Riede 2003) o varias especies del género *Panthera* (Weissengruber *et al.* 2002) también la poseen. Por ello, es obvio que «a descended larynx is not indicative of speech» (Hauser & Fitch 2003: 165).

Esto hace todavía más infructuosos los intentos de reconstruir el tracto vocal homínido y sus capacidades fonatorias. Por ejemplo, señalaba Lieberman (2006: 292) que lo único que podría permitir resolver tal cuestión sería «the discovery of a frozen Neanderthal preserved in a glacier». Pero según Fitch (2009) ni siquiera ese hipotético hallazgo podría ayudar demasiado, a la luz del conocimiento generado por los estudios comparativos. Ya que algunos mamíferos tienen una laringe descendida pero no pueden hablar, «even if we discovered (say) a frozen Neanderthal specimen with a descended larynx, we could not necessarily conclude this species possessed spoken language» (Fitch 2009: 119). Pero por otro lado, «Nor, given the flexibility of the mammalian vocal tract, would a high laryngeal position demonstrate that the Neanderthal didn't speak: he or she might have lowered the larynx and tongue root dynamically during vocalization» (Fitch 2009: 133).

En resumen, los aspectos de anatomía del tracto vocal no son en absoluto informativos (ni a favor ni en contra) al respecto de las capacidades de habla de los Neandertales⁴.

4. CAPACIDADES CONDUCTUALES Y SIMBÓLICAS EN LOS NEANDERTALES

Según Frayer *et al.* (2010: 122), en los últimos tiempos se ha descubierto «an accumulation of considerable evidence for Neanderthal cultural and symbolic behavior», y tales evidencias, que apuntan en conjunto a una conducta compleja, «indicate much more sophisticated adaptive and social behaviors in Neandertals than previously assumed, which would be impossible without complex language skills» (Frayer *et al.* 2010: 122). En este apartado discutiremos brevemente esas evidencias, con el objetivo de mostrar que no es imprescindible optar por la posesión de lenguaje complejo para dar cuenta de ellas. Para organizar y facilitar la discusión, discutiremos primero las capacidades conductuales y más tarde las simbólicas.

⁴ Téngase en cuenta además que el hecho de que la exteriorización de las secuencias lingüísticas se produzca a través de un canal oral es algo contingente, pues es también posible externalizar el pensamiento lingüístico a través de un canal gestual-visual. De hecho, la investigación exhaustiva de las lenguas de signos ha revelado que comparten las propiedades estructurales de las lenguas orales (*cf.* Brentari ed. 2010).

4.1. Capacidades conductuales

La primera evidencia aludida por Frayer *et al.* (2010) es la explotación por parte de los Neandertales de Gibraltar de recursos marinos (moluscos, focas, delfines o pescado) para su dieta, hallada por Stringer *et al.* (2008), quienes muestran también que esa conducta no fue esporádica, sino practicada durante largos períodos, quizás estacionalmente. La explicación adaptativa es obvia, pues «Marine resources exploitation provides higher stability [...] and this might have facilitated a late survival of Neanderthals in the South of the Iberian Peninsula» (Stringer *et al.* 2008: 14323).

La siguiente evidencia aducida es sorprendente, pues la lectura de la fuente citada por Frayer *et al.* (2010) no concuerda en absoluto con lo que ese trabajo afirma que muestra esa fuente. Según Frayer *et al.* (2010), recientemente se ha descubierto que los Neandertales podían navegar en aguas abiertas, basándose en van der Geer *et al.* (2006). Este trabajo estudia los restos fósiles de la fauna de Creta hasta la llegada de los seres humanos. Sin embargo, en él no se cita ni una sola vez a los Neandertales; la razón es clara: según van der Geer *et al.* (2006: 122), la llegada de los seres humanos a Creta se produjo en el Holoceno, época geológica que comienza hace menos de 12 000 años, esto es, unos 15-20 ka después de la extinción de los últimos Neandertales⁵. Por tanto, no se entiende en absoluto la alusión de Frayer *et al.* (2010) al trabajo referido.

También se alude al uso de variadas especies de plantas en la dieta, apuntado por Lev *et al.* (2005) (si bien este no es el primer hallazgo al respecto; por lo demás, y de la naturaleza problemática de este tipo de evidencia puede dar cuenta, por ejemplo, el hecho de que en los gorilas se ha encontrado precisamente una correlación entre el uso preferente de una mano y el forrajeo de especies vegetales; *cfr.* Corp & Byrne 2004), o a la división de las viviendas, documentada, por ejemplo, por Henry *et al.* (2004) en la excavación de Tor Faraj (Jordania)⁶. Este último aspecto sin duda es interesante, pero, como señala Hovers (2005: 10), «whether site structure of the type described for Tor Faraj can be considered unequivocal evidence for modern behavior is clearly a question of opinion».

⁵ Donde sí se señala un descubrimiento importante sobre la presencia humana en Creta es en Strasser *et al.* (2011), aún no publicado en papel en mayo de 2011 (solo *on-line*). En él se refiere el hallazgo en Creta de herramientas paleolíticas tempranas, de al menos 130 ka de antigüedad, pero que podrían extenderse hasta los 700 ka. Aunque esto en principio sugiere que homínidos como *Erectus*, *Heidelbergensis* o Neandertales pudieron haber navegado por aguas abiertas, es necesario tener en cuenta que, como es bien sabido, la Tierra ha alternado épocas de glaciación, donde el nivel del mar ha descendido mucho, con otras de deshielo, en las que ha sucedido lo contrario. Precisamente, gracias a una glaciación, los HAM pudieron llegar a Australia desde las costas de Asia, pues en ese momento el mar estaba unos 130 metros por debajo del nivel actual, lo cual redujo mucho la distancia existente. Esto es relevante porque, como señalan van der Geer *et al.* (2006: 122), hace por ejemplo 800 ka hubo una gran bajada del nivel marino, «increasing in this way the accessibility of many islands». Otras épocas de fuerte glaciación se sucedieron más tarde, lo cual podría dar cuenta de la llegada humana a Creta sin tener que considerar la opción de la navegación en mar abierto.

⁶ Frayer *et al.* (2010) citan este trabajo como publicado en la revista *Current Anthropology* cuando en realidad lo fue en *American Anthropologist*.

En realidad, existen muchas conductas sofisticadas documentadas en diferentes especies de homínidos, y bastantes de ellas en los Neandertales, pero la cuestión clave es si es necesario asumir la posesión de un lenguaje complejo para dar cuenta de ellas. Por un lado, Mithen (1996) ha defendido que los homínidos previos a los HAM (Neandertales incluidos) tenían una organización mental basada en varias inteligencias especializadas (técnica, social, o del mundo natural) y encapsuladas entre sí, si bien tenían solamente algo semejante a un protolenguaje. Mithen discute por extenso que eso significa que unos homínidos podrían ser realmente «expertos» en ciertos ámbitos (por ejemplo, el del mundo natural, que alude directamente a aspectos relativos al conocimiento del medio, alimentación incluida) pero eso no presupone necesariamente lenguaje. Por ofrecer otro ejemplo, referido a la inteligencia técnica, la tecnología achelense requiere mucha destreza a la hora de tallar bifaces, pero apenas hay propuestas que consideren que esa destreza implicaba lenguaje. Por otro lado, y sobre todo, los paleoantropólogos consideran que aunque el tipo de evidencias conductuales discutidas puede ser relevante, las evidencias centrales para inferir la existencia de lenguaje son de tipo simbólico. Pasamos a discutir estas.

4.2. Capacidades simbólicas

Como señalamos arriba, hay un amplio consenso en Paleoantropología sobre la existencia de una conexión estrecha entre simbolismo y lenguaje, asumiendo que no es posible tener simbolismo en ausencia de lenguaje: «Abstract and symbolic behavior imply language» (McBrearty & Brooks 2000: 486), de manera que «syntactic language is essential to convey symbolic meaning» (Henshilwood & Dubreuil 2009: 46). La razón de esto consiste en que los símbolos y las prácticas que los envuelven deben apoyarse en un sistema tan potente representacional y comunicativamente como el lenguaje, que hace posible trascender el «aquí y ahora» (Bickerton 1990), capacidad precisamente central en los símbolos. Por esta razón, y siguiendo la asunción usual (de todos modos, *cfr.* Balari *et al.* 2011 para una visión alternativa), el simbolismo es el ámbito que más fehacientemente podría permitir inferir la presencia de lenguaje en los Neandertales.

Es por ello que Frayer *et al.* (2010: 122) aducen varios ejemplos que parecen apuntar a una conducta simbólica en los Neandertales. Los repasamos rápidamente y después haremos una discusión más general.

El primer indicio de simbolismo aducido es el uso de ocre y pigmentos, citando como ejemplo concreto los hallazgos de Marin Cârciuamaru y su equipo en la cueva de Cioraei (Rumanía). Esa cueva contiene los restos del Paleolítico Medio más antiguos de Rumanía. En Cârciuamaru *et al.* (2002), que estudian principalmente la industria lítica de esa cueva, se refiere también el descubrimiento de 8 pequeños contenedores de ocre en fragmentos de estalagmitas (los únicos en Europa del Paleolítico Medio), que tienen marcas artificiales de raspado, junto a 55 elementos con residuos de ocre rojo y rojo y amarillo. Pero por un lado los autores señalan que «the precise designation of the human species responsible for these tools [esto se aplica también al

ocre] is not yet known, but the sup. 14 C suggest either very late Neanderthals or early Homo sapiens» (Cârciumaru *et al.* 2002: 681). Los autores se decantan por los primeros porque en el este de Europa los restos encontrados de HAM se relacionan con una tradición tecnológica propia del Paleolítico Superior, y no del Medio, a la cual pertenece la industria lítica de la cueva.

Sin embargo, nótese que lo que plantean Cârciumaru *et al.* (2002: 684) en primer término es una finalidad práctica del pigmento: «Ochre can be very effective in the process of tanning animal skins, to soften and eliminate the remaining fat and flesh». Solo a continuación dicen que una posible actividad ritual o artística (pintado del cuerpo) «are hypotheses that should also be considered» (Cârciumaru *et al.* 2002: 684).

