

¿Y si el lenguaje tiene 100.000 años?

Explorando las consecuencias de la datación del FOXP2 humano

Guillermo Lorenzo González

(Universidad de Oviedo)

Abstract.— A recent paleogenetic analysis of FOXP2 relates the mutations of the human version of this gene with the emergence of modern humans, some 100-200 thousand years ago. This articles explores the consequences of this finding over our understanding of the evolutionary process that brought language into existence. It is organized around three main questions: did Neanderthals use a type of language similar to ours?, what is the meaning of the morphologic and arqueologic data traditionally used to argue for or against the use of language among hominids?, and how can we explain the apparent mismatch between the emerge of language and the symbolic explosion of Upper Paleolithic?

Key words.— Origin of language, paleogenetic, paleoanthropology, modern sapiens, Neanderthal man, hominids, symbolic explosion.

Francisco J. Ayala y Camilo José Cela Conde advierten en su más reciente obra conjunta que los datos morfológicos (como el incremento del tamaño cerebral) y los arqueológicos (los objetos culturales) no nos permiten asignar con precisión una cierta capacidad cognitiva a una especie (Ayala & Cela Conde 2006: 30). No deberíamos confiar demasiado en ellos, por tanto, para determinar de qué tipo de capacidades comunicativas dispusieron los diferentes homínidos y cuál de ellos fue el primero

realmente capacitado para la comunicación lingüística. Estas observaciones parecen abocar a la lingüística evolutiva a un alarmante estado de crisis. Ayala y Cela Conde consideran que la fuente más fiable de datos para la reconstrucción de la historia evolutiva de la mente humana consiste en el estudio comparado de las capacidades cognitivas del hombre y de las capacidades homólogas en las especies más próximamente emparentadas con la nuestra, ejemplarmente las del chimpancé (Ayala & Cela Conde 2006: 31). Ahora bien, no parece ni mucho menos claro que podamos relacionar nuestra facultad lingüística con una capacidad realmente homóloga (es decir, producto de un proceso de evolución independiente a partir de una misma capacidad ancestral) presente en esa o en otra especie animal cualquiera (véanse al respecto Bickerton 1990, Deacon 1997 o Chomsky 2000a; para una visión de conjunto puede consultarse Lorenzo 2004a). El auxilio de los datos morfológicos (o paleoanatómicos) y de los arqueológicos (o paleocomportamentales) ha servido precisamente en las últimas décadas para paliar la laguna informativa que en el estudio de la filogénesis del lenguaje supone la inexistencia de un rasgo homólogo en el resto del reino animal (véanse, por ejemplo, Holloway 1983, Tobias 1983 y 1987 o Lieberman 1984 como ejemplos del empleo del primer tipo de datos, y Parker 1985 o Corballis 2002 como ejemplos del empleo del segundo tipo de datos de cara a la reconstrucción del desarrollo evolutivo del lenguaje). Huérfanos de una capacidad homóloga como necesario punto de referencia y minada nuestra confianza en los datos morfológicos y arqueológicos, pudiera parecer que la lingüística evolutiva se encuentra irremisiblemente condenada a la condición de pura práctica especulativa, lo que la convierte a ojos de algunos en una disciplina casi tabú o al menos digna de escaso crédito (véase, por ejemplo, Botha 2003).

Hasta aquí las malas noticias. Por fortuna, también las hay buenas. Muy buenas. En el año 2001 un equipo de genetistas coordinado por Anthony Monaco (Lai & al. 2001) consiguió establecer por primera vez una conexión causal firme entre un gen, la versión humana del conocido como FOXP2, y la regulación del desarrollo de una parte de la estructura anatómica que soporta el ejercicio del lenguaje. Poco después, en el año 2002, un equipo de paleogenetistas dirigido por Svante Pääbo (Enard & al. 2002) proponía una datación bastante precisa para las mutaciones características de la versión humana de ese gen. El propósito fundamental de este artículo consiste precisamente en señalar la introducción de este nuevo tipo de datos paleogenéticos como una sólida base para el desarrollo futuro de la lingüística evolutiva. Esto no significa que los datos

morfológicos y arqueológicos deban ser definitivamente arrinconados como fuente relevante de información para el estudio del curso de la evolución del lenguaje humano. Significa, por el contrario, que podrán ser a partir de ahora reinterpretados desde el nuevo ángulo de visión que supone la información paleogenética, la cual seguramente podrá dotarlos de una elocuencia muy superior a la que hasta ahora podíamos reconocerles. Desarrollaré también esta idea a lo largo del trabajo.

El artículo está organizado del siguiente modo. La primera sección se ocupa de explicar la datación del FOXP2 humano llevada a cabo por el grupo de Svante Pääbo (Enard & al. 2002), que sitúan las mutaciones que le son características en torno a los 100 o 200 mil años, y de adelantar algunas de las consecuencias que se siguen de ella de cara a nuestra comprensión de los orígenes evolutivos del lenguaje. La segunda sección es un interludio en el que discuto con cierto detalle cómo queda la cuestión del “lenguaje neandertal” a la luz de la aportación de este equipo de paleogenetistas. La tercera sección se ocupa de reinterpretar el sentido de los indicios acumulados en las últimas décadas sobre las capacidades comunicativas y/o lingüísticas de nuestros ancestros (directos o laterales) en el linaje homínido si damos por buena la datación del gen que nos ocupa. En la última sección considero también brevemente cómo debemos relacionar esa datación con las que se han venido manejando hasta ahora al respecto de la llamada “explosión simbólica” del Paleolítico Superior.

¿Cómo se calcula la edad de un gen? ¿Cuál es la del FOXP2 humano?

El estudio paleogenético dirigido por Svante Pääbo (publicado como Enard et al. 2002) consiste en un análisis comparado de las versiones del gen FOXP2 en varios mamíferos, cuya conclusión fundamental es que las mutaciones propias de la versión humana del gen han tenido lugar en los últimos 200 mil años de la evolución de nuestra especie. Teniendo en cuenta la incuestionable implicación de este gen en el desarrollo de las estructuras cerebrales que sorportan el ejercicio del habla (véase Lai et al. 2001, así como los comentarios de Marcus & Fisher 2003, Benítez Burraco 2005a y 2005b y Frutos et al. 2005) y teniendo asimismo en cuenta que somos la única especie capaz de ejercitarla, parece razonable datar en ese momento de nuestra historia evolutiva la aparición del lenguaje.

El estudio de Enard y colaboradores se basa, por una parte, en el análisis comparado de las proteínas codificadas por la versión del gen FOXP2 en diferentes especies de mamíferos (ratones, monos vervet, orangutanes, gorilas, chimpancés y

humanos). Este aspecto del análisis permite concluir que se trata de un gen especialmente conservador. Entre la versión de la proteína de los ratones y de los humanos sólo se aprecian cambios en la posición de tres aminoácidos, no se aprecian variaciones en las versiones de los chimpancés y los gorilas, se aprecia un cambio en las versiones de estos primates con relación a la del ratón y se observan dos con relación a la del humano. Todo ello significa que en los aproximadamente 130 millones de años de evolución que separa al antepasado común a humanos y chimpancés del ratón sólo ha tenido lugar un cambio en la proteína codificada por FOXP2, mientras que en los aproximadamente 6 millones de años de evolución independiente de humanos y chimpancés han tenido lugar dos cambios, uno de los cuales, si no ambos, debe estar implicado en la evolución del lenguaje. Esta parte del estudio se completa con un análisis comparado de la proteína en casi un centenar de humanos modernos, el cual permite comprobar la inexistencia de polimorfismo de aminoácidos en la proteína. Este patrón de cambio lleva a la conclusión de que las modificaciones operadas en la proteína se han visto sometidas a un proceso de selección positiva durante la evolución del linaje humano.

