



APROXIMACIÓN A LA NEUROBIOLOGÍA DE HUMANOS MODERNOS Y NEANDERTALES PARA SU APLICACIÓN EN LA ARQUEOLOGÍA COGNITIVA

Modern Humans and Neanderthals Neurobiology Approach for its application in Cognitive Archaeology

MIRIAM GARCÍA CAPÍN

Departamento de Prehistoria y Arqueología. Universidad Nacional de Educación a Distancia
miriamgcapib@geo.uned.es - ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6395-9591>

RESUMEN

Se presenta la contribución de las disciplinas biológicas y neurológicas en la elaboración de un modelo psicobiológico de aplicación al registro arqueológico, desde el enfoque cognitivo.

Los datos neurobiológicos sobre nuestra especie y el estado de la investigación sobre los neandertales, permiten elaborar un modelo sobre una parte importante de la “infraestructura” de la mente. La cognición emerge como el producto de la combinación de la información genética heredada (biología) y aprendida (cultura). El modelo psicobiológico comprende los niveles neurológico, psicológico y antropológico. A medida que escalamos este continuum, la frontera entre biología y cultura se difumina.

Estas líneas se centran en el polo de la información heredada, especialmente en la biología y la neurología sobre las que la cultura esculpirá la cognición.

Como conclusión, se sugiere que los neandertales habrían contado con un “potencial de maleabilidad” de su infraestructura mental menor, traducido en una cognición quizás menos fluida y un comportamiento menos flexible.

Palabras Clave: *Arqueología Cognitiva, psicobiología, neurobiología, mente, neandertales*

ABSTRACT

It is presented the biological and neurological disciplines contribution to the elaboration of a psychobiological model for its application to the archaeological record, from the cognitive approach.

Neurobiological data concerning our species and the investigation state about neanderthals, allow to elaborate a model about an important part of the mind's hardware.

Cognition emerges as the combination product of inherited genetic information (biology) and the learned one (culture). The psychobiological model comprises, in addition, the neurological, psychological and anthropological levels. As this continuum is climbed up, the border between biology and culture gets blurred.

These lines focus on the inherited information pole, specially on the biology and neurology upon which culture will sculpt cognition.

As a conclusion, it is suggested that neanderthals would have possessed a lower degree of hardware “maleability potential”, which is translated into a less fluent cognition and a less flexible behaviour.

Key words: *Cognitive Archaeology, psychobiology, neurobiology, mind, neanderthals*



INTRODUCCIÓN

Es conocido el objetivo de la Arqueología: enfrentarse a los vestigios del pasado con el fin de conocer las sociedades que dejaron el registro material que hoy se trata como testimonio.

En la interpretación de un yacimiento, sus restos deben ser analizados desde varias disciplinas. Allá donde todas confluyan será donde, de manera más plausible, se encuentre la explicación más cercana a la realidad. La Arqueología puede así proveer un marco explicativo de los restos estudiados, desde el punto de vista social, económico, tecnológico... Sin embargo, continúa rezagada en lo referente a las formas de pensar de los grupos humanos del pasado.

La Arqueología cognitiva interroga los mismos materiales, pero dirige sus cuestiones hacia la cognición: un constructo complejo que no se encierra en los límites del cráneo, sino que atiende a la acción de numerosos factores, procedentes del interior y del exterior del cuerpo.

Este cometido encuentra apoyo en la idea de que todos los seres humanos compartimos el mismo tipo de sistema nervioso central. Contamos con los mismos receptores sensoriales y el mismo órgano gestor (el cerebro); por ello, estamos atados a las mismas limitaciones a la hora de interpretar el mundo. Partiendo de esta premisa, y conscientes del importante papel que juega el entorno, complejizado por la cultura, en la estructuración del sistema nervioso, parece lógico prestar atención a los testimonios culturales del pasado para inferir de qué manera habrían afectado a la forma de pensar y sentir de los grupos humanos prehistóricos.

Para ello es imprescindible conocer la estructura sobre la que la cultura incide, básicamente formada por el cerebro; y su conocimiento debe hacerse a través de la elaboración de un modelo psicobiológico, aplicable a cualquier individuo, independientemente de su época.

En esta ocasión se exponen las características biológicas y neurológicas condicionantes, responsables de crear la “infraestructura” o *hardware* (Renfrew 2008) sobre la que los estímulos ambientales, de carácter fundamentalmente sociocultural, determinarán la manifestación de las capacidades cognitivas en el plano psicológico, conformando lo que denominamos “mente”.

ONTOGENIA NEUROLÓGICA Y EVOLUTIVA DE HAM

El cerebro de nuestra especie es el órgano sobre el que recae la responsabilidad de nuestra unicidad. En su devenir

evolutivo, el recorrido de los costes y los beneficios en los que incurre ha dado como resultado unas características que marcarán el desarrollo ontogenético de los individuos.

El cráneo de los humanos modernos presenta unas características ausentes en otras especies de homínidos, diagnósticas de la morfología de su cerebro. El volumen endocraneal es muy similar entre los humanos anatómicamente modernos (HAM) y los neandertales (HN), pero los HAM cuentan con un cráneo globular, de bóveda alta, acompañado de un cerebelo proporcionalmente grande (Kochiyama *et al.* 2018; Neubauer *et al.* 2018). Junto a una cara pequeña y plana, reubicada bajo la fosa craneal (Lieberman *et al.* 2002), forman algunos de los rasgos básicos que permiten identificar los fósiles modernos. Existen otros criterios que descansan en detalles mucho más localizados, como la forma de “T” invertida de la barbilla (Tattersall *et al.* 2008); pero en el plano cognitivo, globularidad y gran cerebelo (Ito, 2008; Tirapu-Ustárrroz *et al.* 2011) serán las características más trascendentes.