Por supuesto, no es este caso el único en el que se ha documentado el uso de ocre entre los Neandertales. Pero ilustra perfectamente la gran discusión existente (y consiguiente falta de consenso) sobre la gran mayoría de las utilizaciones de ese material por la referida especie: uso utilitario o simbólico. Por un lado, como se señala en la revisión de McBrearty & Brooks (2000: 524-526), mientras el empleo de ocre y pigmentos en general es amplio desde hace más de 200 ka en el África subsahariana, en lo que respecta a Europa existe un claro contraste, pues los Neandertales evidencian en comparación una gran escasez de uso de pigmento. Si nos centramos específicamente en el uso simbólico del ocre, su origen se asocia a los HAM (Hovers *et al.* 2003), remontándose al menos a 100-90 ka, y generalizándose desde entonces. Por el contrario, la mayor parte de usos de ocre por parte de los Neandertales se explican apelando a un uso no simbólico (aunque *cfr.* Zilhão *et al.* 2010 como una reciente excepción relevante). De hecho, un importante defensor de capacidades cognitivas y lingüísticas avanzadas en los Neandertales, d'Errico (2003), reconoce que los Neandertales eran bastante menos selectivos con los materiales procesados a partir de los que se extrae el pigmento. Y precisamente en numerosas referencias ese carácter selectivo se considera una evidencia importante a favor del uso simbólico del pigmento, al implicar la obtención de tonos o brillos muy específicos.

En resumen, como escriben d'Errico *et al.* (2003: 55), «manganese pieces from Mousterian sites of Europe, do not, in themselves, signify symbolic behavior. They only represent a step in the production of a residue which may or may not result in the production of symbolic representations». Estas palabras se aplican perfectamente a Cârciumaru *et al.* (2002), pues estos autores plantean, como hemos señalado, en primer lugar un uso funcional del ocre, y solo después señalan la hipótesis de un uso simbólico.

La segunda evidencia concreta aducida de uso simbólico por Frayer *et al.* (2010) es un hueso de elefante con marcas paralelas grabadas, datado en 125 ka y descubierto en Oldisleben, Alemania (Bednarik 2006). Dejando de lado el peliagudo problema de si realmente esas marcas se hicieron con intención simbólica o representacional (algo que no es posible saber), a 10 km de allí, en Bilzingsleben, se encontraron varias piezas de huesos de elefante que presentan también marcas paralelas (*cfr.*

Bednarik 1995: 607-9). La particularidad de estas piezas estriba en que son mucho más antiguas, quizás tanto como 412 ka, por lo que no fueron realizadas por Neandertales, sino por Heidelbergensis. Tales piezas, sin embargo, no han conducido, en lo que conocemos, a ninguna propuesta de que esta última especie tuviera por ello lenguaje complejo.

La última evidencia señalada por Frayer *et al.* (2010) sobre conducta simbólica neandertal alude a una posible práctica mortuoria, publicada en un estudio del que el propio Frayer es coautor, Frayer *et al.* (2006)⁷. En él se refiere el hallazgo de un cráneo en Krapina, Croacia, que presenta 35 marcas, casi todas ellas paralelas; esas marcas, según Frayer *et al.* (2006: 519), «represent a type of funereal behavior yet to be documented in Neandertals and suggest a kind of ritual treatment of the deceased». Los autores rechazan de manera convincente otras posibles razones, como causas naturales o canibalismo, proponiendo, basándose en especial en la regularidad de las marcas (que parece indicar una clara intencionalidad), que las marcas pudieron ser hechas con intención simbólica, de modo que impliquen «some type of symbolic, perimortem manipulation of the deceased» (Frayer *et al.* 2006: 524). Pero los propios autores señalan que «The deep purpose of this manipulation remains unclear» (Frayer *et al.* 2006: 524). Ciertamente, que otras explicaciones no parezcan viables no implica que la simbólica lo sea más, por lo que no es fácil de aceptar, en último extremo, la inferencia de que esas marcas impliquen la creencia en otra vida tras la muerte, aspecto central a la hora de otorgar estatus simbólico a los enterramientos.

Sin lugar a dudas, algunos Neandertales fueron enterrados intencionalmente, en algún caso hace más de 100 ka (Grün & Stringer 2000). Pero, frente a los HAM, no hay en esos enterramientos elementos que puedan interpretarse inequívocamente como ofrendas mortuorias. Por ejemplo, según d'Errico (2003: 196) esa es «the only difference» entre los enterramientos de Neandertales y de HAM, pero esa diferencia es de hecho decisiva, pues es la única que podría evidenciar una verdadera conducta simbólica compleja, que apunta al más allá, a la creencia en la vida después de la muerte: las ofrendas se depositan para que el muerto las pueda usar en la otra vida. Y esa creencia solo parece posible en presencia de lenguaje complejo, dado el poder representacional tan fuerte que este otorga y que permite acceder a objetos o entidades inexistentes en la realidad; como señalaba Jerison (1985: 31), «We create worlds with language». En ausencia de ofrendas, la intencionalidad de un enterramiento es compatible con otras explicaciones carentes de significado simbólico (y de lenguaje), como evitar la presencia de carnívoros en las cuevas (Mithen 1996, Klein & Edgar 2002; todos los enterramientos neandertales se han hallado en cuevas, y no al aire libre) o plasmar vínculos sociales o emocionales (Mellars 1996).

En su revisión de hace más de 20 años, Gargett (1989: 177) escribía sobre muchos casos de supuestas ofrendas mortuorias neandertales que «simple and likely explanations have been ignored in favor of complex scenarios invoking purposeful be-

⁷ En realidad, el trabajo aludido es Frayer *et al.* (2008), que no hemos podido conseguir, pero que trata el mismo caso que el artículo al que hemos podido acceder.

havior». Hoy en día, la mayor parte de los autores siguen sosteniendo la misma idea de que no existen en los enterramientos neandertales restos interpretables como ofrendas (Ayala & Cela Conde 2006: 108, Arsuaga 1999: 344, Davidson 2003: 154, McBrearty & Brooks 2000: 519, Mellars 1996: 24). Por ejemplo, según Arsuaga (1999), no existirían dudas sobre la conducta simbólica mortuoria neandertal si fuera posible probar un ritual funerario, pero «hasta ahora nadie se ha presentado con la prueba definitiva de un comportamiento ritual, o simbólico en general, anterior a los cromañones del Paleolítico Superior» (Arsuaga 1999: 344) (*cf.* los repases de Villaverde 2010 y Rivera 2010; este último autor señala que aunque podría haber existido algún simbolismo de tipo social o emotivo, ese simbolismo no era de tipo espiritual o metafísico, esto es, creer en otra vida tras la muerte).

Son conocidas las propuestas de algunos restos interpretados como ofrendas en enterramientos neandertales, como por ejemplo los cuernos en el enterramiento de Teshik Tash, Uzbekistán, o la supuesta ofrenda floral de la tumba de Shanidar IV, Irak, sugerida a partir del análisis de muestras de las grandes cantidades de polen halladas allí. En el primer caso, sin embargo, aunque la tumba tenía alrededor cuernos de cabra, esos mismos elementos se encontraron por todas partes en ese yacimiento, lo cual hace inviable según Chase & Dibble (1987) considerarlos como ofrendas. Con respecto a Shanidar IV, Sommer (1999) mostró que el polen no tuvo nada que ver con una hipotética ofrenda mortuoria de flores, sino que fue depositado en la cueva por un pequeño roedor de la zona, *Meriones persicus*. Por tanto, como señalan Ayala & Cela Conde (2006: 108), las pruebas sobre ofrendas mortuorias neandertales «no resisten un examen serio». En el caso discutido, Frayer *et al.* (2006), el hecho de que otras interpretaciones no parezcan viables no implica que realmente las marcas del cráneo fueran hechas con intención simbólica relacionada con el más allá. Por ello, no parece posible aceptar que evidencias como esta «would be impossible without complex language skills» (Frayer *et al.* 2010: 122). En resumen, dada la ausencia de ofrendas, tratar de extraer de ahí la inferencia de capacidades lingüísticas complejas en los Neandertales se torna en algo vacuo.

Dejando de lado los aspectos concretos tratados, y situando la discusión en un plano más general, en cuanto a las evidencias simbólicas existe un contraste muy marcado entre los HAM y los Neandertales: los primeros muestran (en África mucho antes que en Europa) una conducta simbólica muy amplia, plasmada en múltiples aspectos (arte en numerosos formatos, instrumentos musicales, enterramientos con ofrendas, uso claramente simbólico de ocre, procedimientos de notación, etc.), que en algunos casos se remonta a 120-100 ka (*cf.* las tipologías de Mellars 2002: 46-8, Mellars 2005: 13, Bar-Yosef 2002: 365 y ss. o Klein 2009: 673). En Europa, la aparición de rasgos como los señalados coincide con la llegada a este continente de las poblaciones de HAM desplazadas desde África. Sin embargo, en los Neandertales la conducta simbólica está prácticamente ausente (*cf.* la revisión de Balari *et al.* 2008), algo muy bien establecido a partir del análisis de cientos de yacimientos de esa especie. Como señala Mithen (2005: 336), «Hay unos pocos objetos creados por los neandertales y sus ancestros inmediatos para los que se ha propuesto un significado simbó-

lico. Sin embargo, son tan raros, tan variados en su carácter, y tan poco convincentes, que basar en ellos una defensa del pensamiento y el lenguaje simbólico de los neandertales —como se ha hecho en ocasiones— es francamente insostenible».

Dado que, como señalamos antes, la Paleoantropología considera que el simbolismo implica la posesión de una capacidad lingüística compleja, existe un consenso unánime en todos los paleoantropólogos y arqueólogos al respecto de que la gran cantidad de todo tipo de símbolos producidos por los HAM es indicativa de un lenguaje complejo, similar al actual. Si se aplica ese mismo rasero a los Neandertales, parece difícil sostener que tuvieran un lenguaje semejante al de los HAM (de hecho, la mayor parte de los estudiosos ofrecen una respuesta negativa al respecto). Sin duda, debieron tener un sistema comunicativo, y ciertamente eficiente, pero la nula evidencia simbólica no invita a pensar que éste fuera complejo. Naturalmente, se podría objetar a esto que pudieron tener lenguaje complejo pero no haber producido símbolos (*cf.* Roebroeks & Verpoorte 2009, que sugieren esto basándose en razones relativas a la específica forma de vida neandertal). Sin embargo, tal posibilidad se antoja extraña; como escribe Mithen (2007: 321): «it is unlikely that extinct humans would have the capacity for symbolic thought but not express that capacity in material form [...] The absence of symbolic objects [...] most likely implies the absence of symbolic thought»⁸.