El estudio se basa, por otra parte, en el análisis de un segmento de 14.063 pares de bases correspondientes a los intrones 4, 5 y 6 del gen FOXP2 de veinte humanos. Este análisis revela, en primer lugar, una frecuencia de variantes (“alelos”) muy por debajo de la esperable en función de las tasas de un modelo de cambio neutral. Pero el análisis revela, como contrapartida, una frecuencia especialmente alta de alelos “derivados” (o “no ancestrales”). Este patrón de variación apunta a que los cambios operados en el FOXP2 durante la evolución de la especie humana ha tenido lugar en tiempos relativamente recientes. El razonamiento de Enard y colaboradores se basa en la idea de que la alta frecuencia de variantes de un gen sometido a selección positiva decrece rápidamente a menos que tenga lugar un repentino crecimiento de la población, lo que efectivamente parece haber tenido lugar hace entre 10 y 100 años (véase Wall & Przeworski 2000). En cualquier caso, concluyen que los métodos empleados en el estudio aconsejan a datar los cambios cruciales operados sobre este gen a lo largo de los últimos 200 mil años, es decir, a partir de una fecha “concomitante o subsiguiente a la aparición del hombre anatómicamente moderno” (Enard & al. 2002: 871).

Resulta también importante valorar con relación a todo lo anterior que FOXP2 ha sido caracterizado como un “gen regulador”, responsable, por tanto, no del desarrollo

de un tipo específico de tejido, sino de la configuración de toda una estructura orgánica. Pues bien, si el lenguaje ha resultado de la integración en un único sistema de habilidades previamente evolucionadas (véase Lorenzo 2004a como propuesta de un modelo de evolución para el lenguaje de este tipo) y si FOXP2 resulta ser responsable (o uno de los responsables) de dicho proceso de intergración, podemos entender, con Marcus (2004) el proceso evolutivo no tiene por qué haber sido ni lento ni gradual. De hecho, de acuerdo con las estimaciones de los modelos matemáticos utilizados en genética, un proceso de ese tipo podría consumarse en menos de 100.000 años, un breve instante de tiempo si lo comparamos con la evolución “ex novo” de estructuras complejas, las cuales exigen ciertamente estipular una infinidad de pasos graduales a lo largo de millones de años (Marcus 2004: 140-145). Todas estas estas consideraciones apoyarían, en definitiva, la posibilidad de que el lenguaje humano pueda ser el resultado de un proceso evolutivo que comenzó hace unos 200 mil años y que acaso se consumó hace unos 100 mil.

Las consecuencias de todo lo anterior para el estudio de los orígenes evolutivos del lenguaje son extraordinariamente importantes. Por una parte, estas conclusiones aportan a la lingüística evolutiva un centro en torno al cual convendrá hacer gravitar en lo sucesivo la interpretación de los restantes indicios (morfológicos y arqueológicos) manejados hasta ahora por la disciplina. Le devuelven, además, la posibilidad de manejar el sólido método de la comparación de homologías que en apariencia le estaba vedado. Es cierto que no encontramos capacidades homólogas al lenguaje entre las especies más cercanas a la nuestra en términos evolutivos, pero existen sin embargo genes homólogos a, al menos, uno de los responsables del desarrollo de la capacidad en los humanos. Esto no sólo da pie a basar en la comparación de todos ellos la datación de sus orígenes (tal como Enard & al. 2002 han hecho para la versión humana del gen), sino también a examinar la relación que puedan tener con el lenguaje las estructuras anatómicas y las capacidades de cuyo desarrollo sea responsable FOXP2 en otras especies y a plantearnos si de algún modo entran en la receta evolutiva del lenguaje humano. Finalmente, la datación del FOXP2 humano puede pasar a erigirse en árbitro de algunos debates clásicos de la lingüística evolutiva, alguno de ellos enquistado en los últimos tiempos como el del tipo de comunicación de que habrían sido capaces los neandertales.

¿Existió el neandertalés? ¿Esconde FOXP2 la clave sobre la cuestión?

Las posiciones en torno a la cuestión de las capacidades comunicativas de *Homo neanderthalensis* se dividen entre, de un lado, quienes consideran que la parquedad simbólica de esta especie y su desfase tecnológico con relación a *Homo sapiens sapiens* justifican la conclusión de que no disponía de una capacidad semejante al lenguaje propio de nuestra especie (véase Stringer & Gamble 1993 o Mellars 1998) y, de otro lado, quienes opinan que el tamaño de sus cerebros, algo mayor que el de los nuestros (véanse los datos de Kappelman 1996 y las conclusiones de Arsuaga 1999), la parecida angulación de la base externa de sus cráneos (véase Frayer & Nicolay 2000), la semejanza en forma y tamaño de sus hioides (véase Arensburg et al. 1990) o el diámetro de su canal hipoglósico (véase Kay et al. 1998), deben predisponernos a pensar que los neandertales disponían de capacitaciones cognitivas, y acaso lingüísticas, no demasiado diferentes a las nuestras. No obstante, también han sido esgrimidos argumentos morfológicos para justificar la inexistencia o las limitaciones del lenguaje neandertal, como la imposibilidad de que su cavidad oral pudiese contener una lengua con la curvatura propia de la del humano moderno (véase Lieberman & Crelin 1971, Lieberman 1984 y Lieberman 1998) o la nula elocuencia de datos como el del canal hipoglósico, pues el tamaño del nervio hipoglósico humano (estimado en masa nerviosa por milímetro) no es diferente en realidad al del chimpancé (véase DeGusta et al. 1999 y Jungers et al. 2003). Por último, han sido también señalados indicios de comportamiento ritual de tipo simbólico (enterramientos, uso de ocre, objetos de arte figurativo...) para concluir todo lo contrario (véase Leakey 1981). Cuenta asimismo con defensores la idea de que el lenguaje pudo ser la ventaja adaptativa que facilitó el desplazamiento de los neandertales por parte de los humanos modernos (véase Wilson & Cann 1992). A la vista de todo ello, puede realmente decirse que esta situación ilustra ejemplarmente la opinión expresada por Ayala y Cella Conde a propósito de la extrema ambigüedad de los registros morfológico y arqueológico al respecto de la evolución de la mente humana. ¿Pueden los datos paleogenéticos clarificar de algún modo esta confusa cuestión?

Lo cierto es que los resultados del estudio paleogenético del FOXP2 humano “ponen en duda, indirectamente, que los neandertales pudieran tener un lenguaje como el nuestro”, en palabras de Carlos Lalueza Fox (Lalueza Fox 2005: 50). No hay que olvidar que la fecha en que se supone que los neandertales ya ocupaban Europa (unos 230 mil años; véase Stringer & Gamble 1993) es anterior a la más conservadora de las

que se suponen para las mutaciones características del FOXP2 humano (200 mil años a lo sumo; véase Enard et al. 2002). Además, la secuenciación de algunos fragmentos de ADN mitocondrial procedentes de restos de neandertales asimismo conseguida por el equipo de Svante Pääbo y su comparación con el de humanos modernos parecen confirmar la condición de especies diferenciadas de ambos tipos humanos (véase Krings & al. 1997, Krings & al. 1999, Hofreiter & al. 2001, y Serre & al. 2004), lo que convierte en inaceptable la posibilidad de que los neandertales hubieran podido recibir el FOXP2 mutado en el ADN nuclear a través de la hibridación con sapiens modernos. Ahora bien, una afirmación como la de Carlos Lalueza Fox, recogida arriba, mantiene lógicamente abierta la posibilidad de que los neandertales hayan podido tener un tipo de lenguaje diferente al nuestro. ¿Qué tipo de lenguaje habría podido ser éste? Para formular algún tipo de idea al respecto será necesario que nos detengamos un momento a considerar con qué tipo de estructuras y capacidades asociadas se puede considerar causalmente ligado el FOXP2.

