

Investigación científica y artículos originales



Acta de Otorrinolaringología & Cirugía de Cabeza y Cuello

www.revista.acorl.org.co



Investigación científica y artículos originales

Hioides: contexto anatomofisiológico comparativo y su implicación en la evolución del lenguaje

Anatomophysiological comparative context and its involvement in the evolution of language

William Álvarez-Gaviria

INFORMACIÓN DEL ARTÍCULO

Historia del artículo:

Recibido: Febrero 20 de 2013

Revisado: Marzo 7 de 2013

Aceptado: Marzo 20 de 2013

Palabras clave:

hioides, evolución, lenguaje, primates, neandertal.

RESUMEN

Introducción y objetivos: Muchos autores conjeturan que la mayor eficacia biológica del *homo sapiens* se correlacionó con su lenguaje, y este con un mayor descenso evolutivo del complejo hio-laríngeo. El objetivo de este estudio comparativo de las improntas musculares hioideas apunta a dicho correlato, lo que puede contribuir a esclarecer la evolución del lenguaje, al tiempo que facilita discernir sobre circunstancias conductuales y ecológicas involucradas.

Materiales y métodos: Metodología operativa cuasi experimental, donde se presenta un análisis métrico-morfológico de los hioides de un mono aullador, un chimpancé y tres humanos, cotejados con una copia de hioides de neandertal y con la revisión de la literatura en un contexto comparativo anatomofisiológico concerniente a las improntas hioideas y su implicación en la evolución del descenso del complejo hio-laríngeo.

Resultados: Del simio al humano moderno, las uniones cuerpo-astas del hioides y las astas mayores presentan un progresivo incremento a expensas de sus bordes inferiores, donde se insertan músculos depresores infrahioides.

Discusión y conclusiones: El progresivo aumento de los bordes inferiores del hioides refleja un evolutivo descenso del complejo hio-laríngeo. Y, secundariamente, la innovación en nuestra especie de una orofaringe, donde la lengua incrementó su funcionalidad y, en coevolución con la corteza, una plena capacidad lingüística.

Correspondencia:
Diagonal 75B No. 2A-80
Teléfono: 3459246
wa@une.net.com

ABSTRACT

Key words:

hyoid, language, evolution, primates, Neanderthal

Introduction and aims: Many authors postulate that the higher biologic efficacy of *Homo sapiens* was correlated with the language, and these with a higher evolutionary descend of the hyo-laryngeal complex. The aim these preliminary comparative studies of the hyoid bone imprints pointed to implication in this correlate. This can help to clarify the evolution of language, as well as to discern on the behavioral, and ecologic circumstances involved.

Materials and methods: Operative and quasi-experimental methodology for metric and morphologic analysis of the hyoid bone from one howling monkey, one chimpanzee and three humans. Those results were compared to hyoid bone copy from a Neanderthal and to a critical literature review in an anatomical, physiological and evolutionary context concernent with hyoid bone imprints and to the implication in evolution from the descend of hyo-laryngeal complex.

Results: From simians to modern human, hyoid bone diameters present a progressive increase at the level of the body-horn junctions and of your greater horn at expense of its inferior margins, where the insertion of depressor muscles takes place.

Discussion and conclusions: The progressive increase in the inferior-lateral hyoid margins reflects an evolutionary descend of the hyo-laryngeal complex. And consequently, the innovation of an oro-pharynx in our species, where the tongue could increase its functionality; those evolutionary changes together in co-evolution with the cerebral cortex may have led to a full linguistic capability.

Introducción y objetivos

El hueso hioides, localizado a nivel de las vértebras C3-C4 en humanos adultos, y C1-C2 en menores de dos años y en los grandes simios (1), corresponde a una de las estructuras esenciales de la fonación y la deglución. Nuestra especie presenta como rasgo distintivo un complejo hio-laríngeo posicionado más caudalmente, lo que propicia un amplio espacio orofaríngeo. Este diseño, fuera de hacernos muy propensos a padecer de asfixia por atragantamiento, apnea y ronquido del sueño (2), disfunción tubárica y otitis (3), permitió incrementar la movilidad lingual y, en consecuencia, articular mejor el habla.