Otro aspecto diferente parece casar también con la ausencia de lenguaje complejo en los Neandertales (Balari *et al.* 2008): el acusado grado de estasis cultural apreciable en esta especie, aspecto en el que existe un amplio consenso (Wynn & Coolidge 2004, Mithen 1996, 2005, 2007, Mellars 2005). La cultura musteriense, cultivada en especial por los Neandertales, es muy conservadora y carente de innovaciones, algo característico también de los tecno-complejos olduvayense y achelense propios de homínidos anteriores (*cf.* Longa 2009 sobre la estasis tecnológica). Esta cuestión tiene a nuestro juicio mucha relevancia con respecto a la posible presencia o ausencia de lenguaje, como pasamos a exponer.

La cultura puede definirse como un modelo de cambio continuado y retroalimentado (Dennett 1995, Dunbar *et al.* eds. 1999, Levinson & Jaisson eds. 2006). En

⁸ Por otro lado, el valor de las supuestas evidencias simbólicas podría no ser un indicio tan claro de lenguaje como ha supuesto la Paleoantropología; tal aspecto, tratado en Balari *et al.* (2011), implica que los signos lingüísticos no son una mera instancia de conducta simbólica, pues la semántica del lenguaje natural no comparte las propiedades que convierten en significativos a los símbolos culturales. El significado de los elementos que conforman una cultura simbólica es completamente opaco mientras no conocemos las prácticas en las que tales elementos llegan a ser significativos (no es posible conocer el significado de un símbolo concreto sin saber cómo se usa). Sin embargo, la semántica del lenguaje exhibe las propiedades de composicionalidad y productividad, de modo que podemos acceder a nuevas combinaciones de palabras incluso sin familiaridad previa con las situaciones en las que esos símbolos podrían ser apropiados. Por ello, el significado de un sistema cultural de símbolos difiere mucho del significado de las lenguas naturales. Esto sugiere que la conexión entre ambos planos podría ser un hecho contingente (al igual que la exteriorización oral; *cf.* n. 4) sobre el que no se pueden efectuar generalizaciones fiables (de hecho, los primates pueden adquirir sistemas simbólicos, al menos en cierto grado, pero no sistemas lingüísticos).

ese modelo de cambio, el poder que otorga el lenguaje es fundamental (Dennett 1995), al permitir explorar de manera virtual nuevas opciones y transmitir rápidamente las novedades. Esto significa que la estasis cultural no sería esperable de manera global (aunque quizás sí localmente, en subpoblaciones concretas) en presencia de un lenguaje complejo. Trasladando lo dicho al caso neandertal, si esta especie hubiera tenido lenguaje, este le hubiera otorgado más que probablemente la capacidad de explorar localmente opciones nuevas y de transmitir las globalmente. Sin embargo, este hipotético dinamismo brilla por su ausencia en el registro neandertal. Es cierto, como sugieren Frayer *et al.* (2010), que la conducta neandertal era compleja (por ejemplo, en lo que respecta al tallado de la piedra mediante la difícil técnica Levallois, los Neandertales fueron muy expertos), pero al tiempo se mantuvo básicamente inalterada durante al menos 200 ka. En efecto, «las herramientas que fabricaron [los Neandertales] y la forma de vida que adoptaron hace unos 250 000 años son, de hecho, las mismas que empleaban en el momento de su extinción, hace tan solo algo menos de 30 000 años» (Mithen 2005: 338). De ese modo, «se limitaban a seleccionar dentro de un repertorio tecnológico de fiabilidad probada y comprobada» (Mithen 2005: 339), en un sentido que excluye «conscious experimentation and creativity» (Wynn & Coolidge 2004: 476). Dada la flexibilidad y el poder cognitivo que otorga el lenguaje (*cfr.* Dennett 1995, 1996), una implicación razonable es que carecían de un lenguaje de tipo complejo.

Quienes sostienen, a pesar de todo, la modernidad conductual neandertal y su posesión de lenguaje, se aferran mayormente a una aparente excepción a ese carácter estático, y a las implicaciones que a su juicio presenta esto. Tal excepción se refiere a diferentes culturas neandertales tardías, como sobre todo la Chatelperroniense (sur de Francia y norte de España), pero también a equivalentes de ella en otras zonas de Europa. Esas culturas, y en especial la primera, muestran rasgos desconocidos durante las etapas neandertales anteriores, que, recordemos, abarcaron unos 200 ka, como algunos tipos de herramientas muy semejantes a herramientas del Auriñaciense (la tecnología asociada a los primeros HAM que llegan a Europa), o la presencia de ornamentos personales (dientes, huesos o conchas ranuradas o perforadas).

El origen de esas culturas, y la Chatelperroniense en especial, ha dado lugar a un encendido debate, existiendo dos principales teorías para explicarlas: por un lado, algunos autores, como Francesco d'Errico (d'Errico *et al.* 1998, d'Errico 2003, d'Errico *et al.* 2003), consideran que fueron una innovación neandertal específica. Por tanto, según esta posición la modernidad conductual (y el lenguaje) fue desarrollada de modo independiente por esta especie. Por el contrario, la mayoría de los autores creen que los rasgos novedosos de esas culturas, de los cuales no hay rastro en toda la historia neandertal previa, derivan de un proceso de aculturación con respecto a los HAM llegados desde África (Klein 2003, Mellars 2005): los Neandertales vieron las herramientas y ornamentos de los HAM y los imitaron (o emularon, según Wynn & Coolidge 2004 y Coolidge & Wynn 2004, lo cual es una variante que supone entender el objetivo del objeto pero hacerlo con una técnica propia).

La cuestión de la cronología relativa entre los yacimientos chatelperronienses y auriñacienses es importante pero confusa: los que creen que los rasgos específicos del Chatelperroniense fueron una creación neandertal independiente afirman que los yacimientos chatelperronienses son previos a los auriñacienses, por lo que los Neandertales no podrían haber imitado esos rasgos modernos (d'Errico *et al.* 1998 o Zilhão & d'Errico 1999). Sin embargo, como denuncia Mellars (1998a: S25), su defensa de esta cuestión pasa por rechazar y rebajar la cronología ofrecida por el radiocarbono para los yacimientos chatelperronienses, la mayor parte de los cuales tienen 36-33 ka y son, por tanto, más tardíos que los auriñacienses equivalentes. Sin embargo, la datación de esos yacimientos no es tan relevante desde una perspectiva europea global, pues quienes rechazan la hipótesis de la aculturación dejan de lado que bastante antes de esos yacimientos neandertales tardíos existen en otras zonas de Europa muchos objetos elaborados por los HAM que son similares a los encontrados en los yacimientos referidos. Por tanto, como señala White (1998: S31), «This being the case, it is a stretch to suggest that the Châtelperronian fabrication of such thing was uninfluenced by their Aurignician/Early Upper Paleolithic predecessors and contemporaries».

Por otro lado, muy recientemente, Higham *et al.* (2010) arrojan dudas fuertes sobre la pertenencia de esos objetos modernos a los Neandertales, pues mediante un análisis basado en espectrometría con acelerador de masa muestran que «material from several contexts has moved both up and down the stratigraphic sequence into the Châtelperronian levels» (Higham *et al.* 2010: 20 239). Esto significa que ni siquiera es seguro que esos objetos fueran realmente hechos por los Neandertales, sino que pudieron pertenecer a los estratos auriñacienses del yacimiento analizado por esos autores. La implicación de este resultado es obvia; como escribe Mellars (2010: 20 148), «the single most impressive and hitherto widely cited pillar of evidence for the presence of complex 'symbolic' behavior among the late Neanderthal populations in Europe has now effectively collapsed».

Pero incluso sin tener en cuenta el hallazgo referido en el párrafo previo, el mayor problema de esa tesis de invención independiente por parte de los Neandertales de rasgos muy semejantes a los propios de los HAM consiste en que plantea una coincidencia tan extraordinaria que parece inverosímil en sí misma. El argumento es muy claro: sería muy extraño que los Neandertales, caracterizados por la reseñada gran estasis cultural durante más de 200 ka, se volvieran repentinamente creativos e innovadores, creando objetos desconocidos hasta la fecha en su muy larga tradición pero perfectamente documentados entre los HAM, y todo ello justo en el período temporal en que estos llegan a Europa procedentes de África. Esta tesis parece, según Mellars (2005), «the imposible coincidence». Esto convierte la tesis sostenida por autores como d'Errico en altamente improbable para la mayor parte de estudiosos.

En resumen, pues, apenas hay, evidencias simbólicas sobre los Neandertales que permitan atribuirles lenguaje complejo. Si realmente «Abstract and symbolic behaviors imply language» (McBrearty & Brooks 2000: 486), eso sugiere de manera razonable la ausencia de lenguaje complejo en esa especie.

5. ¿ES LA PRESENCIA DEL GEN *FOXP2* EVIDENCIA AUTOMÁTICA DE QUE LOS NEANDERTALES POSEÍAN LENGUAJE COMPLEJO?

Como es bien sabido, en 2001 se descubrió *FOXP2* (Lai *et al.* 2001), un gen implicado en el desarrollo embriogénico de estructuras neurales relevantes para el lenguaje (*cf.* Benítez-Burraco 2009, Longa 2006 o Piattelli-Palmarini & Uriagereka 2001 sobre las implicaciones de su hallazgo). Un año más tarde de su descubrimiento, Enard *et al.* (2002) secuenciaron el homólogo de ese gen en diferentes especies, comprobando que su grado de conservación filogenética ha sido muy alto. En concreto, de los 715 aminoácidos de que consta la proteína *FOXP2*, la versión humana solo difiere en dos de las posiciones (303 y 325, correspondientes al exón 7) con respecto a la proteína equivalente del chimpancé, lo que supone que esas diferencias surgieron tras la separación del antepasado común de chimpancés y de humanos (entre 4,6 y 6,2 Mya. Enard *et al.* (2002) sugieren que el gen fue modificado por selección natural durante la evolución humana reciente; en concreto, en los últimos 200 ka. Esta datación apuntaba a un escenario en el cual la versión humana de *FOXP2* se asociaba únicamente a los HAM.