Podemos considerar revelador en este sentido, en primer lugar, el importante estudio de neuroimagen desarrollado por Liégeois y colaboradores (Liégeois & et al. 2003), que ha servido para poner de manifiesto un patrón de actividad característico, más retrasado y menos lateralizado, en los centros corticales tradicionalmente asociados al habla, así como unas menores tasas de actividad en el área de Broca y en el putamen, una de las estructuras que componen los ganglios basales, en individuos portadores de mutaciones consideradas patológicas del FOXP2. Conviene recordar que ambas estructuras (el área de Broca y los ganglios basales) son generalmente puestas en relación con tareas de tipo secuencial, lo que lleva a vincularlas con la fonología y con la sintaxis (véanse en este sentido los importantes comentarios en clave evolutiva de Lieberman 2000).

En segundo lugar, interesa recordar que el manejo de datos paleogenéticos nos devuelve, como apunté al final de la sección anterior, la posibilidad de apurar el método de la comparación de homologías genéticas entre especies animales distintas para sacar conclusiones acerca de la historia evolutiva de rasgos que, como sucede con el lenguaje, carecen de verdaderos homólogos en otras especies. En este sentido, es de obligada mención el análisis comparativo sobre el gen FOXP2 de las aves canoras que aprenden sus cantos y el de las que no los aprenden llevado a cabo por Haesler y colaboradores (Haesler et al. 2004).

Las conclusiones que se siguen de este trabajo son fundamentalmente tres. En primer lugar, el gen FOXP2 parece expresarse en todos los tipos de aves consideradas en el striatum (una estructura de los ganglios basales), el tálamo, el cerebro medio, la oliva inferior y el cerebelo. Sin embargo, en el caso de las aves que aprenden sus cantos se expresa también en una estructura especial de los ganglios basales, denominada Área X, de la que carecen las otras aves estudiadas. Además, las tasas más elevadas de expresión del gen se registran precisamente durante el período en que aprenden a cantar. En segundo lugar, estos resultados parecen consistentes con los obtenidos independientemente en el estudio de la expresión del FOXP2 en mamíferos, que relacionan el gen con el striatum y el palium, componentes ambos de los ganglios basales, así como con el tálamo, el cerebelo e incluso la corteza cerebral (véase Ferland et al. 2003, Lai et al. 2003 y Takahashi et al. 2003). El estudio, en tercer lugar, destaca el alto grado de similaridad entre el FOXP2 de las aves y el de los humanos (cuantificado en un 98%), lo que da lugar a pensar que hayan estado sometidos a presiones selectivas semejantes en el curso de su evolución independiente relacionadas con su papel regulador en el desarrollo de la estructura encargada del control vocal de habilidades adquiridas socialmente.

Lo más interesante para nosotros es, no obstante, el nuevo elemento de confirmación que introduce este trabajo sobre la relación del FOXP2 y el desarrollo de una estructura cerebral de la que parecen formar parte, de manera crucial, el cortex frontal y los ganglios basales. Esto da pie razonablemente a pensar que las mutaciones características de la versión humana del FOXP2 hayan traído consigo novedades en las funciones de esos componentes del cerebro con relación al lenguaje, como un control mucho más fino de los movimientos orofaciales, la sintaxis y, muy razonablemente, los recursos memorísticos exigidos por la articulación y la sintaxis complejas (del tipo de la memoria operativa o de trabajo de Ullman 2001; Wynn & Coolidge 2004 contiene un razonamiento sobre las limitaciones de esta capacidad en el neandertal). En este sentido, resultan importantísimas diversas observaciones clínicas que ponen al descubierto patrones de afasia muy semejantes a los de Broca, es decir, deficiencias en la producción asociado a agramatismo, con daños sin embargo localizados en las estructuras de los ganglios basales (véase Naeser et al. 1982, Alexander et al. 1987 y Mega & Alexander 1994, así como los comentarios de Lieberman 2000: 101).

Todo lo anterior da en definitiva pie a especular que *Homo neanderthalensis* pudo disponer a lo sumo de un sistema de comunicación cuasi o prolingüístico,

caracterizado por una gama de articulaciones mucho más limitada (esta es la idea clásica de, por ejemplo, Lieberman & Crelin 1971), acaso empleadas para la elaboración de símbolos con un alcance representativo bastante limitado (a juzgar por la parquedad simbólica de la especie) y seguramente no sujetos a combinaciones acordes con modelos secuenciales regulares y productivos. Esta idea nos lleva a reservar al neandertal un lugar en el “árbol genealógico del protolenguaje”, siguiendo la conocida expresión de Bickerton (1995: 93).

Piattelli-Palmarini y Uriagereka (2005) estiman que lo que concretamente trajeron consigo las mutaciones humanas del FOXP2 fue la “memoria operativa” requerida para el ejercicio de las operaciones propias de una “gramática sensible al contexto” (como la requerida por una gramática transformacional). Lo basan en la aparición súbita y subsiguiente a la datación de las mutaciones del gen de piezas cuya elaboración parece requerir algo así como el equivalente de una gramática sensible al contexto para la manipulación de materiales, especialmente indicios de la elaboración sistemática de nudos (collares, artilugios de pesca, etc.). Debe tenerse en cuenta que el tipo de computaciones requeridas para la elaboración de nudos puede suponer la aplicación de un nuevo paso sobre una de las partes de un paso anterior, lo que exige una memoria operativa o de trabajo especialmente activa. El equivalente lingüístico de una capacidad semejante sería, efectivamente, una gramática con incrustación estructural (resultado de la aplicación sucesiva de una operación combinatoria) y transformaciones (resultado de la aplicación de dicha operación sobre un elemento que ya había formado parte de una aplicación anterior).

Esta idea podría a su vez dar lugar a pensar que los neandertales pudieron llegar a ser capaces del manejo de “gramáticas insensibles al contexto” (dotadas, por ejemplo, de niveles de incrustación pero sin aparato transformacional). De hecho, la industria musteriense asociada típicamente a los neandertales implica manipulaciones que bien podrían describirse de ese modo. Nótese que la elaboración de una herramienta de este tipo se basa en pasos que siempre se aplican sobre el resultado del paso anterior, lo que dispensa de la necesidad de mantener activo en la memoria de trabajo un registro de todos los pasos precedentes. Ahora bien, desde mi punto de vista, lo que verdaderamente legitima la posibilidad de atribuir el tipo de gramática propiamente lingüística al sapiens moderno no es el hecho aislado de que fueran capaces de manipulaciones tales como las implicadas en la elaboración de nudos, sino la existencia de un gen que evidentemente ha reorganizado el cerebro de la especie y del que cabe

confiar que haya podido actuar “reassignando” el fundamento computacional de ese tipo de capacidad a nuevas habilidades, como la comunicación compleja de tipo oral. En ausencia de un dato complementario como éste, e insisto con ello en una de las tesis de este trabajo, el registro arqueológico sólo debe considerarse ilustrativo del tipo de habilidades que directamente se relacionan con la elaboración de las piezas.