El estudio comparativo del hioides y del complejo hio-laríngeo, junto con su correlato cerebral y genómico, puede ofrecer bases sólidas que ayuden a esclarecer el origen y la evolución del lenguaje. Así, tenemos que con el descubrimiento de un hioides de neandertal muy parecido al nuestro se vislumbró la posibilidad de que la plena facultad del habla se haya iniciado con dicha especie (4). En forma análoga, pero concerniente a *Homo heidelbergensis* y a *Homo antecessor*, se llegó a inferencias en igual sentido (5). Y, recientemente, con la evidencia de que el neandertal comparte con nuestra especie las mismas variantes derivadas del gen FoxP2 (gen implicado en el lenguaje), también se le atribuyó dicha facultad (6).

No obstante, tratándose de ciencias bioantropológicas y de uno de sus problemas más difíciles, las contrastaciones no se han hecho esperar (7). Así, entre muchos investigadores que niegan la facultad para el lenguaje en neandertal, están, por un lado, los basados en reconstrucciones de modelos

y en la anatomía comparada, en los logros tecnológicos y culturales y en la demografía (8-19). Por otro, los apoyados en la genética, tanto quienes coligen que el gen FoxP2 por sí solo no permite el habla, ya que solo constituye un componente más del complejo conjunto de factores genéticos y epigenéticos que la facilita, como quienes se apoyan en el gen AUTS2, cuya secuencia es diferente en nuestra especie comparada con neandertal y primates no humanos (20, 21). También los fundamentados en la exaptación, quienes infieren que nuestro lenguaje surgió favorecido por estructuras anatomofisiológicas inicialmente no aptas para el lenguaje, en un contexto emergente y mucho más reciente (22, 23). Y por último los cimentados en la suma de evidencias genéticas, paleoantropológicas y arqueológicas (24).

El objetivo de este análisis comparativo sobre las improntas dejadas por las inserciones musculares y ligamentosas en el hioides, vía mecánica músculo-esquelética seleccionada evolutivamente, apunta en dirección al esclarecimiento, en nuestra especie, de un mayor descenso del complejo hio-laríngeo. Y como efecto colateral, a la innovación de la orofaringe, que junto con su correlato cerebral y genómico llevó a una capacidad vocal con mucha mayor capacidad fonética, sintagmática e informativa. Al mismo tiempo, y por análoga vía, dicho análisis se inscribe en la ruta de poder discernir sobre las circunstancias conductuales y ecológicas involucradas en tan esencial suceso.

Materiales y métodos

Metodología descriptiva: metodología operativa cuasi experimental, en la cual presentamos un análisis perfilométrico

de tres huesos hioides de humano moderno –fetal, juvenil y adulto–, uno de chimpancé adulto (*Pan troglodytes*) y uno de mono aullador adulto (*Alouatta seniculus*), cuyas variables por estudiar, mediante visualización directa, estereo-microscopía y tomografía computarizada, corresponden a:

1. Cuerpo hioideo: proyección anterosuperior, longitud vertical, longitud horizontal, altura y diámetros.
2. Unión cuerpo-asta: diámetro y presencia o no de contraste cuerpo-asta o muescas inferolaterales.
3. Astas mayores: longitud, altura y ancho.
4. Astas menores: presencia o ausencia.

Análisis seguidamente cotejado con registros indexados de parámetros y medias poblacionales de humanos, con la revisión de la literatura científica pertinente a la anatomía comparada hio-laríngea y a las implicaciones en la evolución del lenguaje (25, 29). Además, como complemento y acorde con dicho marco teórico-analítico, se utilizó una copia en resina del único hioides de neandertal hasta la fecha descubierto.

El material biológico, representado en los especímenes de complejos hio-laríngeos post mórtem del chimpancé y el mono aullador, se adquirió en el Zoo Santa Fe de Medellín. Removidos y congelados para su transporte al laboratorio, y previa fijación en formol, se disecaron sus hioides para develarles tanto los elementos estructurales y puntos de inserción musculares y ligamentosos, como su morfología y relaciones espaciales. Los hioides de humano moderno pertenecen a la colección particular del autor y fueron adquiridos por medio de los Departamentos de Anatomía y Otorrinolaringología de la Universidad de Antioquia. La copia en resina del hioides de neandertal (KO-135 copia del fósil de Kebara) fue adquirida de la empresa Bone Clones Inc. de Estados Unidos. La presencia o ausencia de improntas óseas, como protuberancias, mellas y angulaciones o proyecciones, y el análisis perfilométrico, fueron orientados con tomografía computarizada en milímetros y grados.

