

teorema

Vol. XXVII, 2008, pp. 73-83

ISSN: 0210-1602

Así habló (o tal vez no) el neandertal*

Antonio Benítez-Burraco, Víctor M. Longa,
Guillermo Lorenzo y Juan Uriagereka**

ABSTRACT

Two Neanderthals from El Sidrón (Asturias, Spain) have been recently analyzed for possible mutations in *FOXP2*, a gene involved in the faculty of language. Although this gene was believed to be specific to modern humans, the analysis in question revealed otherwise. The present article reflects on the meaning of this finding, and raises some concerns about the interpretation suggested in Krause et al. (2007).

RESUMEN

Un análisis de ADN nuclear de dos ejemplares de *Homo neanderthalensis* procedentes de la cueva de El Sidrón (Principado de Asturias, España) ha permitido identificar en esta especie las dos mutaciones del gen *FOXP2*, implicado en el desarrollo del lenguaje, consideradas hasta ahora específicas del *Homo sapiens* moderno. Este trabajo reflexiona sobre el significado de este hallazgo y cuestiona que la interpretación de Krause et al. (2007), según la cual esas mutaciones son herencia del último antepasado compartido por neandertales y modernos, sea la única realmente compatible con él.

El análisis del ADN, en excepcionales condiciones de buena conservación, de dos ejemplares de *Homo neanderthalensis* procedentes de la cueva de El Sidrón (Principado de Asturias, España) [Rosas et al. (2006)] ha permitido a Krause et al. (2007) identificar en esta especie las dos mutaciones del gen *FOXP2* consideradas hasta ahora específicas de *Homo sapiens* moderno. Otros detalles del análisis genómico de estos mismos fósiles, así como su encaje con otros análisis previos de ADN neandertal, llevan además a este equipo a concluir que la presencia de tales mutaciones en esta especie no puede explicarse como debida a un flujo genético desde el sapiens moderno, ni interpretarse como propias de una variante alélica no seleccionada entre los neandertales. Estiman, por el contrario, que las mutaciones de la versión humana de *FOXP2* deben retrotraerse al ancestro común a neandertales y modernos (cuya existencia datan entre hace unos 300 o 400 mil años) y defienden que cualquiera que sea la función del gen en el desarrollo de la facultad del lenguaje se encontraba ya operante entre los primeros.

Esta respuesta no se propone demostrar que la interpretación Krause et al. (2007) sea incorrecta, sino apuntar ciertas dudas sobre el conjunto de indicios manejados por este equipo, que nos llevan a pensar que las otras dos alternativas planteadas no son tan claramente descartables y que, en consecuencia, la aportación contenida en el trabajo no resulta realmente concluyente con relación a las capacidades simbólicas y comunicativas atribuidas al *Homo neanderthalensis*. Las ideas que a continuación desarrollamos nada tienen que ver, por tanto, con abrirse o resistirse a conceder a una especie extraña el “don” del lenguaje o de superar una suerte de “fobia” que impediría reconocer la riqueza material y simbólica de su cultura [Trinkaus (2007)]. No se trata, desde luego, de una cuestión de superar prejuicios. Se trata sencillamente de aplicarnos con el mayor rigor posible en la tarea de desentrañar nuestro pasado evolutivo.

I. SOBRE EL PRIMER ESCENARIO

La presencia en el ADN de los neandertales de la cueva de El Sidrón de las mutaciones del gen *FOXP2* consideradas hasta ahora específicas de los humanos modernos podría significar, en primer lugar, que los primeros pudieron recibirla de los segundos mediante flujo genético entre ejemplares de las dos especies. Krause et al. [(2007), pp. 1910-1911], no obstante, se apresuran a descartar esta hipótesis atendiendo a datos previamente disponibles de ADN neandertal mitocondrial [Krings et al. (1997); Krings et al. (1999); Hofreiter et al. (2001) y Serre et al. (2004); para una visión sintética, vid. Lalueza Fox (2005)], así como a ciertos datos del análisis del cromosoma Y ofrecidos en el propio trabajo [Krause et al. (2007), p. 1909]. Rechazan así, por tanto, la posibilidad planteada en Green et al. [(2006), p. 335], tres de cuyos firmantes (Green, Krause y Pääbo) lo son también de Krause et al. (2007).