De vuelta a los indicios morfológicos y arqueológicos pre-sapiens. ¿Nos dicen algo sobre la evolución del lenguaje?

Lo cierto es que en las últimas décadas numerosos investigadores han basado en el análisis morfológico de nuestros ancestros (directos o laterales) y en el estudio de los restos arqueológicos asociados a ellos interesantes consideraciones en torno a los orígenes evolutivos del lenguaje. Esta sección intenta reinterpretar el sentido de sus observaciones a la luz del dato paleogenético establecido por Enard y colaboradores.

Philip Tobias y Ralf Holloway, por ejemplo, expresaron en los años ochenta del siglo pasado una cierta inclinación a atribuir al *Australopithecus africanus* (a cuyos ejemplares suele atribuírseles entre 2,4 y 3,5 millones de años) algún tipo de capacidad lingüística. Tobias basó esta creencia en las impresiones correspondientes a un área de Broca incipientemente evolucionada en los moldes endocraneanos de esta especie (recomendamos Tobias 2003 como la mejor visión de conjunto de las ideas de este autor). Holloway observó, por su parte, un descenso del surco parietoccipital en esos mismo moldes, lo que le llevó a pensar en una reorganización de la zona posterior del cerebro homínido y a relacionarla con la evolución de las zonas de asociación multimodal requeridas para la representación de los conceptos lingüísticos (véase Holloway 1983). Las ideas de estos autores, es justo señalar que expresadas con todo tipo de cautelas, no han tenido demasiada repercusión entre los estudiosos de la materia, aunque encontraron en su momento con algunos defensores notables, como el neurofisiólogo John Eccles (véase Eccles 1989).

Más impacto ha tenido la opinión mucho más firme de Tobias en el sentido de que *Homo habilis* (2,3-1,6 millones de años) haya podido ser el primer homínido parlante. Así, Wendy Wilkins y Jannie Wakefield la defienden señalando el descenso del “surco lunar” (una estructura anatómica localizada en el lóbulo occipital) como un indicio de la reorganización de la zona posterior del cerebro que Tobias también observa por primera vez en los endocráneos de los habilis. De acuerdo con estas autoras, tal reorganización debió de servir para el desarrollo de las zonas de asociación

multimodal y abstracta requeridas para la representación de los significados lingüísticos a partir de un repertorio de primitivos conceptuales recombinables (véase Wilkins & Wakefield 1995). Tobias señala además el incremento del coeficiente de encefalización del *habilis* (3,3 frente a los 2,7 de *africanus*; véase Kappelman 1996) como un indicio morfológico a tener en cuenta y otros autores, como Yves Coppens o Juan Luis Arsuaga e Ignacio Martínez, opinan que en el *habilis* se aprecian los primeros signos de la basculación del basicráneo, considerado un proceso concomitante al del descenso de la laringe requerido para un aparato fonador funcional a efectos del habla (véase Coppens 2000: 46 y Arsuaga & Martínez 1998: 312).

Se trata no obstante, en todos los casos, de opiniones basadas en indicios cuyo valor probatorio dista de ser concluyente. El caso del incremento del coeficiente encefálico es precisamente al que aluden explícitamente Ayala y Cela Conde como ejemplo de la indeterminación de los datos morfológicos a la hora de evaluar el tipo de organización mental de las especies fósiles. Nada nos aclara respecto a qué capacidades cognitivas pudo estar dedicado ese incremento e incluso si pudo haberse producido por causas no directamente relacionadas con la cognición (como sostiene, por ejemplo, Falk 1990). En cuanto a las incisiones en la zona inferoposterior frontal de los endocráneos del *habilis*, no hay que olvidar que en el cerebro del chimpancé existe una región, conocida como F5, que se considera homóloga a una de las subestructuras de la región de Broca humana (en concreto, BA44 o “pars opercularis”; véase Rizzolatti et al. 2002). Cabe pensar, por tanto, que las huellas observadas por Tobias no sean sino una versión evolucionada de esa misma estructura, aunque acaso aún no relacionada, como sucede con el chimpancé, con el control motor del habla. Finalmente, la cuestión de la basculación de la base del cráneo resulta, a juzgar por las opiniones de los especialistas, no menos inconcluyente. Frente a las señaladas arriba, Laitman ha defendido que sólo la anatomía del *erectus* podría hacer pensar en una inflexión lo suficientemente marcada como para permitir un tracto vocal adecuado para el habla (véase Laitman 1984), mientras que Lieberman, por diferentes razones y con diferentes matices, ha negado tal posibilidad incluso para el neandertal (véase Lieberman & Crelin 1971, Lieberman 1984 y Lieberman 1998). Por si fuera poco, las mediciones de la base externa del cráneo de diferentes homínidos realizadas por Frayer y Nicolay (2000) muestran que la angulación propia de algunos australopitecinos entran dentro del rango de variación propio de los humanos modernos.

Tobias (2003) ha señalado que también existe un dato arqueológico que no conviene perder de vista a la hora de especular sobre las capacidades comunicativas del *habilis*: se asocia con esta especie las primeras herramientas de piedra fabricadas deliberadamente, la llamada “industria olduvayense”. Sin embargo, otros autores han destacado que la confección de estas herramientas no parece presuponer dotes simbólicas y computacionales demasiado complejas y que incluso caen dentro de las capacidades de manipulación de un chimpancé (véase Wynn & McGrew 1998).

Por lo que se refiere a la atribución de algún tipo de capacitación lingüística al *Homo erectus* (entre 1,8 millones y 200 mil años) o a alguna de las especies fósiles que se consideran más directamente emparentadas con aquella (*H. ergaster*, entre 2 y 1,5 millones de años; *H. antecesor*, unos 700 mil años; o *H. heidelbergensis*, entre 500 y 200 mil años), tradicionalmente se ha basado más en el estudio del registro arqueológico. Se ha destacado, por ejemplo, el notable incremento en el grado de sofisticación de la industria lítica asociada a estas especies, conocida como *industria acheulense*. Comparada con la industria asociada al *habilis*, la llamada *industria olduvayense*, la técnica de elaboración de las herramientas acheulenses implican en efecto una secuenciación de las operaciones bastante más compleja: mientras que las primeras se basan en esencia en la acumulación de golpes hasta obtener una pieza adecuada, las segundas están realizadas mediante la aplicación de un nuevo golpe sobre el resultado previsto de los golpes previos, hasta lograr una pieza conforme a un modelo preconcebido. El tipo de computos mentales que esta técnica implica han sido comparados con los de la sintaxis lingüística, basada asimismo en la aplicación sucesiva y ordenada de operaciones sobre el resultado de las precedentes y no en la simple acumulación de las piezas léxicas. Esto ha dado pie a pensar, por ejemplo, a Michael Corballis que el *erectus* ya debió de ser capaz de una forma de lenguaje propiamente dicho (es decir, plenamente sintactizado) aunque de tipo gestual (véase Corballis 2002). Ahora bien, una cosa es que el control fino del movimiento manual desde el cortex motor permitiese en este momento de la evolución humana una técnica de elaboración de herramientas como la *acheulense* y otra bien diferente que ya hubiese operado la “reasignación” de estos recursos computacionales (empleando una feliz expresión de Tobias 2003) no ya al control fino de los movimientos orofaciales, sino a los computos propios de la sintaxis. El indicio realmente decisivo sería el que apuntase a esto último y lo cierto es que no disponemos de nada semejante.