Resultados

El análisis perfilométrico de los hioides de mono aullador y chimpancé evidencia en este estudio los siguientes rasgos (tabla 1, figuras 1-5):

1. Cuerpo hioideo:
 - Proyección cefálica: grado IV/IV
 - Longitud vertical: mono aullador: 98 mm; chimpancé: 25 mm
 - Longitud horizontal: mono aullador: 96 mm; chimpancé: 46 mm
 - Altura: mono aullador: 33 mm; chimpancé: 15 mm
 - Diámetros uniones cuerpo-asta: mono aullador: 10 mm; chimpancé: 22 mm
 - Contraste cuerpo-astas y subsecuentes muescas: grado IV/IV
2. Astas mayores:
 - Aspecto: muy delgadas en comparación con el cuerpo hioideo
 - Longitud: mono aullador: 43 mm; chimpancé: 45 mm
 - Altura máxima: mono aullador: 4 mm; chimpancé: 4 mm
 - Ancho: mono aullador: 2 mm; chimpancé: 2 mm
3. Astas menores: ausentes

Y el análisis perfilométrico de la copia del hioides de neandertal, los siguientes (tabla 1, figura 6):

1. Cuerpo hioideo:
 - Proyección cefálica: grado I/IV
 - Longitud vertical: 18 mm
 - Longitud horizontal: 27 mm
 - Altura: 11 mm
 - Diámetros uniones cuerpo-asta: 22 mm
 - Contraste cuerpo-astas y subsecuentes muescas: grado I/IV
2. Astas mayores:
 - Aspecto: delgadas al nivel de articulación cuerpo-astas y distalmente
 - Longitud: 28 mm
 - Altura máxima: 7 mm
 - Ancho: 3 mm
3. Astas menores: ausentes

Y el análisis de hioides de humano moderno, los siguientes (tabla 1, figuras 4, 5, 7, 8):

1. Cuerpo hioideo:
 - Proyección cefálica: negativo
 - Longitud vertical: 20 mm
 - Longitud horizontal: 35 mm

Tabla 1. Dimensiones en milímetros (longitud, altura, ancho y diámetro) y características perfilométricas en grados de positividad escala I-IV (proyección anterosuperior, muescas o escotaduras inferolaterales y presencia o no de astas menores) del hueso hioides de mono aullador, chimpancé, neandertal y humano moderno (en neandertal, la menor longitud de sus astas mayores y la ausencia de astas menores se deben probablemente a procesos tafonómicos).

	CUERPO HIOIDEO			ASTAS MAYORES			ASTAS MAYORES	
	Long. vert. Proyecc.	Long. horizont.	Altura	D Muecas	Long.	Altura	Ancho	
<i>A. seniculus</i>	98 ++++	96	33	12 ++++	43	4	2	-
<i>P. troglodytes</i>	25 +++	46	15	22 +++	45	4	2	-
<i>H. neandertal</i>	18 +	27	11	22 +	28	7	3	-
<i>H. sapiens</i>	20-	35	11	32-	38	8	5	++++

Altura: 11 mm
 Diámetros uniones cuerpo-astas: 30 mm
 Contraste cuerpo-astas y subsecuentes muescas o escotaduras: negativo (excepto en los periodos fetal y juvenil)

2. Astas mayores:
 - Aspecto: gruesas
 - Longitud: 38 mm
 - Altura máxima: 8 mm
 - Ancho: 5 mm
3. Astas menores: presentes (grado IV/IV)

Discusión y conclusiones

Las huellas dejadas en los tejidos óseo-cartilaginosa por las inserciones musculares y ligamentosas son improntas que ayudan a revelar sus relaciones con las estructuras adyacentes. En este estudio comparativo del complejo hio-laríngeo, tales improntas ofrecen pistas sobre su posición y correlación con el cráneo, la columna cervical y el tórax, lo mismo que sobre su fisiología y su implicación en la evolución del lenguaje.

Así, en el caso de los huesos hioides de mono aullador y chimpancé, el exagerado volumen y marcada proyección antero-superior del cuerpo hioideo y el escaso diámetro de sus astas mayores y, por ende, el gran contraste cuerpo-astas y subsecuentes muescas inferolaterales (figuras 1-5), demuestran una mayor tracción elevadora sobre dicho hueso y, consiguientemente, un mayor índice elevador/depresor hioideo. Tracción elevadora que, en detrimento de músculos depresores infrahioides, es ejercida tanto por presiones aéreas fonatorias propias de tales primates, como por los músculos suprahioides: geniohioides, milohioides y vientre anterior del digástrico.