Green et al. (2006) razonan, concretamente, que la elevada tasa de alelos derivados que arroja su análisis de aproximadamente un millón de bases de ADN nuclear neandertal (tomando ADN de chimpancé como referencia y señalando el punto de especiación neandertal en hace unos 500 mil años) parece requerir la postulación de un flujo genético desde los humanos anatómicamente modernos hacia los neandertales como mecanismo acelerador sobre dicha tasa. Casi al mismo tiempo, Noonan et al. [(2006), p. 1117], dos de cuyos firmantes (Krause y Pääbo) lo son también de Green et al. (2006), llegan en cambio a la conclusión de que la posibilidad de tal flujo genético queda invalidada por la inexistencia de correspondencias entre alelos infrecuentes pero comunes entre los europeos y alelos neandertales derivados.

Recientemente, Wall et Kim (2007) han mediado en la cuestión y razonado que la disparidad de los datos presentados en Green et al. (2006) y en Noonan et al. (2006) demuestra que uno de estos trabajos contiene errores,

bien sea por contaminación por ADN moderno, bien sea por problemas en la secuenciación. Opinan, en concreto, que el trabajo no fiable probablemente sea el de Green et al. (2006), alegando que la datación del punto de especiación que parecería exigir este trabajo para explicar el grado de comunidad genética entre neandertales y modernos (según ellos, unos 60 mil años) no casa obviamente con cualquier otra evidencia paleoantropológica manejada, como la datación de los fósiles más antiguos en los que la separación es patente o los análisis del ADN mitocondrial, mientras que los datos de Noonan et al. (2006) no parecen reclamar en cambio una revisión de nada de lo ya establecido al respecto [Wall et Kim (2007), p. 1863]. Concluyen, pues, que probablemente exista contaminación en el ADN analizado por Green et al. (2006), aunque al mismo tiempo reconocen no tener explicación para el hecho de que ambos estudios coincidan en el grado de divergencias específicamente neandertales que ponen al descubierto.

Toda esta secuencia de acontecimientos recientes en el campo de la paleogenética parece pues descartar la posibilidad tentativamente abierta por Green et al. (2006) sobre la existencia de flujo genético desde el hombre moderno hacia el neandertal, y ofrecer así respaldo a Krause et al. (2007) en su rechazo a que tal pueda ser el origen de la presencia de las mutaciones humanas del *FOXP2* entre los neandertales.

Creemos, en todo caso, que la consideración conjunta de los datos aportados por todos estos trabajos no permiten descartar completamente el escenario para explicar el origen de estas mutaciones entre los neandertales basado en el cruce y flujo genético desde los humanos modernos. Entendemos, en este sentido, que resulta imprescindible no dejar de valorar los siguientes factores:

En primer lugar, Green et al. [(2006), p. 335] plantean que el flujo genético a cuya posible existencia apuntan habría tenido predominantemente lugar de machos modernos a hembras neandertales. Esta posibilidad implicaría que la apelación por parte de Krause et al. (2007) al ADN mitocondrial, que se hereda exclusivamente por vía materna, como elemento para descartar los cruzamientos interespecíficos dejaría de ser operativa, ya que esta vía de penetración del acervo genético moderno en el neandertal dejaría inalterados los haplotipos mitocondriales característicos de la especie. Ante tal posibilidad, además, perdería fuerza el argumento de Noonan et al. (2006) para descartar los cruzamientos, basado en la inexistencia de correspondencias entre alelos infrecuentes pero comunes entre los europeos y alelos neandertales derivados. Si suponemos, como parece lógico, que sería precisamente el origen neandertal de tales alelos los que los convertiría en infrecuentes entre los humanos modernos, el hecho de que la dirección del flujo hubiese sido de modernos a neandertales, y no al revés, explicaría la situación en que Noonan et al. (2006) apoyan su argumento.