Unos años después, Krause *et al.* (2007) descubrieron algo en principio sorprendente, a saber, que la versión neandertal de ese gen presentaba las dos mutaciones que separan la versión humana moderna de *FOXP2* del homólogo presente en primates. En el contexto de la de por sí muy larga discusión sobre si los Neandertales tuvieron o no lenguaje, el hallazgo de *FOXP2* en ellos condujo a que bastantes de quienes ofrecían una respuesta positiva a esa pregunta asumieran de manera automática que dado que los Neandertales tenían la versión moderna de ese gen, *ergo* poseían lenguaje complejo (*cf.* Benítez-Burraco & Longa en prensa para un extenso tratamiento). Entre otros muchos ejemplos que se podrían ofrecer, autores como Trinkaus (2007) o d'Errico (2008), por otro lado ardientes defensores de la atribución de lenguaje a los Neandertales, efectúan esa inferencia, al igual que, en el ámbito hispánico, Martínez Mendizábal & Arsuaga (2009) o Rosas (2010: 85). Un ejemplo muy representativo es Bermúdez de Castro (2010: 110), quien escribe de modo categórico que el hallazgo de Krause *et al.* (2007) «fue la gota que faltaba para que todos admitiéramos por fin que no somos la única especie que ha sido capaz de hablar».

Pues bien, en la misma medida, los trabajos discutidos, Frayer *et al.* (2010, 2011), efectúan también esa misma correlación. Según Frayer *et al.* (2010), la presencia de la versión moderna de *FOXP2* en los Neandertales es otra de las «many independent lines of evidence» (Frayer *et al.* 2010: 123) que permiten sostener que esa especie tenía «linguistic capacities similar to living humans» (Frayer *et al.* 2010: 113). Por su parte, Frayer *et al.* (2011: 13-14) efectúan esa misma inferencia, incluso remontándola en el tiempo; puesto que Neandertales y HAM comparten la misma secuencia del gen, «the most likely evolutionary scenario is that the common ancestor of living humans and Neandertals shared the modern sequence and had the elemental protein associated with language production» (Frayer *et al.* 2011: 14).

Sin embargo, la inferencia «*FOXP2*, por tanto lenguaje» es muy problemática de sostener, por simplista. Evitando en lo posible una discusión técnica, nos restringimos a exponer dos razones nítidas que vetan esa interpretación: por un lado, el hallazgo de Krause *et al.* (2007) es compatible con otras explicaciones, dado que los genes no hacen nada por sí mismos, sino que dependen decisivamente del contexto⁹; por otro, la inferencia comentada adopta, aunque sea de manera implícita, la ecuación «un gen, un carácter» que implícitamente otorga a *FOXP2* el estatus de gen del lenguaje, algo insostenible desde premisas genéticas y moleculares. Por ello, si los Neandertales tuvieron lenguaje complejo, la causa de ello iría mucho más allá de la mera presencia de ese gen en su acervo génico.

Sobre el primer aspecto, Krause *et al.* (2007) señalan que la clave para sondear la función exacta de *FOXP2* en los Neandertales sería la obtención de la secuenciación completa del gen en esa especie. Sin embargo, para conocer tal aspecto, más bien lo que realmente haría falta sería llegar a conocer el contexto genético y molecular en que *FOXP2* ejercía su función reguladora en los Neandertales, aspecto éste en el que la información, sencillamente, no existe. Para expresarlo claramente, Frayer *et al.* (2010: 122) señalan correctamente que ese gen tiene un conjunto de genes diana regulados por él; pues bien, ¿eran los genes diana en los Neandertales los mismos que los del ser humano actual? La respuesta es desconocida.

Esta cuestión es muy importante, porque implica que *FOXP2* podría haber sido fijado y/o preservado en los Neandertales por causas selectivas diferentes de las que operaron en los HAM, esto es, no relacionadas con un lenguaje complejo, como sugerían Benítez-Burraco *et al.* (2008) y más tarde Ptak *et al.* (2009). De hecho, en un contexto molecular diferente, ese gen podría haber servido para otras funciones, como por ejemplo para regular el desarrollo y la utilización de un sistema comunicativo protolingüístico, esto es, caracterizado por la ausencia de sintaxis, como el postulado por Bickerton (1990) y que según Mellars (1996, 1998b) pudo ser poseído por los Neandertales, o por ejemplo también para regular el sistema musical-comunicativo holístico atribuido por Mithen (2005) a esa especie, entre otras opciones posibles.

En ese sentido, debe tener en cuenta y valorarse que se han secuenciado y descrito diferentes versiones de *FOXP2* en otras especies, y en cada una de esas especies, la versión del gen está vinculada a alguna habilidad característica, como pueden ser el canto de algunos pájaros (Haesler *et al.* 2004, 2007), la vocalización ultrasónica de los ratones (Shu *et al.* 2005, Fujita *et al.* 2008) o incluso la ecolocación de los murciélagos (Li *et al.* 2007), habilidad ésta que ni siquiera pertenece a la esfera comunicativa. Además, *FOXP2* muestra, como ya señalamos, un altísimo grado de conservación filogenética (Enard *et al.* 2002), por lo que en él se han producido muy pocos cambios durante la evolución de los vertebrados. Esto sugiere que la habilidad con que se vincule el gen en cada especie depende más del contexto molecular en el que se integra la proteína codificada por el gen en lugar de ser una consecuencia directa de las pe-

⁹ En palabras de West-Eberhard (2003: 93), «the bare genes in isolation are among the most impotent and useless materials imaginable».

queñas modificaciones estructurales sufridas por *FOXP2* en cada una de sus versiones. Por ello, el fuerte carácter de sensibilidad al contexto de este gen debería sugerir cautela al especular con qué capacidad estaba relacionado en una especie extinta de la que, reiteramos, se desconoce por completo su contexto molecular específico.

Inciendiando más en el aspecto señalado, para efectuar con mínimas garantías esa inferencia, se deberían conocer con precisión las respuestas a preguntas como las siguientes:

1) ¿Son los mismos los mecanismos reguladores de la expresión de las dos versiones (humana y neandertal) de *FOXP2*? (téngase en cuenta que pequeños cambios en esos mecanismos pueden producir fenotipos muy diferentes; *cfr.* Carroll 2005).

2) Además, ya que el ARN tiene un papel regulador muy importante para la expresión génica (Mattick *et al.* 2009), ¿eran estos ARNs reguladores los mismos en ambos casos?

3) Dado que ni siquiera la presencia de una misma proteína en un mismo lugar y momento puede garantizar que el fenotipo a cuya aparición contribuye en una especie sea idéntico en otra especie diferente, siendo una de las razones para ello el que las proteínas se suelen asociar con otras proteínas en complejos multiproteínicos (y este parece el caso de *FOXP2*; *cfr.* Li *et al.* 2004), ¿qué sucede al respecto de la versión neandertal de *FOXP2*?

4) La proteína *FOXP2* es reguladora, lo que implica que, como apuntamos anteriormente, debe integrarse en una compleja red para ser funcional, de la que no conocemos mucho en el ser humano moderno, y nada en el Neandertal; Konopka *et al.* (2009) han mostrado que esa proteína activa hasta 61 genes y reprime 55 diferentes en el ser humano en relación con la proteína equivalente del chimpancé; pues bien, ¿qué sucedía en el caso de la proteína neandertal?

5) La célula en la que se expresa un gen no es un sistema encapsulado, sino que muchos factores pueden tener efecto sobre ella, condicionando la expresión de los genes. Uno de los efectos de esas alteraciones pueden ser modificaciones epigenéticas de la estructura del ADN, que aunque no afectan a su secuencia, pueden condicionar mucho los factores moleculares implicados en su transcripción (*cfr.* la panorámica de Jablonka & Lamb 2005). Puesto que esas modificaciones son heredables, y que se han relacionado con procesos cerebrales básicos, como, entre otros, la plasticidad cerebral (Levenson & Sweatt 2006, Gräff & Mansuy 2008, Mehler 2008), ¿en qué estado o estados epigenéticos se encontraba *FOXP2* en los Neandertales?

Sin embargo, no se conoce la respuesta a ninguna de estas preguntas, lo cual hace aún más arriesgado inferir que la simple presencia de *FOXP2* equivale a la posesión de lenguaje en los Neandertales.

El segundo problema central que presenta la inferencia «*FOXP2* en Neandertales», por tanto lenguaje», consiste en que tras ella reside firmemente la creencia de que

entre ese gen y el lenguaje, o, más en general, entre el genotipo y el fenotipo, hay una relación causal directa, lo cual supone considerar a los genes como agentes causales simples (Jablonka & Lamb 2005: 6), una idea tan extendida como errónea. La idea que subyace a esto, y que procede de la genética mendeliana-morganiana clásica, ha sido claramente expresada por Goodwin (1994: 34): «Puesto que sabemos que un cambio en un único gen basta para provocar una modificación en la estructura de un organismo, los genes deben contener toda la información para crear esa estructura. Si obtenemos dicha información comprenderemos cómo se genera la estructura».

Como se puede entender, es esa concepción del gen como agente causal simple la que conduce a pensar que un gen es el responsable directo de un determinado genotipo. Sin embargo, tal concepción es inviable, pues el desarrollo de cualquier rasgo «involves interactions among many genes, many proteins and other types of molecules, and the environment in which an individual develops» (Jablonka & Lamb 2005: 6). Por ello, no puede existir esa relación causal directa. De hecho, la correlación que pueda existir entre una secuencia de ADN y un fenotipo dado (como el lenguaje en este caso) no implica una causación directa del fenotipo por parte de esa secuencia. Eso sería tanto como sostener que *FOXP2* es no solo condición necesaria sino también suficiente para el lenguaje. Bateson (2001: 157) lo expresa muy claramente: «A disconnected wire can cause a car to break down, but this does not mean that the wire by itself is responsible for making the car move». Y si la relación indirecta entre genes y rasgos existe siempre, en el caso de *FOXP2* todavía se acentúa más, pues este es un gen regulador o de control maestro, de manera que no actúa de manera individual ni directa sobre proceso fisiológico alguno.

En realidad, y yendo más allá, lo que hace esa inferencia es dejar de lado la enorme complejidad de mecanismos que existen entre el genotipo y el fenotipo (Moore 2001, Oyama 2000), pero que en la concepción criticada son sencillamente ignorados.

Por todo ello, la mera posesión del gen referido por parte de los Neandertales no permite inferir automáticamente que estos dispusieran de lenguaje complejo. Estas palabras de Fisher & Scharff (2009: 173) (y notemos que Fisher fue uno de los co-descubridores de *FOXP2*) son rotundas al respecto: «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». En conclusión, la inferencia de Frayer *et al.* (2010, 2011) solo se puede sustentar desde una biología *folk* sin demasiado fundamento científico.