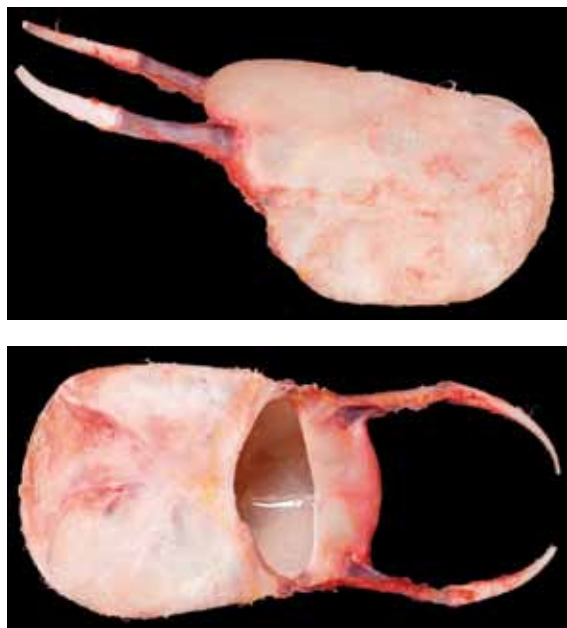


Figura 1. Hioides de mono aullador (lateral e inferior). Nótese la mayor proyección antero-superior y la gran bula hioidea, el reducido diámetro de las astas y el marcado contraste cuerpo-astas, que evidencian un mayor índice elevador/depresor.

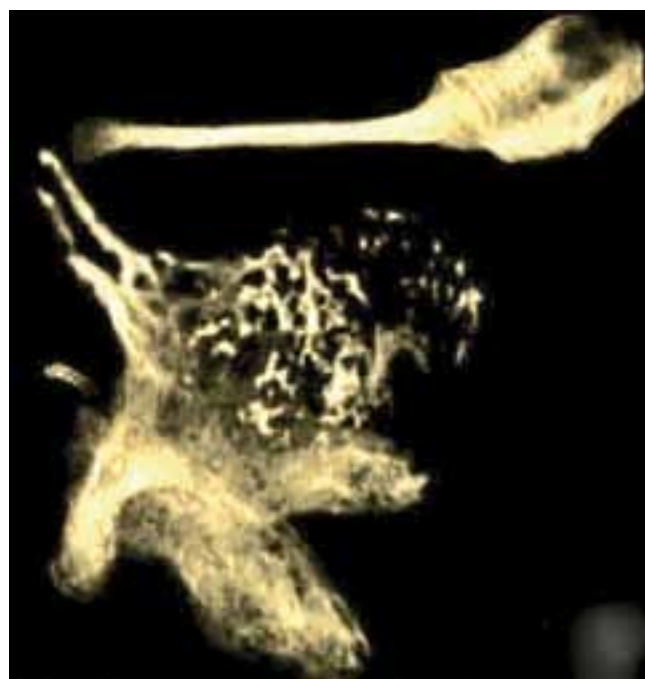


Figura 2. TAC del complejo hio-laríngeo de chimpancé (lateral derecha). Nótese la bula y proyección del cuerpo hioideo, el contraste cuerpo-astas, las muescas inferolaterales, el disminuido espacio tirohioides y la horizontalización de los cuernos superiores tiroideos, que evidencian tanto un mayor índice elevador/depresor como un cuello más corto.



Figura 3. Hioides de humano moderno (izquierda) y de chimpancé (derecha). Nótese en el chimpancé la bula y proyección del cuerpo hioideo y las muescas inferolaterales en las uniones cuerpo-astas.



Figura 4. Hioides de humano moderno y de chimpancé (vista inferior). Nótese en el humano la relativa ausencia de proyección y del contraste cuerpo-astas, los cuales son muy marcados en mono aullador y chimpancé, y significativamente en neandertal.



Figura 5. Hioides de neandertal (copia KO-135 BCI) (vistas frontales). Nótese el contraste cuerpo-astas y subsecuentes muescas inferolaterales (flechas), y la proyección reflejada en el tubérculo central inclinado arriba (centro), que demuestran un significativo mayor índice elevador/depresor o menor jalonamiento abajo.