En segundo lugar, el análisis del cromosoma Y, cuyas partes no recombinantes se transmiten inalteradas por vía paterna, podría resultar efectivamente crucial para descartar la posibilidad de que haya existido flujo genético, de confirmarse la inexistencia de un solapamiento significativo entre los tipos característicos de una y otra especie. En este sentido, las secuencias analizadas y comparadas con variantes modernas por Krause et al. (2007) resultan, por una parte, demasiado escasas para resolver la cuestión. Por otra parte, sólo se han conseguido resultados concluyentes en el análisis de uno de los ejemplares de El Sidrón, sin plena consistencia entre los obtenidos en cada uno de los tres laboratorios en que se ha desarrollado la parte experimental del trabajo [Krause et al. (2007), materiales suplementarios]. Tales resultados sugieren, pero no permiten descartar, la inexistencia de alelos derivados en el cromosoma Y.

En tercer lugar, es importante recordar que Wall et Kim (2007) se inclinan por considerar erróneos los datos y conclusiones de Green et al. (2006) atendiendo a la fecha en que obligaría a situar el punto de especiación neandertal su grado de similitud genética con los humanos modernos. Sin embargo, la propia posibilidad de que haya existido flujo genético desde los humanos modernos hacia los neandertales, escenario que Wall et Kim (2007) no someten a examen, podría servir como justificación parcial de esa similitud sin tener que desplazar el punto de especiación de una fecha consistente con el registro fósil.

Conviene no olvidar, en cuarto lugar, que la cuestión sobre el posible flujo genético entre *Homo neanderthalensis* y *Homo sapiens* moderno dista de estar tan clara como sugieren Noonan et al. (2006) o Krause et al. (2007). De hecho, la rápida evolución en el linaje humano atribuida al gen *MCPHI*, relacionado con la regulación de la proliferación neuronal y la determinación del tamaño cerebral, y, muy especialmente, el hecho de que al haplogrupo más frecuente del gen (el haplogrupo D, del que es portador un 70% de la población mundial) le haya sido atribuida unos 37 mil años de antigüedad y sea especialmente infrecuente en el África subsahariana [Evans et al. (2004), Wang et Su (2004) y Evans et al. (2005)], ha llevado a pensar que pudiera tratarse de un caso de introgresión debido al cruzamiento ocasional con una población ancestral europea (i.e. neandertal) hace unos 40 mil años [Evans et al. (2006)].

Finalmente, interesa señalar que la replicación de los resultados ofrecidos en Krause et al. (2007) resulta especialmente necesaria para verificar la homocigosis del alelo moderno en las dos posiciones sobre las que ha operado la mutación característica de los humanos modernos, que por razones de carácter técnico sólo ha podido ser sugerida, pero no confirmada, en la parte experimental del trabajo [Krause et al. (2007), p. 1910 y materiales suplementarios]. Es obvio que de no confirmarse la homocigosis estaríamos muy lejos de poder aceptar la comunidad de los acervos genéticos neandertal y moderno en lo que se refiere a *FOXP2* y en una situación especialmente compatible con la tesis del flujo interespecífico.