6. CONCLUSIONES

En este artículo, hemos analizado las propuestas de Frayer *et al.* (2011) y en especial de Frayer *et al.* (2010) al respecto de una posible capacidad moderna del lenguaje en los Neandertales (e incluso más atrás). Dado el carácter muy debatido de la

naturaleza del sistema comunicativo neandertal, cualquier trabajo que se publique al respecto con nuevas evidencias debe ser bienvenido (al menos, de entrada), sobre todo si, como hacen ambos artículos, intentan hacer converger diferentes tipos de evidencias.

Sin embargo, las propuestas analizadas, como hemos tratado de mostrar, son inconcluyentes para cada uno de los diferentes argumentos traídos a colación: en lo que respecta a Frayer (2011, 2011), ni la relación entre dextralidad, lateralización y lenguaje ni tampoco la presencia de *FOXP2* en los Neandertales son evidencias que determinen de manera clara, frente a lo que asumen los autores, la existencia de capacidades lingüísticas de tipo moderno en esa especie; tampoco las supuestas pruebas de conducta compleja o simbolismo neandertal aducidas por Frayer *et al.* (2010) lo son, pues, sobre todo en relación a la cuestión del simbolismo, esas evidencias son prácticamente inexistentes. Por ello, la afirmación de Frayer *et al.* (2010: 122) según la que «There have now emerged numerous new reasons from different data sources [...] to reject the notion that Neandertals lacked linguistic competence» es difícil de ser aceptada.

Es cierto que para indagar sobre el origen y la capacidad del lenguaje es necesario echar mano de evidencias indirectas, dada la absoluta inviabilidad de poder hacer lo propio con las de tipo directo. Sin embargo, por esa misma razón, es necesario ser muy cauteloso a la hora de manejar ese tipo de evidencias que, por indirectas, descansan en inferencias que muchas veces son, como poco, muy cuestionables.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMUNTS, K., A. SCHLEICHER, U. BURGEL, H. MOHLBERG, H. B. UYLINGS & K. ZILLES (1999): "Broca's region revisited: Cytoarchitecture and intersubject variability". *Journal of Comparative Neurology* 412, 319-41.
- ARBIB, M. (2005): "The Mirror System hypothesis: How did protolanguage evolve?". En M. Tallerman (ed.): *Language origins. Perspectives on evolution*. New York: Oxford University Press, 21-47.
- ARSUAGA, J. L. (1999): *El collar del Neandertal. En busca de los primeros pensadores*. Madrid: Temas de Hoy.
- AYALA, F. J. & C. J. CELA CONDE (2006): *La piedra que se volvió palabra. Las claves evolutivas de la humanidad*. Madrid: Alianza.
- BALARI, S., A. BENÍTEZ-BURRACO, M. CAMPS, V. M. LONGA, G. LORENZO & J. URIAGEREKA (2008): "¿Homo loquens neanderthalensis? En torno a las capacidades simbólicas y lingüísticas del Neandertal". *Munibe Antropologia-Arkeologia* 59, 3-24.
- BALARI, S., A. BENÍTEZ-BURRACO, M. CAMPS, V. M. LONGA & G. LORENZO (2010): "La importancia de ser moderno. Problemas de método e ideología en el debate sobre la cognición y la conducta de los Neandertales". *Ludus Vitalis. Revista de Filosofía de las Ciencias de la Vida* XVIII/34, 143-70.
- BALARI, S., A. BENÍTEZ-BURRACO, M. CAMPS, V. M. LONGA, G. LORENZO & J. URIAGEREKA (2011): "The archaeological record speaks: Bridging Anthropology and Linguistics". *International Journal of Evolutionary Biology*, vol. 2011, doi:10.4061/2011/382679.

- BALARI, S., A. BENÍTEZ-BURRACO, V. M. LONGA & G. LORENZO (en prensa): "The fossils of language: What are they, who has them, how did they evolve?". En C. Boeckx & K. K. Grohmann (eds), *The Cambridge handbook of Biolinguistics*. Cambridge & New York: Cambridge University Press.
- BALARI, S. & G. LORENZO (2008): "Pere Alberch's developmental morphospaces and the evolution of cognition". *Biological Theory* 3, 297-304.
- BALARI, S. & G. LORENZO (2009): "Computational phenotypes: Where the theory of computation meets Evo-Devo". *Biolinguistics* 3/1, 2-60.
- BAR-YOSEF, O. (2002): "The Upper Paleolithic revolution". *Annual Review of Anthropology* 31, 363-93.
- BATESON, P. (2001): "Behavioral development and Darwinian evolution". En S. Oyama, P. E. Griffiths & R. D. Gray (eds.): *Cycles of contingencies. Developmental systems and evolution*. Cambridge, MA, MIT Press, 149-166.
- BEDNARIK, R. (1995): "Concept-mediated marking in the Lower Palaeolithic". *Current Anthropology* 36, 605-34.
- BEDNARIK, R. (2006): "The Middle Palaeolithic engravings from Oldisleben, Germany". *Anthropologie* XLIV, 113-21.
- BENÍTEZ-BURRACO, A. (2005): "Caracterización neuroanatómica y neurofisiológica del lenguaje humano". *Revista de la Sociedad Española de Lingüística* 35, 461-94.
- BENÍTEZ-BURRACO, A. (2009): *Genes y lenguaje: aspectos ontogenéticos, filogenéticos y cognitivos*. Barcelona: Reverté.
- BENÍTEZ-BURRACO, A. & V. M. LONGA (en prensa): "El papel del ADN fósil en Paleoantropología: *FOXP2*, Neandertales y lenguaje". *Zephyrus. Revista de Prehistoria y Arqueología*.
- BENÍTEZ-BURRACO, A., V. M. LONGA, G. LORENZO & J. URIAGEREKA (2008): "Also Sprach Neanderthalis...or did She?". *Biolinguistics* 2/2-3, 225-32.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J. M. (2010): *La evolución del talento. Cómo nuestros orígenes determinan nuestro presente*. Barcelona: Debate.
- BICKERTON, D. (1990): *Language and species*. Chicago: University of Chicago Press. Hay trad. de M. A. Valladares: *Lenguaje y especies*. Madrid: Alianza, 1994.
- BISHOP, D. V. M. (2001): "Individual differences in handedness and specific speech and language impairment: evidence against a genetic link". *Behavioral Genetics* 31, 339-51.
- BLUMSTEIN, S. E. (1998): "Phonological aspects of aphasia". En M. T. Sarno (ed.): *Acquired aphasia*. San Diego: Academic Press, 157-85.
- BOË, L.-J., S. MAEDA & J.-L. HEIM (1999): "Neanderthal man was not morphologically handicapped for speech". *Evolution of Communication* 3/1, 49-77.
- BOË, L.-J., J.-L. HEIM, K. HONDA & S. MAEDA (2002): "The potential Neanderthal vowel space was as large as that of modern humans". *Journal of Phonetics* 30/3, 465-84.
- BRADSHAW, J. L. & N. C. NETTLETON (1981): "The nature of hemispheric specialization in man". *Behavioral and Brain Sciences* 4, 51-63.
- BRENTARI, D. (ed.) (2010): *Sign languages*. New York: Cambridge University Press.
- CANTALUPO, C. & W. D. HOPKINS (2001): "Asymmetric Broca's area in great apes". *Nature* 414, 505.
- CÂRCIUMARU, M., M.-H. MONCEL, M. ANGHELINU & R. CÂRCIUMARU (2002): "The Cioarei-Borosteni cave (Carpathian Mountains, Romania): Middle Paleolithic finds and technological analysis of the lithic assemblages". *Antiquity* 76, 681-90.
- CARROLL, S. B. (2005): *Endless forms most beautiful. The new science of Evo Devo and the making of the animal kingdom*. New York: W. W. Norton.

- CASHMORE L. (2009): "Can hominin 'handedness' be accurately assessed?" *Annals of Human Biology* 36, 624-41.
- CASHMORE, L., N. T. UOMINI & A. CHAPELAIN (2008): "The evolution of handedness in humans and great apes: a review and current issues". *Journal of Anthropological Sciences* 86, 7-35.
- CHASE, P. & H. DIBBLE (1987): "Middle Paleolithic symbolism: A review of current evidence and interpretations". *Journal of Anthropological Archaeology* 6, 263-96.
- COOLIDGE, F. L. & T. WYNN (2004): "A cognitive and neuropsychological perspective on the Châtelperronian". *Journal of Anthropological Research* 60, 55-73.
- CORBALLIS, M. C. (1991) *The lopsided ape*. New York: Oxford University Press.
- CORBALLIS, M. C. (2007): "Cerebral asymmetry and human uniqueness". En W. D. Hopkins (ed.): *The evolution of hemispheric specialization in primates*. Amsterdam: Elsevier, 1-21.
- CORP, N. & R. W. BYRNE (2004): "Sex difference in chimpanzee handedness". *American Journal of Physical Anthropology* 123, 62-8.
- CROW, T. J. (2002): "ProtocadherinXY: a candidate gene for cerebral asymmetry and language". En A. Wray (ed.): *The transition to language*. New York: Oxford University Press, 93-112.
- CROW, T. J. (2004): "Directional asymmetry is the key to the origin of modern *Homo sapiens* (the Broca-Annett axiom): A reply to Rogers' review of *The Speciation of Modern Homo Sapiens*". *Laterality* 9, 233-42.
- CROW, T. J. (2008): "The 'big bang' theory of the origin of psychosis and the faculty of language". *Schizophrenia Research* 102, 31-52.
- DAMASIO, H., T. J. GRABOWSKI, D. TRANEL, R. D. HICHA & A. R. DAMASIO (1996): "A neural basis for lexical retrieval". *Nature* 300, 499-505.
- DAVIDSON, I. (2003): "The archaeological evidence of language origins: States of art". En M. H. Christiansen & S. Kirby (eds.): *Language evolution*. New York: Oxford University Press, 140-57.
- DEACON, T. W. (2000): "Evolutionary perspectives on language and brain plasticity". *Journal of Communication Disorders* 33, 273-91.
- DEHAENE-LAMBERTZ, G., S. DEHAENE & L. HERTZ-PANNIER (2002): "Functional neuroimaging of speech perception in infants". *Science* 298, 2013-5.
- DENNETT, D. (1995): *Darwin's dangerous idea*. New York: Simon & Schuster. Hay trad. de C. Pera: *La peligrosa idea de Darwin. Evolución y significados de la vida*. Barcelona: Galaxia-Gutenberg, 1999.
- DENNETT, D. (1996): *Kinds of minds. Toward an understanding of consciousness*. New York: Basic Books.
- 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 & R. Ferrer i Cancho (eds.): *The evolution of language. Proceedings of EVOLANG7*. Singapur: World Scientific Publishing, 413-4.
- D'ERRICO, F., J. ZILHÃO, M. JULIEN, D. BAFFIER & J. PELEGRIN (1998): "Neanderthal acculturation in Western Europe? A critical review of the evidence and its interpretation". *Current Anthropology* 39/2, special issue: *The Neanderthal problem and the evolution of human behavior*, S1-S22.