De manera análoga, pero mucho menos marcado, tenemos que un mayor índice elevador/depresor hioideo también se evidencia en neandertal, comparado con nuestra especie, dada tanto la significativa proyección del cuerpo hioideo reflejado en la leve inclinación hacia arriba de su tubérculo central, como la presencia de muescas inferolaterales (figura 6).

En contraste, en nuestra especie, al no proyectarse en forma significativa el hioides y presentar, en vez de muescas, despliegues óseos al mismo nivel, se infiere que a través de la evolución el complejo hio-laríngeo fue supeditado a

una tracción muscular más depresora que elevadora (figuras 4, 5, 7, 8). Y, en consecuencia, a un menor índice elevador/depresor hioideo, que devino en nuestro peculiar descenso hio-laríngeo y subsecuente estirón faríngeo e innovación oro e hipofaríngea.



Figura 7. Hioides de humano moderno -fetal, juvenil y adulto-. Nótese en el feto los núcleos de osificación, y en el adulto la evanescencia de las escotaduras inferolaterales y el desarrollo de las astas menores.

Inferencia que encaja anatómicamente con el hecho de que tales despliegues óseos inferolaterales coinciden de manera precisa con los puntos de inserción de ligamentos y músculos depresores infrahioideos: membrana tirohioidea y músculos tirohioideo y homohioideo. Y también, ontogénicamente, con la no siempre válida *teoría de recapitulación de Haeckel* (durante el desarrollo se recorren las fases evolutivas de la especie), que coincide con la localización descendente del hioides en nuestra especie desde el nivel vertebral C1-C2 en menores de dos años a C3-C4 en adultos; así como al hecho de que el contraste cuerpo-astas sea significativo en los periodos fetal y juvenil, para luego evanescerse en el adulto.

Pero tratándose de uno de los problemas más sensibles, por su implicación en la biolingüística y en la evolución humana, obviamente se requieren de más y categóricas certezas. Por consiguiente, nuestra mayor tracción muscular depresora hioidea debe también concordar en su biomecánica con improntas en tejidos óseos y cartilagosos adyacentes. Así, tenemos que el espacio entre el hioides y el cartílago tiroideo

en nuestra especie es mucho más amplio y, por consiguiente, los cuernos superiores del cartilago tiroideos se han verticalizado en comparación con los del chimpancé (se desconoce si ocurre igual con el neandertal), que los mantiene inclinados, pese a presentar algún atisbo de descenso laríngeo en su ontogenia (30) (figura 2). E igual sucede con nuestras muy hipertrofiadas apófisis mastoides, estiloides y astas menores hioideas, las que, alineadas unas con otras por los músculos estiloides y vientre posterior del digástrico, constituyen imponentes que también relatan un mayor estirón faríngeo, que, a la vez, encaja en un estirado cuello.

En cambio, en el neandertal, su menor tracción muscular depresora hioidea coincide con su cuello corto (31, 32), de por sí métricamente insuficiente para que se pueda dar un amplio espacio faríngeo. Y en forma análoga, su mayor tracción muscular elevadora hioidea también se demuestra en su *simian plate* o pliegue óseo en el reborde posteroinferior mandibular, donde se insertan músculos elevadores del hioides (geniohioideo, milohioideo y vientre anterior del digástrico), y que, para más evidencias, es un rasgo que comparte con primates no humanos, mas no con nuestra especie. Y es más: todas estas concordancias, para complementar, deben armonizar al mismo tiempo con la anatomía endocraneana. El cerebro de neandertal, pese a ser más voluminoso que el nuestro, no evolucionó hasta desplegar la forma globular necesaria para un buen desarrollo lingüístico y cognitivo (33, 34). Su aplanado cráneo delata tanto una limitada corteza parietal (asiento de la conceptualización verbal) como frontal (sustrato principal del lenguaje y la planeación) (35-38). Por lo demás, recordar que el desarrollo de esta última está relacionado con la prosodia emocional, la semántica, la fluidez oral, la sintaxis, la nominación de imágenes, la complejidad perceptual, la conmutación y la habilidad del cálculo cuantitativo (39-43)¹. Para que estas destrezas cognitivas se sucedan se requiere, asimismo, haber alcanzado determinados umbrales de selección grupal, socialización y densidad demográfica, umbrales que, según la evidencia fósil, tampoco logró el neandertal (44-46).