Se han tomado también en consideración, naturalmente, datos morfológicos para apoyar la existencia del lenguaje en este grado de la evolución humana, pero de nuevo no demasiado concluyentes si nos atenemos a lo expuesto hasta este momento, como un nuevo incremento notable en el coeficiente medio de encefalización (4,1 para el erectus) o la aparente reorganización de la zona frontal del cerebro, semejante a la de *Homo sapiens* (véase Cela Conde & Ayala 2001: 497). Y lo que es peor, el estudio de ciertos rasgos morfológicos de estas especies ha servido en cambio para basar la opinión de que aún no estaban preparadas para el lenguaje. Por ejemplo, el estudio de Ann McLarnon sobre las vértebras torácicas del ejemplar WT 150000 (conocido como “joven de Nariokotome”), asignado a la especie *H. ergaster*, concluye que no tenían el grosor interior necesario para acomodar los nervios que requiere el acompasamiento de la respiración y el habla (véase McLarnon 1993). Por su parte, el equipo de Coqueugniot ha estudiado las juntas de los huesos del cráneo de un ejemplar de *H. erectus* (conocido como “niño de Mojokerto”), determinando que murió a la edad de un año y que, sin embargo, ya había desarrollado el 80% de la capacidad cerebral media de su especie. Los autores concluyen que sus capacidades cognitivas debían de ser muy diferentes a las del sapiens moderno, cuyo desarrollo cognitivo y, ejemplarmente, su desarrollo lingüístico se encuentra en un estado sumamente incipiente en ese primer año de vida (véase Coqueugniot et al. 2004).

¿Cómo interpretar los datos morfológicos y arqueológicos que alguna vez han hecho pensar en habilis y erectus como especies locuaces una vez que aceptamos la corrección de la datación del FOXP2 humano y lo hacemos responsable no sólo del control motor fino de los gestos orofaciales sino también del rasgo más definitorio del lenguaje propiamente dicho, la sintaxis? ¿Debemos desconectarlos completamente del proceso evolutivo que trajo como resultado la aparición del lenguaje? Evidentemente no, pero para asignarles un nuevo y más adecuado lugar dentro de dicho proceso se hace necesario manejar dos conceptos esenciales: el de “evolución modular” (que desarrollé en Lorenzo 2004a y 2004b) y el de “asimetría evolutiva” (que se explica con detalle en Lorenzo & Longa 2003: 145-148).

El concepto de “evolución modular” plantea sencillamente que el lenguaje es el resultado de la confluencia en un sistema mental integrado de capacidades cognitivas previa e independientemente evolucionadas. En este modelo de evolución, a cada una de esas capacidades (de tipo no lingüístico y que en modo alguno anticipan el lenguaje) se las denomina “precursores”. Por tanto, el modelo plantea que el lenguaje humano no es

exactamente un descendiente modificado de algún tipo de sistema de comunicación ancestral, sino el resultado de la integración de manera más o menos abrupta, ocasionada por mutaciones relativamente recientes en genes reguladores como el FOXP2, de habilidades mentales ya evolucionadas relacionadas con el control motor y con la representación del medio natural y social. Con este modelo de evolución como marco interpretativo, podemos considerar que los datos morfológicos y arqueológicos apuntados a propósito de *habilis* y *erectus* no son sino indicios de la evolución de precursores de tipo sensomotriz y conceptual que sin duda entran en la receta evolutiva del lenguaje, mientras que el dato paleogenético más o menos contemporáneo a la aparición del *sapiens* señala su incorporación en una nueva y más compleja facultad mental.

Por su parte, el concepto de “asimetría evolutiva” plantea que mientras que los sistemas externos (es decir, los sistemas sensomotrices y de pensamiento, en la terminología de Chomsky 2000b: 90-91) han evolucionado no sólo con anterioridad sino con total independencia de la facultad del lenguaje, ésta ha sido sin embargo seleccionada por su valor como enlace entre aquellos sistemas. Esta suposición no es, en el fondo, otra cosa que la aplicación de la “tesis minimalista más fuerte” (Chomsky 2000b: 96) al plano filogenético, en el sentido de que supedita la evolución del lenguaje a su capacidad para servir como una vía óptima de contacto entre dos sistemas previa e independientemente evolucionados y bajo el supuesto (minimalista) de que es óptimo el contacto que se logra de la manera más transparente posible. Esto último implica que la evolución de la facultad del lenguaje no haya requerido el desarrollo de un aparato simbólico ni computacional específicos, sino que haya podido servirse de lo ya obtenido en la evolución de los sistemas externos (lo que puede ser el caso de todo tipo de rasgos interpretables) y de soluciones de diseño tan altamente generales que no puedan ser consideradas como específicas de dominio (lo que puede ser el caso del carácter binario, asimétrico e ilimitado de la combinatoria sintáctica; véase Berwick 1998 o Lorenzo 2006).

Lo cierto es que estos dos supuestos (los de modularidad y asimetría evolutivas) casan perfectamente con la interpretación del registro morfológico como un reflejo de la evolución de capacidades sensomotrices y conceptualizadoras cada vez más complejas, pero desconnectadas entre sí, y del paleogenético como marca de su conexión, relativamente rápida y reciente, gracias a las mutaciones operadas en el gen regulador FOXP2.

¿Tuvo la “explosión simbólica” del Paleolítico Superior un desencadenante genético? ¿Hubo más de una? ¿Cómo se relaciona(n) con la evolución del lenguaje?

Independientemente de la datación preferida para el inicio del proceso evolutivo que trajo consigo el lenguaje, lo cierto es que la revolución cultural del Paleolítico Superior y la explosión simbólica (Pfeiffer 1982) asociada a ella son habitualmente consideradas como los indicios más elocuentes a favor de la existencia efectiva del lenguaje a lo largo de toda la evolución humana. De acuerdo con las síntesis de Mellars (1998 y 2002), con esta revolución hacen su aparición:

1. una nueva tecnología para la confección de herramientas de piedra, de hojas más regulares y alargadas, y nuevos métodos para la obtención de materia prima;
2. nuevos tipos de útiles e introducción de nuevos materiales como huesos y hastas;
3. diversificación de las formas y aparición de objetos explícitamente ornamentales;
4. transporte de objetos a larga distancia, probablemente en un contexto comercial;
5. aparición de surcos e incisiones en los objetos de hueso, probablemente precedimientos de notación o de numeración;
6. arte representativo con un alto grado de sofisticación; y
7. enterramientos explícitamente ceremoniales.

Tradicionalmente, se atribuye a esta revolución cultural una antigüedad de unos 35 mil años, lo que, contrastado con la datación del gen FOXP2 humano (por lo menos, unos 75 mil años más antiguo), parece implicar que pudo no haber sido el lenguaje el factor capaz de desencadenarla. Hay autores, no obstante, que no descartan tal posibilidad, concediendo que entre la fijación de las mutaciones responsables del surgimiento de formas complejas de lenguaje y la proliferación de estas manifestaciones culturales avanzadas es perfectamente razonable un desfase de “unas docenas de milenios” (véase Tatterstall 2002: 73). En una línea semejante, otros autores, como Mellars (2002), consideran en cambio que acaso no haya que plantearse la existencia de tal desfase, en realidad un efecto del registro arqueológico europeo en que tradicionalmente se ha basado el estudio de la revolución del Paleolítico Superior.

Mellars (2002: 51-54) alega que en los últimos años se ha avanzado en el conocimiento de útiles líticos, objetos ornamentales y piezas con grabados en ocre procedentes de Sudáfrica a los que cabe conceder entre 70 y 80 mil años y que podrían considerarse indicativos de la convergencia entre los datos paleogenéticos y los arqueológicos relativos a la aparición del lenguaje y de la explosión creativa del paleolítico.