- D'ERRICO, F., C. HENSHILWOOD, G. LAWSON, M. VANHAEREN, A.-M. TILLIER, M. SORESSI, F. BRESSON, B. MAUREILLE, A. NOWELL, J. LAKARRA, L. BACKWELL & M. JULIEN (2003): "Archeological evidence for the emergence of language, symbolism, and music —An alternative multidisciplinary perspective". *Journal of World Prehistory* 17/1, 1-70.
- DESMOND, J. E. & J. A. FIEZ (1998): "Neuroimaging studies of the cerebellum: language, learning and memory". *Trends in Cognitive Sciences* 2, 355-62.
- DUFFAU, H., M. LEROY & P. GATIGNOL (2008): "Cortico-subcortical organization of language networks in the right hemisphere: an electrostimulation study in left-handers". *Neuropsychologia* 46: 3197-3209.
- DUNBAR, R., C. KNIGHT & C. POWER (eds.) (1999): *The evolution of culture. An interdisciplinary view*. Edinburgh: Edinburgh University Press.
- ENARD, W., M. PRZEWORSKI, S. E. FISHER, C. S. LAI, V. WIEBE, T. KITANO, A. P. MONACO & S. PÄÄBO (2002): "Molecular evolution of *FOXP2*, a gene involved in speech and language". *Nature* 418, 869-72.
- FADIGA, L., L. CRAIGHERO & A. D'AUSILIO (2009): "Broca's area in language, action, and music". *Annals of the New York Academy of Sciences* 1169, 448-58.
- FAGARD, J. & C. LEMOINE (2006): "The role of imitation in the stabilization of handedness during infancy". *Journal of Integrative Neuroscience* 5, 519-33.
- FISHER, S. E. & C. SCHARFF (2009): "*FOXP2* as a molecular window into speech and language". *Trends in Genetics* 25/4, 166-77.
- FITCH, W. T. (2000a): "The evolution of speech: a comparative review". *Trends in Cognitive Sciences* 4, 258-67.
- FITCH, W. T. (2000b): "The phonetic potential of nonhuman vocal tracts: comparative cine-radiographic observations of vocalizing animals". *Phonetica* 57, 205-18.
- FITCH, W. T. (2002): "Comparative vocal production and the evolution of speech: reinterpreting the descent of the larynx". En A. Wray (ed.): *The transition to language*. New York: Oxford University Press, 21-45.
- FITCH, W. T. (2005): "The evolution of language: a comparative review". *Biology and Philosophy* 20, 193-230.
- FITCH, W. T. (2009): "Fossil cues to the evolution of speech". En R. Botha & C. Knight (eds): *The cradle of language*. New York: Oxford University Press, 112-34.
- FITCH, W. T. & D. REBY (2001): "The descended larynx is not uniquely human". *Proceedings of the Royal Society of London* 268: 1669-75.
- FOUNDAS, A. L., C. M. LEONARD, R. GILMORE, E. FENNEL & K. M. HEILMAN (1994): "Planum temporale asymmetry and language dominance". *Neuropsychologia* 32, 1225-31.
- FOUNDAS, A. L., C. M. LEONARD & B. HANNA-PLADDY (2002): "Variability in the anatomy of the planum temporale and posterior ascending ramus: do right- and left handers differ?". *Brain and Language* 83, 403-24.
- FRANCKS, C., S. E. FISHER, I. L. MACPHIE, A. J. RICHARDSON, A. J. MARLOW, J. F. STEIN & A. P. MONACO (2002): "A genomewide linkage screen for relative hand skill in sibling pairs". *American Journal of Human Genetics* 70, 800-5 [Erratum: *American Journal of Human Genetics* 70, 1075].
- FRANCKS, C., L. E. DELISI, S. E. FISHER, S. H. LAVAL, J. E. RUE, J. F. STEIN & A. P. MONACO (2003): "Confirmatory evidence for linkage of relative hand skill to 2p12-q11". *American Journal of Human Genetics* 72, 499-502.
- FRAYER, D. W., J. ORSCHIEDT, J. COOK, M. D. RUSSELL & J. RADOVČIĆ (2006): "Krapina 3: Cut marks and ritual behavior?". *Periodicum Biologorum* 108/4, 519-24.
- FRAYER, D. W., I. FIORE, C. LALUEZA-FOX, J. RADOVČIĆ & L. BONDIOLI (2010): "Right handed Neandertals: Vindija and beyond". *Journal of Anthropological Sciences* 88, 113-27.

- FRAYER, D. W., M. LOZANO, J. M. BERMÚDEZ DE CASTRO, E. CARBONELL, J. L. ARSUAGA, J. RADOVČIĆ, I. FIORE & L. BONDIOLI (2011): "More than 500,000 years of right-handedness in Europe". *Laterality*. doi: 10.1080/1357650X.2010.529451.
- FREY, R. & T. RIEDE (2003): "Sexual dimorphism of the larynx of the Mongolian Gazelle (*Procapra gutturosa* Pallas, 1777) (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae)". *Zoologischer Anzeiger* 242, 33-62.
- FRIEDERICI, A. D. (2006): "The neural basis of language development and its impairment". *Neuron* 52, 941-52.
- FUJITA, E., Y. TANABE, A. SHIOTA, M. UEDA, K. SUWA, M. Y. MOMOI & T. MOMOI (2008): "Ultrasonic vocalization impairment of Foxp2 (R552H) knockin mice related to speech-language disorder and abnormality of Purkinje cells". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 105, 3117-22.
- GARGETT, R. H. (1989): "Grave shortcomings: The evidence for Neandertal burials". *Current Anthropology* 30/2, 157-77.
- GESCHWIND, D. H., B. L. MILLER, C. DECARLI & D. CARMELLI (2002): "Heritability of lobar brain volumes in twins supports genetic models of cerebral laterality and handedness". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 99, 3176-81.
- GOODWIN, B. (1994): *How the leopard changed its spots. The evolution of complexity*. New York: Charles Scribner's Sons. Trad. de A. García: *Las manchas del leopardo. La evolución de la complejidad*. Barcelona: Tusquets, 1998.
- GRÄFF, J. & I. M. MANSUY (2008): "Epigenetic codes in cognition and behaviour". *Behavioural Brain Research* 192, 70-87.
- GRODZINSKY, Y. (2000): "The neurology of syntax: language use without Broca's area". *Behavioral and Brain Sciences* 23, 1-71.
- GRÜN, R. & C. STRINGER (2000): "Tabun revisited: revised ESR chronology and new ESR and U-series analyses of dental material from Tabun C1". *Journal of Human Evolution* 39, 601-12.
- HAESLER, S., C. ROCHEFORT, B. GEORGI, P. LICZNERSKI, P. OSTEN & C. SCHARFF (2007): "Incomplete and inaccurate vocal imitation after knockdown of FoxP2 in songbird basal ganglia nucleus Area X". *PLoS Biology* 5/12, e321. doi: 10.1371/journal.pbio.0050321.
- HAESLER, S., K. WADA, A. NSHDEJAN, E. MORRISSEY, T. LINTS, E. D. JARVIS & C. SCHARFF (2004): "Foxp2 expression in avian vocal learners and non-learners". *The Journal of Neuroscience* 24: 3164-75.
- HAUSER, M. D. & W. T. FITCH (2003): "What are the uniquely human components of the language faculty?". En M. H. Christiansen & S. Kirby (eds.): *Language evolution*. New York: Oxford University Press, 158-81.
- HAYASHI, M. (2007): "A new notation system of object manipulation in the nesting-cup task for chimpanzees and humans". *Cortex* 43: 308-18.
- HAYASHI, M. & T. MATSUZAWA (2003): "Cognitive development in object manipulation by infant chimpanzees". *Animal Cognition* 6, 225-33.
- HENRY, D. O., H. J. HIETALA, A. M. ROSEN, Y. E. DEMIDENKO, V. I. USIK & P. A. ARMAGAN (2004): "Human behavioral organization in the Middle Paleolithic: were Neanderthals different?". *American Anthropologist* 106/1, 17-31.
- HENSHILWOOD, C. S. & B. DUBREUIL (2009): "Reading the artifacts: gleaned language skills from the Middle Stone Age in southern Africa". En R. Botha & C. Knight (eds): *The cradle of language*. New York: Oxford University Press, 41-61.