Atendiendo a todo lo anterior, entendemos que el primer escenario evolutivo para explicar la presencia de las mutaciones modernas de *FOXP2* en los neandertales de El Sidrón acaso no deba cerrarse tan apresuradamente como Krause et al. (2007) plantean. Es importante valorar además que la datación de los restos de este yacimiento (unos 40 mil años de antigüedad) entrarían dentro (aunque casi en el límite) de los márgenes temporales en que puede suponerse que neandertales y modernos coexistieron en territorio europeo [Stringer et Gamble (1993)]. Por tanto, lo que parece urgente para clarificar la cuestión sería replicar los resultados de Krause et al. (2007) con ejemplares procedentes de otras poblaciones neandertales geográficamente distantes del Noroeste de la Península Ibérica y, en la medida en que pudiera ser técnicamente posible, con ejemplares de una mayor antigüedad [idealmente por encima de los 46-50 mil años, si aceptamos que se date en esas fechas la llegada a Europa del hombre anatómicamente moderno; Oppenheimer (2003)]. En el primer caso, la identificación de otra variante de *FOXP2* apuntaría al origen moderno de la identificada en El Sidrón; en el segundo, la identificación de la variante moderna apuntaría en cambio a un origen arcaico. Lamentablemente, la biblioteca metagenómica neandertal elaborada por Noonan et al. (2006) con restos del yacimiento de Vindija (Croacia), de unos 38 mil años de antigüedad, no contiene información de la región relevante para este caso y cabe preguntarse si existen razones que impidan la aplicación del protocolo de Krause et al. (2007) al análisis de estos restos. Entre tanto, no parece *a priori* descartable la posibilidad de que las dos mutaciones típicamente humanas de *FOXP2* hayan tenido lugar en un momento inmediatamente posterior a que se diera la especiación de los humanos modernos, como en su momento razonaron Enard et al. (2002), y que hayan llegado al neandertal por una corriente de flujo genético abierta en algún punto de contacto entre estas especies.

II. SOBRE EL SEGUNDO ESCENARIO

La segunda posibilidad que Krause et al. [(2007), p. 1911] plantean, y rechazan, consiste en que las mutaciones modernas de *FOXP2* se encontrasen presentes, aunque no seleccionadas, entre los neandertales. De este modo, el proceso de selección de la variante resultante del gen habría operado específicamente en los humanos modernos. Krause et al. (2007) consideran, sin embargo, que existen indicios de que el barrido selectivo (i.e., baja frecuencia de variantes alélicas) sobre la versión moderna de *FOXP2* habría podido tener lugar antes de la divergencia evolutiva de los modernos a partir del tronco ancestral compartido con los neandertales. Razonan, en primer lugar, que la región intrónica (como tal abierta en principio a las tasas de variación propias de un modelo de cambio neutral), localizada en la posición 5 con relación al

exón que contiene las mutaciones modernas de *FOXP2*, ha experimentado un proceso de barrido selectivo que se refleja en la baja frecuencia de variantes observable entre los miembros de diferentes poblaciones humanas modernas. Señalan, en segundo lugar, que el análisis de algunos nucleótidos de esa misma región intrónica en los dos ejemplares de El Sidrón refleja un alto grado de identidad con el alelo predominante entre los humanos modernos. E infieren a partir de este dato, en tercer lugar, que el barrido selectivo sobre esa región pudo haber tenido lugar entre los antepasados comunes a neandertales y modernos, hace tal vez unos 260 mil años, frente a los 125 mil estimados anteriormente por Enard et al. (2002) con argumentos semejantes [vid. *infra*].

Es importante valorar que el proceso inferencial así elaborado obedece a un modelo de razonamiento abductivo, con todas sus virtudes e inconvenientes: (casi) toda la variación moderna se ajusta a un mismo alelo; estas dos variantes neandertales se ajustan al alelo moderno; (casi) toda la variación neandertal se ajusta al alelo moderno (recuérdese el viejo ejemplo: todas las bolas de la bolsa *x* son blancas; estas bolas son blancas; estas bolas proceden de la bolsa *x*). Peirce consideraba que la abducción era el único modo de generar nuevas ideas e incrementar el saber, y en este sentido el paso dado por Krause et al. (2007) no es censurable, pero sus limitaciones son evidentes: la abducción carece de validez lógica y exige confirmación externa.

Todo lo anterior es fundamental porque con relación a nuestro caso significa exactamente que sólo el análisis de una muestra lo suficientemente representativa (en número, datación y procedencia geográfica) de neandertales podría confirmar si la señal del barrido selectivo es realmente detectable o no en el *FOXP2* de esta especie. Y esto implica, obviamente, que el segundo escenario de Krause et al. (2007) no puede darse por descartado sobre la base de los datos actualmente disponibles.