En una línea diametralmente opuesta, se ha alegado recientemente que la revolución cultural y la explosión simbólica acaso hayan podido deberse a un desencadenante genético independiente al que favoreció la aparición del lenguaje. Esta es, en efecto, la idea que sostiene el equipo de genetistas dirigido por Bruce Lahn, que relaciona la revolución paleolítica con las mutaciones operadas en el gen *Microcephalin* (MCPH1), dando lugar al llamado haplogrupo D, hace unos 37 mil años (véase Evans et al. 2005). Un aspecto delicado e intrigante de esta hipótesis, pero que podría revelarse especialmente importante, es que la versión mutada del gen no ha sido fijada por toda la especie (dispone de ella en torno al 70% de la población mundial) y que se encuentra desigualmente distribuida desde el punto de vista geográfico (su incidencia es especialmente baja en el África subsahariana). Tal como se encarga de aclarar el propio Bruce Lahn, esto no deja a una parte de la población mundial en inferioridad de condiciones, porque en el desarrollo del cerebro entran en juego muchísimos genes (véase Dorus et al. 2004), parte de los cuales pueden tener un efecto compensatorio y servir para establecer un promedio poblacional en lo que se refiere a ventajas evolutivas ligadas a la cognición. Lo cierto, no obstante, es que Lahn estima que el polimorfismo asociado a MCPH1 puede a su vez estar relacionado con diferencias en ciertas capacidades cognitivas y, obviamente, con el tipo de capacidades que de algún modo puedan relacionarse con el fundamento cognitivo de las habilidades propias de la revolución cultural paleolítica.

Resulta realmente intrigante lo que esas mutaciones de MCPH1 hayan podido realmente significar en la historia natural de la humanidad y en la historia cultural del Paleolítico Superior. Lo cierto es que las evidencias acumuladas en los últimos años deben llevarnos a aceptar que hace cerca de 100 mil años ya existía el tipo de simbolismo típicamente moderno, mucho más sofisticado del que 50 mil años después aún eran partícipes los neandertales (véase una vez más Mellars 1998 y 2002). Resulta pues razonable poner en relación tal comportamiento simbólico con la aparición del lenguaje complejo. Pero si contemplamos el tipo de manifestaciones simbólicas que en

concreto florecen hace unos 30 mil años en Europa (pinturas rupestres de acentuado realismo, tallas de enorme delicadeza en su ejecución, etc.) lo cierto es que apreciamos de nuevo un considerable salto con relación a los equivalentes africanos de hace 70 u 80 mil años.

Me permitiré concluir este trabajo con la siguiente especulación: parte de lo que las mutaciones datadas por Lahn y su equipo para el gen MCPH1 pudo haber traído consigo fue un incremento de la conciencia simbólica de los humanos modernos, de la que serían reflejo, entre otras cosas, las sofisticadas formas de expresión artística que aparecen hace unos 30 mil años. La razón es que esta acentuada capacidad de tipo metarrepresentacional (en el sentido de Perner 1991) habría despertado la consideración de los símbolos “en tanto que” símbolos, favoreciendo el cuidado formal de las representaciones y, por relacionar la cuestión con otra de las marcas propias de esta etapa de la evolución humana, su empleo como objetos de intercambio comercial (véase Cosmides y Tooby 2000 y Sperber 2000 como aproximaciones a la evolución de esta capacidad). ¿Pudo repercutir de algún modo la irrupción de esta capacidad sobre las propiedades formales del tipo de lenguaje surgido casi 100 mil años antes? La respuesta debe ser necesariamente negativa si entendemos, como parece razonable, que los humanos modernos de los que desciende toda la población no africana de la especie salieron del continente totalmente evolucionados y hablando el tipo de lenguas que sus migraciones harían llegar a todos los rincones del planeta. De acuerdo con las recientes y convincentes estimaciones de Oppenheimer (2003), dicha salida habría tenido lugar hace unos 80 mil años, de modo que no es posible atribuir modificaciones relevantes en los rasgos de diseño del lenguaje a mutaciones producidas hace poco más de 35 mil.

Sin embargo, cabría relacionar indirectamente tales mutaciones con el diseño del lenguaje humano del siguiente modo. He sugerido que las recientes mutaciones del haplogrupo D del gen MCPH1 pudieron haber acentuado el sentido metasimbólico en una parte de la población humana (reflejado en la sofisticación del arte figurativo europeo de hace unos 30 mil años). Pero lo cierto es que con anterioridad ya estaba plenamente asentado un fuerte sentido de lo simbólico (como testimonian las artes representativas y ornamentales africanas de hace unos 80 mil años), lo que abre la posibilidad de relacionar genéricamente dicho sentido con el gen MCPH1 (es decir, con cualquiera de sus haplogrupos; esto no debe dar lugar a entender, en cualquier caso, que este gen sea el único relacionado con las dotes simbólicas de nuestra especie, ni que

únicamente se relacione con ellas). Si esto fuera así, y la sugerencia no resulta del todo extravagante, lo interesante es que podríamos poner en relación este gen con el aspecto simbólico del lenguaje, de modo complementario a como relacionamos el gen FOXP2 con su aspecto combinatorio (o computacional). Cabría vincular de este modo a MCPH1, concretamente, con la expansión de los vocabularios, algo que desde Hockett (1960) es habitual relacionar con la configuración del lenguaje tal cual lo conocemos hoy, en la medida de que pudo tratarse del factor que presionó sobre el desarrollo de la doble articulación (véase la reciente elaboración de esta idea de Carstairs-McCarthy 1999). Para ello, no obstante, hubo de ser necesario que FOXP2 hubiese mutado ya y favorecido un control de los movimientos orales mucho más fino del que eran capaces, por ejemplo, los neandertales.

En definitiva, FOXP2 sería, de acuerdo con esta especulación, el gen responsable de la aparición de la sintaxis compleja (con incrustación estructural y transformaciones), pero también habría participado en el establecimiento de la doble articulación de los signos lingüísticos, “conspirando” en este caso (al menos) con MCPH1, al mejorar las capacidades de control motriz sobre tracto vocal y haber dado así una salida a las exigencias de unos vocabularios sujetos a un crecimiento de otro modo inasumible.

Referencias

- Alexander, M.P; Naeser, M.A; & Palumbo, C.L. (1987), “Correlations of Subcortical CT Lesion Sites and Aphasia Profiles”. *Brain* 110; 961-991.
- Arensburg, B.; Schepartz, L.A.; Tillier, A.M.; Vandermeersch, B.; & Rak, Y. (1990), “A Reappraisal of the Anatomical Basis for Speech in Middle Palaeolithic Hominids”. *American Journal of Physical Anthropology* 83(2); 137-146.
- Arsuaga, Juan Luis (1999), *El collar del neandertal. En busca de los primeros pensadores*. Barcelona: Nuevas Ediciones de Bolsillo, 2000.
- Arsuaga, Juan Luis; & Martínez, Ignacio (1998), *La especie elegida. La larga marcha de la evolución humana*. Madrid: Temas de Hoy.
- Ayala, Francisco J.; & Cela Conde, Camilo José (2006), *La piedra que se volvió palabra. Las claves evolutivas de la humanidad*. Madrid: Alianza.
- Benítez Burraco, Antonio (2005a), “FOXP2: del trastorno específico a la biología molecular del lenguaje. I. Aspectos etiológicos, neuroanatómicos, neurofisiológicos y moleculares”. *Revista de Neurología* 40 (11); 671-682.