Ahora bien, en cuanto a las principales circunstancias involucradas en el proceso evolutivo que llevó al estirón faríngeo, y consecuentemente a una plena capacidad lingüística en nuestra especie, esta investigación también permite indagar al respecto. Sustentados en la adaptación ecológica que armoniza la distribución de la proporcionalidad corporal acorde con las latitudes (reglas de Allen-Bergmann: latitudes tropicales resultan en selección direccionada que lleva a elongación de cuellos, apéndices y extremidades) y en conductas que aceleraron más nuestro achatamiento facial,

1. No extraña, por tanto, que con el lenguaje erigimofónico (esofágico) y con el de señas de sordomudos nuestra especie pueda comunicarse sintagmáticamente. Tampoco, que aves psitácidas y córvidas apenas imiten e hilen algunos fonemas. Y, en una línea distinta pero afin, que las jirafas, pese a su cuello tan largo, tengan un mayor índice elevador/depresor del hioides, dada la mayor tracción desde la mandíbula.

como usar menos la boca como herramienta, es de inferir que las calurosas condiciones ambientales en las que se gestó nuestra especie y el consecuente estrés térmico-metabólico fueron tal vez uno de los factores que, como adaptación para mitigar tal estrés, posibilitaron tener un cuello más alargado que el del neandertal², entre otros (47).

En conclusión, variados y correlacionados factores se combinaron para crear un contexto favorable para la emergencia de habilidades lingüísticas mejoradas en nuestra especie. El progresivo desplegamiento óseo en las márgenes infero-laterales hioideas refleja un evolutivo descenso del complejo hio-laríngeo e innovación de una oro e hipofaríngeo, donde la lengua pudo acrecentar toda su funcionalidad. En coevolución con la corteza, esto permitió, en última instancia, transmitir mucho mejor información entre congéneres, al mismo tiempo que más posibilidades de apareamiento y reproductibilidad, ya que rasgos ventajosos, así sean mínimos o incluso inicialmente no aptos³, pueden determinar después cuáles genes pasan a las siguientes generaciones y cuáles especies sobreviven.

Con una plena capacidad lingüística, la más generalizada de las herramientas, nuestra especie se adaptó a su ambiente mucho mejor que otras. En el escenario de la evolución, cambios graduales hacen la diferencia, por lo que para haber desalojado al neandertal (y al *Homo erectus* y al *Homo floresiensis*) muy seguramente puntuaron en nuestro mayor estirón cervical, achatamiento facial y descenso hio-laríngeo. En conjunción, tales fenotipos ocasionaron una expansión faríngeo donde los músculos de la lengua lograron explayar toda su movilidad y, con su correlato cerebral obligatorio, acrecentar las capacidades de interpretación del entorno.

Por último, no sobra recalcar que esta investigación preliminar de ninguna manera niega un lenguaje en el neandertal acorde con su hábitat y con el escaso entrecruzamiento genético con nuestra especie, solo pretende integrar algunas hipótesis vigentes sobre los factores que culminaron en la emergencia (exaptativa y más o menos reciente) de un lenguaje computacionalmente más complejo en humanos modernos, máxime los sesgos aquí incurridos al no especificarse variabilidad intrapoblacional (por ser única la muestra de neandertal y las otras representativas en forma muy parcial) y no apoyarse en posprocesado de imágenes o reconstrucción multiplanar. Al fin y al cabo, para un tema

2. En el neandertal, la conducta de mascar pieles para abrigarse (evidente por su conspicuo desgaste dental) muy probablemente incidió en su marcado prognatismo. En forma análoga, su relativo frío ambiente y, según ciertas evidencias, un hipotiroidismo endémico (48) pudieron incidir en que su cuello fuera robusto y corto.

3. Algo por el estilo sucedió hace unos seis millones de años con aquellas mutaciones que ocasionaron en nuestros ancestros la hipotrofia de pelambre y la hipertrofia del sistema sudoríparo-sebáceo y, consecuentemente, a que se tuviese que sujetar bien a las crías. Y, como efecto colateral, a afinar la bipedestación y la cooperación parenteral (49), conductas seminales implicadas en la expulsión del Edén arbóreo acaecida a nuestro linaje.

de este tenor se requieren óptimos estudios perflométricos y densitométricos de alta resolución y situados en el contexto concerniente a la senda evolutiva de la cognición y el lenguaje humanos. Futuras y complementarias investigaciones ayudarán a una total comprensión al respecto.