Como apunte final con relación a este escenario, conviene añadir que una idea que explicaría la presencia no seleccionada de la versión moderna del *FOXP2* entre los neandertales es la de que lo realmente seleccionado entre los humanos modernos no habría sido *FOXP2 per se*, sino algún tipo de modificación en la coordinación de su acción con otro u otros genes [no olvidemos su función reguladora; Lai et al. (2001)] de cara al desarrollo de una estructura cognitiva innovadora [Piattelli-Palmarini et Uriagereka (2005), pp. 38-40], de acuerdo con una pauta de selección de módulos completos constituidos por un número variable de genes [Spiteri et al. (2007) y Oldham et al. (2006)].

III. SOBRE EL TERCER ESCENARIO

El tercer escenario planteado y defendido por Krause et al. (2007) es también, obviamente, digno de ser tomado en consideración y cuidadosamente analizado en lo que respecta a su significado sobre la evolución de los ras-

gos cognitivos y comportamentales más distintivos de la especie humana. El escenario plantea la posibilidad de que las mutaciones de la versión moderna de *FOXP2* hayan tenido lugar hace más de 300 mil años entre los últimos antepasados comunes a neandertales y sapiens modernos y que se hayan estabilizado entre los últimos 260–180 mil años entre la población de ambas especies. A este respecto es importante recordar, en primer lugar, que la datación de las mutaciones modernas de *FOXP2* anteriormente propuesta por Enard et al. (2002), basada en el análisis de regiones intrónicas que incluyen las consideradas por Krause et al. (2007), concluía que el tipo de variación propia del gen apuntaría a que su fijación habría tenido lugar en los últimos 200 mil años, en una fecha concomitante o posterior a la de la aparición de los humanos modernos. Sería por ello importante conocer el razonamiento que el equipo de firmantes de Krause et al. (2007), dos de cuyos miembros (Enard y Pääbo) también son firmantes de Enard et al. (2002), puede ofrecer sobre cómo encajan con sus conclusiones los datos sobre el patrón de variación del gen y sobre dinámicas poblacionales alegados en este trabajo.

Resulta también importante entender que el escenario defendido por Krause et al. (2007) no puede realmente interpretarse como un indicio definitivo de que los neandertales fuesen capaces de un lenguaje complejo semejante al de los humanos modernos. Krause et al. [(2007), p. 1911] señalan que, una vez constatadas en el neandertal las dos mutaciones características de la versión moderna de *FOXP2*, sólo la secuenciación completa del gen podrá servir para concluir tajantemente cuál era su función en esta especie, sugiriendo así que la relación causal de la versión neandertal del gen con el desarrollo de una facultad lingüística compleja sólo podrá establecerse de manera tentativa hasta ese momento.

Compartimos la idea de que las conclusiones de Krause et al. (2007) no permiten establecer una relación causal firme entre las mutaciones que identifican en el trabajo y la existencia entre los neandertales de una facultad lingüística equiparable a la de los humanos modernos. Las razones que nos llevan a ello son, sin embargo, muy diferentes.

Por una parte, el carácter especialmente conservador de *FOXP2* [Enard et al. (2002); vid. *infra*] nos inclina a pensar que lo más probable una vez constatadas las dos mutaciones modernas en los ejemplares de El Sidrón es que no existan diferencias adicionales en otras partes del gen. Pero creemos al mismo tiempo que en un caso como éste lo verdaderamente revelador, por las razones apuntadas arriba, no será el llegar a conocer la secuencia completa del gen (incluyendo las regiones reguladoras de su expresión), sino la acumulación de información sobre el contexto génico en que *FOXP2* desarrollaba su función reguladora, cuestión sobre la cual la información es obviamente inexistente [e incluso muy escasa para el caso de los humanos modernos, aunque véase Spiteri et al. (2007) y Vernes et al. (2007)]. *FOXP2* podría haber entrado en el acervo genético neandertal, en su versión compar-