- Benítez Burraco, Antonio (2005a), "FOXP2: del trastorno específico a la biología molecular del lenguaje. II. Implicaciones para la ontogenia y filogenia del lenguaje". *Revista de Neurología* 41 (1); 37-44.
- Berwick, Robert C. (1998), "Language Evolution and the Minimalist Program: The Origins of Syntax". In J.R. Hurford, M. Studdert-Kennedy, and Ch. Knight (ed.) *Approaches to the Evolution of Language*. Cambridge: Cambridge University Press; 320-340.
- Bickerton, Derek (1990), *Lenguaje y especies*. Madrid: Alianza, 1994.
- Bickerton, Derek (1995), *Language and Human Behavior*. Seattle: University of Washington Press.
- Botha, Rudolf Philip (2003), *Unravelling the Evolution of Language*. Amsterdam: Elsevier.
- Carstairs-McCarthy, Andrew (1999), *The Origins of Complex Language. An Inquiry into the Evolutionary Beginnings of Sentences, Syllables, and Truth*. Oxford: Oxford University Press.
- Cela Conde, Camilo José; & Ayala, Francisco (2001), *Senderos de la evolución humana*. Madrid: Alianza.
- Chomsky, Noam (2000a), *La arquitectura del lenguaje*. Barcelona: Kairós, 2003.
- Chomsky, Noam (2000b), "Minimalist inquiries: The Framework". In R. Martin, R., D. Michaels, D. and J. Uriagereka (eds.) *Step by Step. Essays on Minimalist Syntax in Honor of Howard Lasnik*. Cambridge (MA): The MIT Press; 89-155.
- Coppens, Yves (2000), *La rodilla de Lucy. Los primeros pasos hacia la humanidad*. Barcelona: Tusquets, 2005.
- Coqueugniot, H.; Hublin, J.-J.; Veillon, F.; Houët, F.; & Jacob, T. (2004), "Early Brain Growth in *Homo Erectus* and Implications for Cognitive Ability". *Nature* 431; 299-302.
- Corballis, Michael C. (2002), *From Hand to Mouth. The Origins of Language*. Princeton: Princeton University Press.
- Cosmides, Leda; & Tooby, John (2000), "Consider the Source: The Evolution of Adaptations for Decoupling and Metarepresentation". In Dan Sperber (ed.) *Metarepresentations. A Multidisciplinary Perspective*. Oxford: Oxford University Press; 53-115.
- Deacon, Terrence (1997), *The Symbolic Species. The Co-Evolution of Language and the Human Brain*. London: Penguin.

- DeGusta, D.; Gilbert, W.H.; & Turner, S.P. (1999), "Hypoglossal Canal Size and Hominid Speech". *Proceedings of the National Academy of Science USA* 96; 1800-1804.
- Dorus, Steve; Vallender, Eric J.; Evans, Patrick D.; Anderson, Jeffrey R.; Gilbert, Sandra L.; Mahowald, Michael; Wyckoff, Gerald J.; Malcom, Christine M.; & Lahn, Bruce T. (2004), "Accelerated Evolution of Nervous System Genes in the Origin of Homo Sapiens". *Cell* 119; 1027-1040.
- Eccles, John C. (1989), *La evolución del cerebro: creación de la conciencia*. Barcelona: Labor, 1992.
- Enard, W.; Przeworki, M.; Fischer, S.E; Lai, C.S.; Wiebe, V.; Kitano, T.; Monaco, A.P.; & Pääbo, S. (2002), "Molecular Evolution of FOXP2, a Gene Involved in Speech and Language". *Nature* 418; 868-872.
- Evans, Patrick D.; Gilbert, Sandra L.; Mekel-Bobrov, Nitzan; Vallender, Eric J.; Anderson, Jeffrey R.; Vaez-Azizi, Leila M.; Tishkoff, Sarah A.; Hudson, Richard R.; & Lahn, Bruce T. (2005), "Microcephalin, a Gene Regulating Brain Size, Continues to Evolve Adaptively in Humans". *Science* 309; 1717-1720.
- Falk, Dean (1990), "The Radiator Hypothesis". *Behavioral and Brain Sciences* 13; 333-381.
- Ferland, R.J.; Cherry, T.J.; Preware, P.O.; Morrissey, E.E.; & Walsh, Ch.A (2003), "Characterization of FOXP2 and Foxp1 ARNm and Protein in the Developing and Mature Brain". *Journal of Comparative Neurology* 460(2); 266-279.
- Freyer, David W. & Nicolay, Chris (2000), "Fossil Evidence for the Origin of Speech Sounds". In Nils L. Wallin, Björn Merker & Steven Brown (eds.) *The Origins of Music*. Cambridge (MA): The MIT Press, 217-232.
- Frutos, Rosa de; Sanjuán, Julio; & Tolosa, Amparo (2005), "Origen y genética del lenguaje". En Julio Sanjuán & Camilo José Cela Conde (eds.) *La profecía de Darwin. Del origen de la mente a la Psicopatología*. Barcelona: Ars Médica; 83-103.
- Haesler, Sebastian; Wada, Kazuhiro; Nshdejan, A.; Morrissey, Edward; Lints, Thierry; Jarvis, Eric D.; & Scharff, Constance (2004), "FOXP2 Expression in Avian Vocal Learners and Non-Learners". *The Journal of Neuroscience* 24(13): 3164-3175.
- Hockett, Charles F. (1960), "The Origin of Speech". *Scientific American* 203/3; 88-96.
- Hofreiter, M.; Serre, D.; Poinar, H.N.; Kuch, M.; & Pääbo (2001). "Ancient DNA". *Nature Reviews* 2; 353-359.

- Holloway, R. L. (1983), "Human Paleontological Evidence Relevant to Language Behavior". *Human Neurobiology* 2; 105-114.
- Jungers, W.L.; Pokempker, Amy A.; Kay, R.; & Cartmill, M. (2003), "Hypoglossal Canal Size in Living Hominoids and the Evolution of Human Speech". *Human Biology* 75(4); 473-484.
- Kappelman, J. (1996), "The Evolution of Body Mass and Relative Brain Size in Fossil Hominids". *Journal of Human Evolution* 30; 243-276.
- Kay, R.F.; Cartmill, M.; & Balow, M. (1998), "The Hypoglossal Canal and the Origin of Human Vocal Behavior". *Proceedings of the National Academy of Science USA* 95; 5417-5419.
- Krings, M.; Geisert, H.; Schmitz, R.W.; Krainitzki, H.; & Pääbo, S. (1999), "DNA Sequence of the Mitochondrial Hypervariable Region II from the Neandertal Type Specimen". *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 96; 5581-5585.
- Krings, M.; Stone, A.; Schmitz, R.W.; Krainitzki, H.; Stoneking, M.; & Pääbo, S. (1997), "Neandertal DNA Sequences and the origin of Modern Humans". *Cell* 90; 19-30.
- Lai, Cecilia S.; Fisher, Simon E.; Hurst, Jane A.; Vargha-Khandem, Faraneh; & Monaco, Anthony, P. (2001), "A Forkhead-Domain Gene is Mutated in a Severe Speech and Language Disorder". *Nature* 413; 519-523.
- Lai, Cecilia S.; Gerrelli, D.; Monaco A.P.; Fisher, S.E.; & Copp, A.J. (2003), "FOXP2 expression during brain development coincides with adult sites of pathology in a severe speech and language disorder". *Brain* 126; 2455-2462.
- Laitman, J. (1984), "The anatomy of human speech". *Natural History* 92, 20-27.
- Lalueza Fox, Carlos (2005), *Genes de neandertal*. Madrid: Síntesis.
- Leakey, Richard E. (1981), *La formación de la humanidad*. Barcelona: Ediciones del Aguazul, 2005.
- Lieberman, Philip (1984), *The Biology and Evolution of Language*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Lieberman, Philip (1998), *Eve Spoke. Human Language and Human Evolution*. New York: Norton & Co.
- Lieberman, Philip; & Crelin, Edmund S. (1971), "On the Speech of Neanderthal Man". *Linguistic Inquiry* 2(2); 203-222.