- HIGHAM, T., R. JACOBI, M. JULIEN, F. DAVID, L. BASELL, R. WOOD, W. DAVIES & C. B. RAMSEY (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.* 107/47, 20234-9.
- HOLLOWAY, R. L. (1983): "Human paleontological evidence relevant to language behavior". *Human Neurobiology* 2, 105-14.
- HOLLOWAY, R. L. (1996): "Evolution of the human brain". En A. Lock & C. R. Peters (eds.): *Handbook of human symbolic evolution*. Oxford: Clarendon Press, 74-125.
- HOPKINS, W. D. (2006): "Comparative and familial analysis of handedness in great apes". *Psychological Bulletin* 132, 538-559.
- HOPKINS, W. D., K. A. PHILLIPS, A. BANIA, S. E. CALCUTT, M. GARDNER, J. RUSSELL, J. SCHAEFFER, E. V. LONSDORF, S. R. ROSS & S. J. SCHAPIRO (2011): "Hand preferences for coordinated bimanual actions in 777 great apes: Implications for the evolution of handedness in Hominins". *Journal of Human Evolution* 60/5, 605-11.
- HOVERS, E. (2005): "Review of *Neanderthals in the Levant: Behavioral organization and the beginnings of human modernity*, edited by Donald O. Henry, London, Continuum, 2003". *PaleoAnthropology* vol. 2005, 9-12.
- HOVERS, E., S. ILANI, O. BAR-YOSEF & B. VANDERMEERSCH (2003): "An early case of color symbolism. Ochre use by modern humans in Qafzeh Cave". *Current Anthropology* 44, 491-522.
- JABLONKA, E. & M. J. LAMB (2005): *Evolution in four dimensions. Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*. Cambridge, MA: MIT Press.
- JERISON, H. (1985): "Animal intelligence as encephalization". En L. Weiskrantz (ed.): *Animal intelligence*. Oxford: Clarendon Press, 21-35.
- JOSSE, G. & N. TZOURIO-MAZOYER (2004): "Hemispheric specialization for language". *Brain Research Reviews* 44, 1-12.
- JUST, M. A., P. A. CARPENTER, T. A. KELLER, W. F. EDDY & B. THULBORN (1996): "Brain activation modulated by sentence comprehension". *Science* 274, 114-6.
- KAAN, E. & L.A. STOWE (2002): "Storage and computation in the brain: a neuroimaging perspective". En S. Nooteboom, F. Weerman & F. Wijnen (eds.): *Storage and computation in the language faculty*. Dordrecht: Kluwer, 257-98.
- KLAR, A. J. S. (1996): "A single locus, RGHT, specifies preference for hand utilization in humans". *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 61, 59-65.
- KLEIN, R. G. (2003): "Whither the Neanderthals?". *Science* 299, 1525-1527.
- KLEIN, R. G. (2009): *The human career*. 3rd ed. Chicago: The University of Chicago Press.
- KLEIN, R. G. & B. EDGAR (2002): *The dawn of human culture*. New York: John Wiley.
- KONOPKA, G., J. M. BOMAR, K. WINDEN, G. COPPOLA, Z. O. JONSSON, F. GAO, S. PENG, T. M. PREUSS, J. A. WOHLSCHLEGEL & D. H. GESCHWIND (2009): "Human-specific transcriptional regulation of CNS development genes by FOXP2". *Nature* 462, 213-7.
- KOSIK, K. S. (2003): "Beyond phrenology, at last". *Nature Reviews Neuroscience* 4, 234-9.
- KRAUSE, J., C. LALUEZA-FOX, L. ORLANDO, W. ENARD, R. E. GREEN, H. A. BURBANO, J.-J. HUBLIN, C. HÄNNI, J. FORTEA, M. DE LA RASILLA, J. BERTRANPETIT, A. ROSAS & S. PÄÄBO (2007): "The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neanderthals". *Current Biology* 17, 1908-12.
- LAI, C. S., S. E. FISHER, J. A. HURST, F. VARGHA-KHADEM & A. P. MONACO (2001): "A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder". *Nature* 413, 519-23.
- LALLAND, K. N., J. KUMM, J. D. VAN HORN & M. W. FELDMAN (1995): "A gene-culture model of human handedness". *Behavior Genetics* 25, 433-45.

- LEAKEY, R. & R. LEWIN (1992): *Origins reconsidered. In search of what makes us human*. New York: Doubleday. Trad. de M. J. Aubet: *Nuestros orígenes. En busca de lo que nos hace humanos*. Barcelona: Crítica, 1994.
- LEASK, S. J. & T. J. CROW (2001): "Word acquisition reflects lateralization of hand skill". *Trends in Cognitive Sciences* 5, 513-6.
- LEV, E., M. E. KISLEV & O. BAR-YOSEF (2005): "Mousterian vegetal food in Kebara Cave, Mt. Carmel". *Journal of Archaeological Science* 32, 475-84.
- LEVENSON, J. M. & J. D. SWEATT (2006): "Epigenetic mechanisms: a common theme in vertebrate and invertebrate memory formation". *Cellular and Molecular Life Sciences* 63, 1009-16.
- LEVINSON, S. G. & P. JAISSON (eds.) (2006): *Evolution and culture*. Cambridge, MA: MIT Press.
- LEVY, J. & T. NAGYLAKI (1972): "A model for the genetics of handedness". *Genetics* 72, 117-28.
- LI, G., J. WANG, S. J. ROSSITER, G. JONES & S. ZHANG (2007): "Accelerated *FoxP2* evolution in echolocating bats". *PLoS ONE* 2/9, e900, doi:10.1371/journal.pone.0000900.
- LI, S., J. WEIDENFELD & E. E. MORRISEY (2004): "Transcriptional and DNA binding activity of the *Foxp1/2/4* family is modulated by heterotypic and homotypic protein interactions". *Molecular and Cellular Biology* 24, 809-22.
- LIEBERMAN, P. (1991): *Uniquely human. The evolution of speech, thought, and selfless behavior*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- LIEBERMAN, P. (1998): *Eve spoke. Human language and human evolution*. New York: Norton.
- LIEBERMAN, P. (2000): *Human language and our reptilian brain: The subcortical bases of speech, syntax and thought*. Cambridge, MA & London: Harvard University Press.
- LIEBERMAN, P. (2002): "On the nature and evolution of the neural bases of human language". *American Journal of Physical Anthropology* 45, 36-62.
- LIEBERMAN, P. (2003): "Motor control, speech, and the evolution of human language". En M. H. Christiansen & S. Kirby (eds.): *Language evolution*. New York: Oxford University Press, 255-71.
- LIEBERMAN, P. (2006): *Toward an evolutionary biology of language*. Cambridge: Harvard University Press.
- LIEBERMAN, P. (2007): "The evolution of human speech. Its anatomical and neural bases". *Current Anthropology* 48/1, 39-66.
- LIEBERMAN, P. (2009): "*FOXP2* and human cognition". *Cell* 137, 800-3.
- LIEBERMAN, P. & E. S. CRELIN (1971): "On the speech of Neanderthal man". *Linguistic Inquiry* 2, 203-2.
- LIEBERMAN, P., E. S. CRELIN & D. H. KLATT (1972): "Phonetic ability and related anatomy of the newborn and adult human, Neanderthal man, and the chimpanzee". *American Anthropologist* 74/3, 287-307.
- LIÉGEOIS, F., A. CONNELLY, T. BALDEWEG & F. VARGHA-KHADEM (2008): "Speaking with a single cerebral hemisphere: fMRI language organization after hemispherectomy in childhood". *Brain and Language* 106, 195-203.
- LONGA, V. M. (2006): "Sobre el significado del descubrimiento del gen *FOXP2*". *Estudios de Lingüística. Universidad de Alicante* 20, 177-207.
- LONGA, V. M. (2009): "En el origen. Técnica y creatividad en la prehistoria". *Ludus Vitalis. Revista de Filosofía de las Ciencias de la Vida* XVII/31, 227-31.
- LONSDORF, E. V. & W. D. HOPKINS (2005): "Wild chimpanzees show population-level handedness for tool use". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 102, 12634-8.

- LOZANO, M., M. MOSQUERA, J. M. BERMÚDEZ DE CASTRO, J. L. ARSUAGA & E. CARBONELL (2009): "Right handedness of *Homo heidelbergensis* from Sima de los Huesos Atapuerca, Spain 500,000 years ago". *Evolution and Human Behavior* 30, 369-76.
- MACNEILAGE, P. F., M. STUDDERT-KENNEDY & B. LINDBLOM (1987): "Primate handedness reconsidered". *Behavioral and Brain Sciences* 10, 247-303.
- MARANGOLO, P. & F. PIRAS (2010): "Language and its interacting components: the right hemisphere hypothesis in derivational morphology". *Brain Research* 1320, 114-22.
- MARTIN, R. C., S. D. BREEDIN & M. F. DAMIAN (1999): "The relation of phoneme discrimination, lexical access, and short-term memory: a case study and interactive activation account". *Brain and Language* 70, 437-82.
- MARTÍNEZ MENDIZÁBAL, I. & J. L. ARSUAGA (2009): "El origen del lenguaje: la evidencia paleontológica". *Munibe (Antropología-Arkeología)* 60, 5-16.
- MATTICK, J. S., R. J. TAFT & G. J. FAULKNER (2009): "A global view of genomic information: moving beyond the gene and the master regulator". *Trends in Genetics* 26, 21-8.
- MCBREARTY, S. & A. S. BROOKS (2000): "The revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior". *Journal of Human Evolution* 39, 453-563.
- MCGREW, W. C. & L. F. MARCHANT (1992): "Chimpanzees, tools, and termites: Hand preference or handedness?". *Current Anthropology* 33, 114-9.
- MCMANUS, I. C. (1985): "Handedness, language dominance and aphasia: a genetic model". *Psychological Medicine Monograph Supplement* 8, S1-S40.
- MEHLER, M. F. (2008): "Epigenetic principles and mechanisms underlying nervous system functions in health and disease". *Progress in Neurobiology* 86, 305-41.
- MELLARS, P. (1996): "Symbolism, language, and the Neanderthal mind". En P. Mellars & K. Gibson (eds.): *Modelling the early human mind*. Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research, 15-32.
- MELLARS, P. (1998a): "Comment on d'Errico & al. 1998, 'Neanderthal acculturation in Western Europe?'". *Current Anthropology* 39/2, S25-S26. Special issue: The Neanderthal problem and the evolution of human behavior.
- MELLARS, P. (1998b): "Neanderthals, modern humans and the archaeological evidence for language". En N. Jablonski & L. C. Aiello (eds.): *The origin and diversification of language*. San Francisco: California Academy of Sciences, 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 & New York: Oxford University Press, 31-47. Trad. de N. Cases *et al.*, "Arqueología y los orígenes de los humanos modernos: perspectiva europea y africana". En T. J. Crow (ed.): *La especiación del Homo sapiens moderno*. Madrid: Triacastela, 2005, 45-62.
- 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.* 107/47, 20147-8.
- MITHEN, S. (1996): *The prehistory of the mind. A search for the origins of art, religion, and science*. London: Thames & Hudson.
- MITHEN, S. (2005): *The singing Neanderthals. The origins of music, language, mind and body*. London: Weidenfeld & Nicholson. Trad. de G. Djembé: *Los neandertales cantaban rap. Los orígenes de la música y el lenguaje*. Barcelona: Crítica, 2007.
- MITHEN, S. (2007): "General intellectual ability". En S. W. Gangestad & J. A. Simpson (eds.): *The evolution of mind. Fundamental questions and controversies*. New York: The Guilford Press, 319-24.