tida con los humanos modernos, directamente a partir de *Homo sapiens* arcaico, como suponen Krause et al. (2007), pero su fijación en la especie podría obedecer a causas selectivas diferentes a las que han operado en el caso de los modernos. En un contexto génico diferente podría haber servido para la regulación del desarrollo y el ejercicio de un protolenguaje de tipo bickertoniano [o asintáctico; Bickerton (1990)] o del tipo de habilidades musicales que Mithen atribuye a la especie [Mithen (2006)], por señalar dos únicos ejemplos de capacidades que bien podrían haber incidido en la selección de la variante moderna del gen. De hecho, cabe alegar que dentro de la especie humana los portadores de mutaciones idénticas del gen pueden manifestar sin embargo fenotipos lingüísticos relativamente diferenciados [Shriberg et al. (2006)].

Es también importante recordar en este sentido que han sido descritas las variantes del gen *FOXP2* propias de diferentes especies de animales y que, en cada caso, la variante en cuestión ha sido puesta en relación con una habilidad característica [como, por ejemplo, el canto en el caso de algunos pájaros o la ecolocación en el de los murciélagos; vid., por ejemplo, Haesler et al. (2004) o Li et al. (2007)]. Pero interesa asimismo recordar que *FOXP2* ha sido descrito como un gen muy conservador [Enard et al. (2002)], sobre el que han operado muy pocos cambios en la evolución de los vertebrados, lo que probablemente signifique que la habilidad con que se relaciona en cada uno de los casos acaso sea antes una función del contexto molecular en el que se integra la proteína codificada por el gen que de las ligeras modificaciones experimentadas por cada una de ellas en términos estructurales.

En definitiva, la alta sensibilidad al contexto de una proteína con función reguladora como *FOXP2* debe necesariamente llevarnos a ser muy cautos al hacer cualquier especulación al respecto del tipo de capacidades con las que podría estar relacionado el gen en una especie extinguida. Al menos, hasta que la información disponible sobre las redes de regulación en que *FOXP2* participa y las dianas sobre las que actúa en el desarrollo humano sea más abundante y, naturalmente, hasta que hayan podido establecerse homologías firmes de todo ello en el ADN recuperado en ejemplares de neandertal.

IV. CONCLUSIÓN

Estimamos, en definitiva, que la importancia del hallazgo del que Krause et al. (2007) dan cuenta es incuestionable y que las medidas de control para descartar el efecto de la contaminación por ADN moderno, minuciosamente descritas en el trabajo, permiten considerarlo fiable. Estimamos al mismo tiempo, sin embargo, que la interpretación que Krause et al. (2007) avanzan sobre el caso tal vez sea prematura y, desde luego, no la única compatible con su descubrimiento. Los tres escenarios están ahí y ninguno parece totalmente descartable tras esta aportación, por más que la plausibilidad de cada uno de ellos no

sea obviamente la misma. Será la obtención de datos como los apuntados en este comentario lo que podrá llevar a despejar la incógnita de cual merece realmente mayor crédito.

*Departamento de Filología Española
Universidad de Oviedo
Campus El Milán E-33011 Oviedo*

*Departamento de Literatura Española, Teoría de la Literatura
y Lingüística General
Universidade de Santiago de Compostela
Praza Isabel A Católica 2, 2E
E-36204 Vigo*

*Department of Linguistics
University of Maryland
1102 Marie Mount Hall
College Park, MD 20742, USA*

NOTAS

* Este trabajo ha sido realizado al amparo del proyecto de investigación «Bio-lingüística: fundamento genético, desarrollo y evolución del lenguaje» (HUM2007-60427/FILO), subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia con financiación parcial FEDER.