- Liégeois, Frédérique; Badelweg, Trosten; Connelly, Alan; Gadian, David G.; Mishkin, Mortimer; & Vargha-Khadem; Faraneh (2003), "Language fMRI Abnormalities Associated with FOXP2 Gene Mutation". *Nature Neuroscience* 6(11); 1230-1237.
- Lieberman, Philip (2000), *Human Language and Our Reptilian Brain. The Subcortical Bases of Speech, Syntax, and Thought*. Cambridge (MA): Harvard University Press.
- Lorenzo, Guillermo (2004a), "Lingüística evolutiva: hacia un enfoque modular e internista". *Ludus Vitalis. Revista de Filosofía de las Ciencias de la Vida* Vol. XII-núm. 22; 153-171.
- Lorenzo, Guillermo (2004b), "Sobre continuidad, especificidad, minimalismo y símbolos. Algo más sobre el enfoque modular e internista". *Ludus Vitalis. Revista de Filosofía de las Ciencias de la Vida* Vol. XII-núm. 22; 1203-212.
- Lorenzo, Guillermo (2006), "Some Minimalist Thoughts on the Emergence of Recursiveness". In Roselló & Martín (eds.) *The Bio-Linguistic Turn*. Barcelona: UB.
- Lorenzo, Guillermo; & Longa, Víctor M. (2003), *Homo Loquens. Biología y evolución del lenguaje*. Lugo: Tris Tram.
- Marcus, Gary F. (2004), *The Birth of the Mind. How a Tiny Number of Genes Creates the Complexities of Human Thought*. New York: Basic Books.
- Marcus, Gary F.; & Fisher, Simon E. (2003), FOXP2 in Focus: What Can Genes Tell Us About Speech and Language". *Trends in Cognitive Science* 7(6); 257-262.
- McLarnon, Ann (1993), "The Vertebral Canal". In A. Walker & R. Leakey (eds.) *The Neriokotone Homo Erectus Skeleton*. Cambridge (MA): Harvard University Press; 359-390.
- Mega, M.S.; & Alexander, M.F. (1994), "Subcortical Aphasias: The Core Profile of Capsulostratial Infarction". *Neurology* 44; 1824-1829.
- Mellars, Paul (1998), "Neanderthals, Modern Humans and the archaeological evidence for language". In Nina C. Jablonski and Leslie C. Aiello (eds.) *The Origin and Diversification of Language*. San Francisco: Memoirs of the California Academy of Sciences 24; 89-115.
- Mellars, Paul (2002), "Arqueología y los Orígenes de los Humanos Modernos: Perspectiva Europea y Africana". In T.J. Crow (ed.) *La especiación del Homo Sapiens Moderno*. Madrid: Triacastela, 2005; 45-62.
- Naeser, M.A.; Alexander, M.P.; Helms-Estabrooks, N.; Levine, H.L.; Laughlin, S.A; & Geschwind, N. (1982), "Afasia with Predominantly Subcortical Lesion Sites:

- Description of Three Capsular/Putaminal Aphasia Syndromes". *Archives of Neurology* 39; 2-14.
- Oppenheimer, Stephen (2003), *Los senderos del Edén. Orígenes y evolución de la especie humana*. Barcelona: Crítica, 2004.
- Parker, Sue Taylor (1985), "A Social–Technological Model for the Evolution of Language". *Current Anthropology* 26; 617-626.
- Perner, Josef (1991), *Entender la mente representacional*. Barcelona: Paidós, 1994.
- Pfeiffer, Gary B. (1982), *The Creative Explosion: An Inquiry into the Origins of Art and Religion*. New York: Harper & Row.
- Piattelli-Palmarini, Massimo; & Uriagereka, Juan (2005), "The Evolution of the Narrow Faculty of Language: The Skeptical View and a Reasonable Conjecture". *Lingue e Linguaggio* IV.1; 27-79.
- Rizzolatti, Giacomo; Fogessi, Leonardo; & Gallese, Vittorio (2002), "Motor and Cognitive Functions of the Ventral Premotor Cortex". *Cognitive Neuroscience* 12; 149-154.
- Serre, D.; Langaney, A.; Chech, M.; Teschler-Nichola, M.; Paunovic, M.; Mennecier, P.; Hofreiter, M.; Possnert, G.; & Pääbo, S. (2004), "No Evidence of Neandertal mtDNA contribution to Early Modern Humans". *PLOS Biology* 2(3); 313-317.
- Sperber, Dan (2000), "Metarepresentations in an Evolutionary Perspective". In Dan Sperber (ed.) *Metarepresentations. A Multidisciplinary Perspective*. Oxford: Oxford University Press; 117-137.
- Stringer, Christopher; & Gamble, Clive (1993), *En busca de los neandertales. La solución al rompecabezas de los orígenes humanos*. Barcelona: Crítica, 1996.
- Takahashi, K.; Liu, F.C.; Hirokawa, K.; Takahashi, H. (2003), "Expression of FOXP2, a Gene Involved in Speech and Language, in the Developing and Adult Striatum". *Journal of Neurosciences Research* 73(1); 61-72.
- Tatterstall, Ian (2002), "Los Sucesos Saltacionistas en la Evolución Humana". En T.J. Crow (ed.) *La especiación del Homo Sapiens Moderno*. Madrid: Triacastela, 2005; 63-74.
- Tobias, Phillip V. (1983), "Recent Advances in the Evolution of the Hominids with Special Reference to Brain and Speech". *Pontifical Academy of Sciences. Scripta Varia* 50; 840-951.
- Tobias, Phillip V. (1987), "The Brain of Homo Habilis: a New Level of Organization in Cerebral Evolution". *Journal of Human Evolution* 16; 741-761.

- Tobias, Phillip V. (2003), "Orígenes Evolutivos de la Lengua Hablada". En Raúl Gutiérrez Lombardo, Jorge Martínez Contreras y José Luis Vera Cortés (eds.) *Naturaleza y Diversidad Humana. Estudios Evolucionistas*. México D.F.: Centro de Estudios Filosóficos, Políticos y Sociales "Vicente Lombardo Toledano"; 285-307.
- Ullman, Michael T. (2001), "A Neurocognitive Perspective on Language: The Declarative/Procedural Model". *Nature Reviews (Neurosciences)* 2; 7-17.
- Wall, Jeffrey D.; & Przeworski, Molly (2000), "When Did Human Population Size Start Increasing?". *Genetics* 155; 1865-1874.
- Wilkins, Wendy K.; & Wakefield, Jennie (1995), "Brain Evolution and Neurolinguistic Preconditions". *Behavioral and Brain Sciences* 18; 161-226.
- Wilson, A.C.; & Cann, R.L. (1992), "The Recent African Genesis of Humans". *Scientific American* 266; 22-27.
- Wynn, Thomas; & McGrew, William C. (1989), "An ape's view of the Oldowan". *Man* 24; 383-398.
- Wynn, Thomas; & Coolidge, Frederick L. (2004), "The Expert Neandertal Mind". *Journal of Human Evolution* 46; 467-487.