Conflicto de intereses

Ninguno declarado. El chimpancé y el mono aullador habían fallecido por causas naturales. Y los tres homínidos humanos se obtuvieron por intermedio de la Facultad de Medicina de la Universidad de Antioquia.

Agradecimientos

A los doctores Antonio Vélez y Martha Ocampo, por su estímulo y contribución con las muestras anatómicas analizadas. Así mismo, a los doctores Javier Rosique y Timisay Monsalve, por ofrecer un contrastante y enriquecedor marco, sin el cual no hubiese sido posible esta investigación.

REFERENCIAS

- Negus VE. The comparative anatomy and physiology of the larynx. London, *Heinemann Medical Books*, 1949.
- Davidson TM. The Great Leap Forward: the anatomic basis for the acquisition of speech and obstructive sleep apnea. *Sleep Med*, 2003; 4: 185-194.
- Bluestone CD. Impact of evolution on the Eustachian tube. *Laryngoscope*, 2008; 118: 522-527.
- Arensburg B, Tillier AM, Vandermeersch B, Duday H, Schepartz LA, Rak Y. A middle paleolithic human hyoid bone. *Nature*, 1989; 338: 758-760.
- Martínez I, Arsuaga JL, Quam R, Carretero JM, Gracia A, Rodríguez L. Human hyoid bones from the middle pleistocene site of the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2007; 362: 705-718.
- Spiteri E, Konopka G, Coppola G, Bomar J, Oldham M, Ou J, Vernes SC, Fisher SE, Ren B, Geschwind DH. Identification of the transcriptional targets of FoxP2, a gene linked to speech and language, in developing human brain. *Am J Human Genet*, 2007; 81: 1144-1157.
- Christiansen MH, Kirby S. Language evolution: The Hardest Problem in Science? In: Christiansen MH, Kirby S. (Eds.). *Language evolution. The states of the art*. Oxford, Oxford University Press, 2003.
- Lieberman P, Crelin ES. On the speech of Neanderthal man. *Linguistic Inquiry*, 1971; 2: 203-222.
- Reichholf JH. Das ratsel der menschenwerdung. Munich: Deutscher taschenbuch verlag Gmb H & Co. KG, 1990.
- Chase PG, Dibble HL. Middle paleolithic symbolism: a review of current evidence and interpretations. *J Anthropological Archaeology*, 1987; 6: 263-296.
- Corballis MC. The evolution of language. *Ann NY Acad Sci*, 2009; 1156: 19-43.
- Deacon TW. *The symbolic species: The Co-evolution of language and the brain*. New York: W. W. Norton & Company, 1997.
- Klein RJ. The problem of modern humans origins. In: Nitecki MH, Nitecki DV (Eds.). *Origins of anatomically modern humans*. New York: Plenum Press, 1994.
- Mellars PA. The impossible coincidence a single-species model for the origins of modern human behavior in Europe. *Evolutionary Anthropology*, 2005; 15: 167-182.
- Mithen S. Did farming arise from a misapplication of social intelligence? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2007; 362: 705-718.
- Noble W, Davidson L. *Human evolution, language and mind*. Cambridge, Cambridge University Press, 1996.
- Pinker S. *The Language Instinct: How the mind creates language*. New York, William Morrow, 1994.
- Stringer C, Gamble C. *En busca de los neandertales*. Barcelona: Critica, 1996.
- Tattersall I. Human evolution and cognition. *Theory Biosci*, 2010; 129: 193-201.
- Lieberman P. FOXP2 and Human Cognition. *J Hum Evol*, 2008; 54: 118-124.
- Oksenberg N, Stevison L, Wall JD, Ahituv N. Function and regulation of AUTS2, a gene implicated in autism and human evolution. *PLoS Genet*, 2013; 9.
- Pievani T, Serrelli E. Exaptation in human evolution: how to test adaptive vs. exaptive evolutionary hypotheses. *J Anthropol Sci*, 2011; 89: 9-23.
- Tattershall I. Masters of the Planet. *The search for our human origins*. New York: Palgrave Macmillan, 2012.
- Benítez-Burraco A. Did (complex) language appear because Neanderthals and modern human interbred? *Trabajos de Prehistoria*, 2012; 69: 212-231.
- Bouchet A, Cuilleret J. *Anatomie: descriptive, topographique et fonctionnelle*. Lyon: Simep Editions, 1979.
- Sprinzel GM, Eckel HE, Sittel C, Pototschnig C, Koebke J. Morphometry measurements of the cartilaginous larynx: an anatomical correlate of laryngeal surgery. *Head and Neck*, 1999; 21: 743-750.
- Ito K, Ando S, Watanabe Y, Okuyama Y, Moriguchi H, et al. Morphological study of the human hyoid bone with three-dimensional CT images-Gender difference and age-related changes. *Okajimas Folia Anat Jpn*, 2012; 89: 83-92.
- Kindschuh SC, Dupras TL, Cowgill LW. Exploring ancestral variation of the Hyoid. *J Forensic Sc*, 2012; 57: 41-46.
- Kim D, Lee U, Park D, Kim Y, Han K, et al. Morphometrics of the hyoid bone for human sex determination from digital photographs. *J Forensic Sc*, 2006; 51: 979-984.
- Nishimura TJ. Descent of the hyoid in chimpanzees: evolutions of face flattening and speech. *Human Evol*, 2006; 51: 244-254.
- Mahathey SA. Neanderthal speech capability and the limitations of osteological analysis. *J Creation*, 2000; 14: 118-127.
- Gómez-Olivencia A, Carretero JM, Arsuaga JL, Rodríguez-García L, García-González R, Martínez I. Metric and morphological study of the upper cervical spine from the Sima de los Huesos site (Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *J Hum Evol*, 2007; 5: 6-25.
- Gunz P, Neubauer S, Maureille B, Hublin J. Brain development after birth differs between Neanderthals and Modern Human. *Current Biology*, 2010; 20: R921-R922.
- Burke A. Spatial abilities, cognition and the pattern of Neanderthal and modern human dispersals. *Quaternary International*, 2012; 247: 230-235.