** A. BENÍTEZ-BURRACO [*benitezantonio.uo@uniovi.es*] y GUILLERMO LORENZO [*glorenzo@uniovi.es*] pertenecen al Departamento de Filología Española de la Universidad de Oviedo. VÍCTOR LONGA [*fevlonga@usc.es*] pertenece al Departamento de Literatura Española, Teoría de la Literatura y Lingüística General de la Universidad de Santiago de Compostela. JUAN URIAGEREKA [*juan@umd.edu*] es miembro del Department of Linguistics de la Universidad de Maryland.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BICKERTON, D. (1990), *Language and species*, Chicago, The Chicago University Press.
- ENARD, W., PRZEWORSKI, M., FISHER, S. E., LAI, C. S., WIEBE, V., KITANO, T., MONACO, y A. P., PÄÄBO, S. (2002), "Molecular evolution of *FOXP2*, a gene involved in speech and language", *Nature* 418, pp. 869-872.
- EVANS, P. D., ANDERSON, J. R., VALLENDER, E. J., CHOI, S. S., y LAHN, B. T. (2004), "Reconstructing the evolutionary history of microcephalin, a gene controlling human brain size", *Human Molecular Genetics* 13, pp. 1139-1145.
- EVANS, P. D., MEKEL-BOBROV, N., VALLENDER, E. J., HUDSON, R. R., y LAHN, B.T. (2006), "Evidence that the adaptive allele of the brain size gene microcephalin

- introgressed into *Homo sapiens* from an archaic *Homo* lineage”, *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.* 103, pp. 18178-18183.
- EVANS, P. D., GILBERT, S. L., MEKEL-BOBROV, N., VALLENDER, E. J., ANDERSON, J. R., VAEZ-AZIZI, L. M., TISHKOFF, S. A., HUDSON, R. R., y LAHN, B. T. (2005), “Microcephalin, a gene regulating brain size, continues to evolve adaptively in humans”, *Science* 309, pp. 1717-1720.
- GREEN, R. E., KRAUSE, J., PTAK, S. E., BRIGGS, A. W., RONAN, M. T., SIMONS, J. F., DU, L., EGHOLM, M., ROTHBERG, J. M., PAUNOVIC, M., y PÄÄBO, S. (2006), “Analysis of one million base pairs of neanderthal DNA”, *Nature* 444, pp. 330-336.
- HAESLER, S., WADA, K., NSHDEJAN, A., MORRISEY, E., LINTS, T., JARVIS, E. D., y SCHARFF, C. (2004), “FOXP2 expression in avian vocal learners and non-learners”, *The Journal of Neuroscience* 24, pp. 3164-3175.
- HOFREITER, M., SERRE, D., POINAR, H. N., KUCH, M., y PÄÄBO, S. (2001), “Ancient DNA”, *Nature Reviews* 2, pp. 353-359.
- KRAUSE, J., LALUEZA-FOX, C., ORLANDO, L., ENARD, W., GREEN, R. E., BURBANO, H. A., HUBLIN, J.-J., HÄNNI, C., FORTEA, J., DE LA RASILLA, M., BERTRANPETIT, J., ROSAS, A., y PÄÄBO, S. (2007), “The derived *FOXP2* variant of modern humans was shared with neandertals”, *Current Biology* 17, pp. 1908-1912.
- KRINGS, M., STONE A., SCHMITZ, R. W., KRAINITZKI, H., STONEKING, M., y PÄÄBO, S. (1997), “Neandertal DNA sequences and the origins of modern humans”, *Cell* 90, pp. 19-30.
- KRINGS, M., GEISERT, H., SCHMITZ, R. W., KRAINITZKI, H., y PÄÄBO, S. (1999), “DNA sequence of the mitochondrial hypervariable region II from the neandertal type specimen”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99, pp. 5581-5585.
- LAI, C. S. L., FISHER, S. E., HURST, J. A., VARGHA-KHADEM, F., y MONACO, A. P. (2001), “A forkhead-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder”, *Nature* 413, pp. 519-523.
- LALUEZA FOX, C. (2005), *Genes de neandertal*, Madrid, Síntesis.
- LI, G.; WANG, J., ROSSITER, S. J., JONES, G., y ZHANG, S. (2007), “Accelerated *FOXP2* evolution in echolocating bats”, *PLoS ONE* 2 (9), e900. doi:10.1371/journal.pone.0000900.
- MITHEN, S. (2006), *The singing neandertal. The origins of music, language, mind, and body*, Cambridge, Cambridge University Press.
- NOONAN, J. P., COOP, G., KUDARAVALLI, S., SMITH, D., KRAUSE, J., ALESSI, J., CHEN, F., PLATT, D., PÄÄBO, S., PRITCHARD, J. K., y RUBIN, E. M. (2006), “Sequencing and analysis of neanderthal genomic DNA”, *Science* 314, pp. 1113-1118.
- OLDHAM, M. C., HORVATH, S., y GESCHWIND, G. H. (2006), “Conservation and evolution of gene coexpression networks in human and chimpanzee brains”, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, pp. 17973-17978.
- OPPENHEIMER, S. (2003), *Out of Eden. The peopling of the world*, Londres, Robinson Publishing.
- PIATELLI-PALMARINI, M., y URIAGEREKA, J. (2005), “The evolution of the narrow faculty of language: the skeptical view and a reasonable conjecture”, *Lingue e Linguaggio* IV.1, pp. 27-79.
- ROSAS, A., MARTÍNEZ-MAZA, C., BASTIR, M., GARCÍA-TABERNERO, A., LALUEZA-FOZ, C., HUGET, R., ORTIZ, J. E., JULIÁ, R., SOLER, V., DE TORRES, T., MARTÍNEZ, E.,