- MOORE, D. (2001): *The dependent gene. The fallacy of "nature vs. nurture"*. New York: Henry Holt.
- NATSOPOULOS, D., M. KOUTSELINI, G. KIOSSEOGLU & F. KOUNDOURIS (2002): "Differences in language performance in variations of lateralization". *Brain and Language* 82, 223-40.
- NETTLE, D. (2003): "Hand laterality and cognitive ability: A multiple regression approach". *Brain and Cognition* 52, 390-8.
- NISHIMURA, T., A. MIKAMI, J. SUZUKI & T. MATSUZAWA (2006): "Descent of the hyoid in chimpanzees: evolution of face flattening and speech". *Journal of Physical Anthropology* 51, 244-54.
- OLSSON, H. & C. INGVAR, C. (1991): "Left handedness is uncommon in breast cancer patients". *European Journal of Cancer* 27, 1694-5.
- OYAMA, S. (2000): *The ontogeny of information. Developmental systems and evolution*. Durham: Duke University Press.
- PIATELLI-PALMARINI, M. & J. URIAGEREKA (2011): "A geneticist's dream, a linguist's nightmare: The case of *FOXP2*". En A. M. Di Sciullo & C. Boeckx (eds.): *The biolinguistic enterprise. New perspectives on the evolution and nature of the human language faculty*. New York: Oxford University Press, 100-25.
- POEPEL, D. & D. EMBICK (2005): "Defining the relation between linguistics and neuroscience". En A. Cutler (ed.): *Twenty-first century Psycholinguistics: Four cornerstones*. Hillsdale: Lawrence Erlbaum, 103-20.
- PTAK, S., W. ENARD, V. WIEBE, I. HELLMANN, J. KRAUSE, M. LACHMANN & S. PÄÄBO (2009): "Linkage disequilibrium extends across putative selected sites in *FOXP2*". *Molecular Biology and Evolution* 26/10: 2181-4.
- RASMUSSEN, T. & B. MILNER (1977): "The role of early left-brain injury in determining lateralization of cerebral speech functions". *Annals of the New York Academy of Sciences U.S.A.* 299, 355-69.
- RIVERA, A. (2010): "Conducta simbólica: la muerte en el Musteriense y MSA". *Zephyrus. Revista de Prehistoria y Arqueología* 65, 39-63.
- RIZZOLATTI, G. & M. A. ARBIB (1998): "Language within our grasp". *Trends in Neuroscience* 21, 188-94.
- ROEBROEKS, W. & A. VERPOORTE (2009): "A 'language-free' explanation for differences between the European Middle and Upper Paleolithic record". En R. Botha & C. Knight (eds.): *The cradle of language*. New York: Oxford University Press, 150-66.
- ROSAS, A. (2010): *Los neandertales*. Madrid: CSIC / Catarata.
- SARGENT, C. A., H. BRIGGS, I. J. CHALMERS, B. LAMBSON, E. WALKER & N. A. AFFARA (1996): "The sequence organization of Yp/proximal Xq homologous regions of the human sex chromosomes is highly conserved". *Genomics* 32, 200-9.
- SATZ, P. (1979): "A test of some models of hemispheric speech organization in the left- and right-handed". *Science* 203, 1131-3.
- SCHUBOTZ, R. I. & C. J. FIEBACH (2006): "Integrative models of Broca's area and the ventral premotor cortex". *Cortex* 42, 461-3.
- SELNES, O. (2006): "Apraxia, handedness and language laterality". En K. Brown (ed.): *Encyclopedia of language and Linguistics*. Oxford: Elsevier, vol. 1, 420-3.
- SELNES, O. & H. A. WHITAKER (2006): "Anatomical asymmetries versus variability of language areas of the brain". En K. Brown (ed.): *Encyclopedia of language and Linguistics*. Oxford: Elsevier, vol. 1, 240-4.

- SHU, W., J. Y. CHO, Y. JIANG, M. ZHANG, D. WEISZ, G. A. ELDER, J. SCHMEIDLER, R. DE GASPERI, M. A. GAMA SOSA, D. RABIDOU, A. C. SANTUCCI, D. PERL, E. MORRISSEY & J. D. BUXBAUM (2005): "Altered ultrasonic vocalization in mice with a disruption in *Foxp2* gene". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 102, 9643-8.
- SOMMER, J. D. (1999): "The Shanidar IV 'Flower Burial': A re-evaluation of Neanderthal burial ritual". *Cambridge Archaeological Journal* 9/1, 127-9.
- SPEEVAK, M. D. & S. A. FARRELL (2011): "Non-syndromic language delay in a child with disruption in the Protocadherin11X/Y gene pair". *American Journal of Medical Genetics. Part B Neuropsychiatric Genetics* 156, 484-9.
- STRASSER, T. F., C. RUNNELS, K. WEGMANN, E. PANAGOPOULOU, F. MCCOY, C. DIGREGORIO, P. KARKANAS & N. THOMPSON (2011): "Dating Palaeolithic sites in southwestern Crete, Greece". *Journal of Quaternary Science*, 26: n/a. doi: 10.1002/jqs.1482
- STRINGER, C. B., J. C. FINLAYSON, R. N. E. BARTON, Y. FERNÁNDEZ-JALVO, I. CÁCERES, R. C. SABIN, E. J. RHODES, A. P. CURRANT, J. RODRÍGUEZ-VIDAL, F. GILES-PACHECO & J. A. RIQUELME-CANTAL (2008): "Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 105/38, 14319-24.
- SZAFIARSKI, J. P., J. R. BINDER, E. T. POSSING, K. A. MCKIERNAN, B. D. WARD & T. A. HAMMEKE (2002): "Language lateralization in left-handed and ambidextrous people: fMRI data". *Neurology* 59, 238-44.
- THOMAS, C., E. ALTENMILLER, G. MARCHMANN, J. KAHRS & J. DICHGANS (1997): "Language processing in aphasia: changes in lateralization patterns during recovery reflect cerebral plasticity in adults". *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology* 102, 86-97.
- TOBIAS, P. V. (1983): "Recent advances in the evolution of the hominids with especial reference to brain and speech". En C. Chagas (ed.): *Recent advances in the evolution of primates*. Ciudad del Vaticano: Pontificia Academia Scientiarum, 85-140.
- TOBIAS, P. V. (2003): "Orígenes evolutivos de la lengua hablada". En R. Gutiérrez Lombardo, J. Martínez Contreras & J. L. Vera Cortés (dirs.): *Naturaleza y diversidad humana. Estudios evolucionistas*. México: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales "Vicente Lombardo Toledano", 285-307.
- TOTH, N. (1985): "Archaeological evidence for preferential right-handedness in the Lower and Middle Pleistocene and its possible implications". *Journal of Human Evolution* 14/6, 607-14.
- TRINKAUS, E. (2007): "Human evolution: Neanderthal gene speaks out". *Current Biology* 17, R917-R918.
- UOMINI, N. T. (2009): "The prehistory of handedness: archaeological data and comparative ethology". *Journal of Human Evolution* 57, 411-9.
- UYLINGS, H. B., L. I. MALOFEEVA, I. N. BOGOLEPOVA, K. AMUNTS & K. ZILLES (1999): "Broca's language area from a neuroanatomical and developmental perspective". En P. Hagoort & C. Brown (eds.): *Neurocognition of language processing*. Oxford: Oxford University Press, 319-36.
- VAN DER GEER, A., M. DERMITZAKIS & J. DE VOS (2006): "Crete before the Cretans: the reign of dwarfs". *Pharos: Journal of the Netherlands Institute in Athens* 13, 119-30.
- VILLAVERDE, V. (2010): "Las primeras prácticas funerarias de la Prehistoria". En A. Pérez Fernández & B. Soler Mayor (eds.): *Restos de vida, restos de muerte. La muerte en la Prehistoria*. Valencia: Museo de Prehistoria de Valencia, 17-30.
- WALLENTIN, M. (2009): "Putative sex differences in verbal abilities and language cortex: A critical review". *Brain and Language* 108, 175-83.

- WATKINS, K. E., T. PAUS, J. P. LERCH, A. ZIJDENBOS, D. L. COLLINS, P. NEELIN, J. TAYLOR, K. J. WORSLEY & A. C. EVANS (2001): "Structural asymmetries in the human brain: a voxel-based statistical analysis of 142 MRI scans". *Cerebral Cortex* 11, 868-77.
- WATSON, S. L. & D. B. HANBURY (2007): "Prosimian primates as models of laterality". En W. D. Hopkins (ed.): *The evolution of hemispheric specialization in primates*. Amsterdam: Elsevier, 229-50.
- WEISSENGRUBER, G. E., G. FORSTENPOINTNER, G. PETERS, A. KÜBBER-HEISS & W. T. FITCH (2002): "Hyoid apparatus and pharynx in the lion (*Panthera leo*), jaguar (*Panthera onca*), tiger (*Panthera tigris*), cheetah (*Acinonyx jubatus*), and domestic cat (*Felis silvestris f. catus*)". *Journal of Anatomy* (London) 201, 195-209.
- WEST-EBERHARD, M. J. (2003): *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- WHITE, R. (1998): "Comment on d'Errico & al. 1998, 'Neandertal acculturation in Western Europe?'". *Current Anthropology* 39/2: S30-S32. Special issue: The Neanderthal problem and the evolution of human behavior.
- WILLIAMS, N. A., J. P. CLOSE, M. GIOUZELI & T. J. CROW (2006): "Accelerated evolution of Protocadherin11X/Y: a candidate gene-pair for cerebral asymmetry and language". *American Journal of Medical Genetics. Part B Neuropsychiatric Genetics* 141B, 623-33.
- WITELSON, S. F. & W. PALLIE (1973): "Left hemisphere specialization for language in the newborn: neuroanatomical evidence for asymmetry". *Brain* 96, 641-46.
- WYNN, T. & F. L. COOLIDGE (2004): "The expert Neandertal mind". *Journal of Human Evolution* 46, 467-87.
- YEO, R. A., S. W. GANGESTAD, R. THOMA, P. SHAW & K. REPA (1997): "Developmental instability and cerebral lateralization". *Neuropsychology* 11, 552-61.
- ZILHÃO, J., D. E. ANGELUCCI, E. BADAL-GARCÍA, F. D'ERRICO, F. DANIEL, L. DAYET, K. DOUKA, T. F. G. HIGHAM, M. J. MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, R. MONTES-BERNÁRDEZ, S. MURCIA-MASCARÓS, C. PÉREZ-SIRVENT, C. ROLDÁN-GARCÍA, M. VANHAEREN, V. VILLAVARDE, R. WOOD & J. ZAPATA (2010): "Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neanderthals". *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 107/3, 1023-8.
- ZILHÃO, J. & F. D'ERRICO (1999): "The chronology and taphonomy of the earliest Aurignacian and its implications for the understanding of Neandertal extinction". *Journal of World Prehistory* 13, 1-68.