35. Damasio AR, Andersen SW. *The frontal lobes. Clinical Neuropsychology*. Heilman KM, Valenstein E (Eds.). New York: Oxford University Press, 1993.
36. Bastir M, Rosas A, Gunz P, Peña-Melán A, Manzi G, Harvati K, Kruszynski R, Stringer C, Hublin JJ. Evolution of the base of the brain in highly encephalized human species. *Nat Commun*, 2011; 13: 588.
37. Pearce E, Stringer C, Dunbar RI. New insights into differences in brain organization between Neanderthals and anatomically modern humans. *Proc Biol Sci*, 2013; 280.
38. Shapiro KA, Moo LR, Caramazza A. Cortical signatures of noun and verb production. *PNAS*, 2006; 103: 1644-1649.
39. Hoekert M, Vingerhoets G, Aleman A. Results of a pilot study on the involvement of bilateral inferior frontal gyri in emotional prosody perception: an rTMS study. *BMC Neurosci*, 2010; 10: 11-93.
40. Grodzinsky Y. The neurology of syntax: Language use without Broca's area. *Behavior Brain Sciences*, 2000; 23: 1-71.
41. Hernández AE, Meschyan G. Executive function is necessary to enhance lexical processing in a less proficient L2: Evidence from fMRI during picture naming. *Bilingualism: Language and Cognition*, 2006; 9: 177-188.
42. Sharp D, et ál. The neural response to changing semantic and perceptual complexity during language processing. *Human Brain Mapping*, 2010; 31: 365-377.
43. Ardila A. On the evolution of calculation abilities. *Front Evol Neurosc*, 2010; 2: 1-7.
44. Mithen S. Did farming arise from a misapplication of social intelligence? *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 2007; B362: 705-718.
45. Wilson EO. *The social conquest of Earth*. Barcelona: Random House Mondadori, S.A., 2012.
46. Powell A, Shennan S, Thomas MG. Late Pleistocene Demography and the appearance of Modern Human Behavior. *Science*, 2009; 323: 1298-1301.
47. Álvarez-Gaviria W. Hiperactividad adrenal, noxas y hominización. *Iatreia*, 2001; 14: 149-157.
48. Crockford SJ. Thyroid hormone in Neanderthal evolution: A natural or a pathological role? *The Geographical Review*, 2002; 92: 73-88.
49. Sutou S. Hairless mutation: a driving force of humanization from a human-ape common ancestor by enforcing upright walking while holding a baby with both hands. *Genes to Cell*, 2012; 17: 26.