- CAÑEVERAS, J. C., SÁNCHEZ-MORAL, S., CUEZVA, S., LARIO, J., SANTAMARÍA, D., DE LA RASILLA, M., y FORTEA, J. (2006), "Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, pp. 19266-19271.
- SERRE, D., LANGANEY, A., CHECH, M., TESCHLER-NICHOLA, M., PAUNOVIC, M., MENECIER, P., HOFREITER, M., POSSNERT, G., y PÄÄBO, S. (2004), "No Evidence of Neandertal mtDNA contribution to Earley Modern Humans", *PLOS Biology* 2, pp. 313-317.
- SHRIBERG, L. D., BALLARD, K. J., TOMBLIN, J. B., DUFFY, J. R., ODELL, K. H., y WILLIAMS, C. A. (2006), "Speech, prosody, and voice characteristics of a mother and daughter with a 7,13 translocation affecting FOXP2", *Journal of Speech, Language and Hearing Research* 49, pp. 500-525.
- SPITERI, E., KONOPKA, G., COPPOLA, G., BOMAR, J., OLDHAM, M., OU, J., VERNES, S. C., FISHER, S. E., REN, B., y GESCHWIND, D. H. (2007). "Identification of the transcriptional targets of FOXP2, a gene linked to speech and language, in developing human brain". *American Journal of Human Genetics* 81, pp. 1144-1157.
- STRINGER, C., y GAMBLE, C. (1993), *In search of the Neanderthals. Solving the puzzle of human origins*, Londres, Thames and Hudson.
- TRINKAUS, E. (2007), "Human Evolution: Neanderthal gene speaks out", *Current Biology* 17, pp. R917-R919.
- VERNES, S. C., SPITERI, E., NICOD, J., GROSZER, M., TAYLOR, J. M., DAVIES, K. E., GESCHWIND, D. H., y FISHER, S. E. (2007), "High-Throughput analysis of promoter occupancy reveals direct neural targets of FOXP2, a gene mutated in speech and language disorders", *American Journal of Human Genetics* 81, pp. 1232-1250.
- WALL, J. D., y KIM, S. K. (2007), "Inconsistencies in Neanderthal genomic DNA sequences", *PloS Genetics* 3, pp. 1862-1866.
- WANG, Y. Q., y SU, B. (2004), "Molecular evolution of microcephalin, a gene determining human brain size", *Human Molecular Genetics* 13, pp. 1131-1137.