El incremento evolutivo del tamaño del cerebro afectó no solo a su patrón de organización, sino al desarrollo ontogenético completo y generó nuevas presiones que tendrán reflejo en otras partes anatómicas.

Quizás el ejemplo de coevolución más ilustrativo es el representado por la pelvis femenina, que hubo de adaptarse a los requerimientos del alumbramiento desde el primer bípedo.

El dilema obstétrico expone que los cerebros de los fetos ven limitado su crecimiento intrauterino por la amplitud del canal del parto, ante la imposibilidad de coevolucionar junto a un cráneo capaz de albergar un cerebro desarrollado al momento del nacimiento sin comprometer la anatomía garante del bipedismo. Por ello, los neonatos son extremadamente altriciales y la mayor parte del desarrollo cerebral se produce en el mundo exterior, durante el periodo postnatal.

No obstante, se ha sugerido que la altricialidad neonatal podría no estar directamente relacionada con el dilema obstétrico, pues este patrón de crecimiento lento ya es visible en *Australopithecus afarensis*, cuyas madres no sufrirían las mismas dificultades en el parto que HAM (Gunz *et al.* 2020).

DESARROLLO LENTO

La diferencia fundamental respecto a otras especies es nuestro lento ritmo de desarrollo, que se traduce en la aparición de dos nuevas etapas: la niñez y la adolescencia (Bermúdez de Castro 2020; Bogin *et al.* 1996).

La niñez habría liberado a la madre de la producción de prolactina, hormona que inhibe la ovulación con la consecuente prolongación del periodo entre nacimientos. Esta liberación abriría paso a una estrategia evolutiva que superaría los constreñimientos a los que se ven sometidos los grandes simios, cuya infancia dura hasta 8 años en los orangutanes. La dependencia durante un periodo tan largo impide que la madre siga teniendo descendencia, pero también condiciona a la cría, que no alcanzará la madurez sexual hasta una edad más avanzada. Con la aparición de la niñez la madre recuperaría la fertilidad, a la vez que disminuye el grado de dependencia de la cría. Comienza entonces a repartirse la carga entre individuos, pues la cría llevaría una dieta omnívora. En síntesis, criar un ser humano consiste en invertir recursos para el futuro (Kaplan *et al.* 2000), obviamente no de manera consciente, sino en respuesta a comportamientos innatos, guiados por emociones e instintos (Lorenz 1977).

La adolescencia es la etapa posterior a la juvenil del resto de mamíferos, antesala de la edad adulta. Se caracteriza por un rápido crecimiento del cuerpo, que ha quedado rezagado durante la niñez, para dar prioridad al cerebro (Bermúdez de Castro 2020; Otero *et al.* 2014). En cualquier caso, las demandas energéticas siguen siendo elevadas.

La prolongación de los periodos anteriores a la etapa adulta provoca las formas de la neotenia, en un proceso en el que los individuos adultos presentan rasgos morfológicos análogos a los rasgos infantiles de especies ancestrales. La persistencia de estos rasgos en etapas avanzadas de la ontogenia puede haber influido en el tipo de emociones despertadas en otros individuos, como mecanismo para favorecer la continuidad de la especie estimulando los sentimientos de compasión o ternura hacia los miembros más vulnerables. Este tipo de emociones influyen positivamente en la cohesión social, hasta el punto de ser perceptibles en la biología de los HAM, algunas características que delatan un proceso de domesticación como el que han sufrido otras especies (Wilkins *et al.* 2014; Hare 2017; Hare *et al.* 2012).

ALTO COSTE METABÓLICO

Atendiendo a las causas anteriores, el comportamiento de HAM ha de adecuarse a los requisitos impuestos por su particular desarrollo ontogenético, caracterizado por su ralentización y su prolongación en el tiempo, una estrategia cuyo objetivo sería el de relajar las demandas energéticas del cerebro en crecimiento, para hacerlas asumibles por los miembros activos del grupo (Hublin *et al.* 2015).

En síntesis, el nivel de comportamiento básico depende estrechamente de la formación del cerebro y es causa y consecuencia de las capacidades que éste permite y genera. Un cerebro tan costoso y condicionante se sostiene evolutivamente porque es beneficioso.

En adultos, se estima que la masa corporal que ocupa este órgano es de un 2%; sin embargo, la energía que consume es de más del 20% en reposo (Aiello *et al.* 1995). En los niños el cerebro alcanza su pico de consumo alrededor de los 5 años, momento en el que se destina a su desarrollo casi el 70% de la energía consumida (Hublin *et al.* 2015). Con estas altas exigencias, el cuerpo ralentiza su crecimiento, que se retoma cuando el cerebro alcanza más o menos su tamaño adulto, sobre los 7 años. A partir de este momento el cuerpo continúa su expansión, acentuada durante la adolescencia.

Un cerebro tan exigente requiere una dieta que proporcione combustible suficiente sin comprometer el funcionamiento de otros órganos y sin esclavizar al individuo, que está obligado a velar por su supervivencia a través de comportamientos no exclusivamente dirigidos a la alimentación, sino también al descanso o la socialización (Dunbar 2016; 2009).

La evolución trabajó en el equilibrio metabólico a partir de la reducción de otros aparatos costosos, como en los órganos espláncnicos (estómago y tracto intestinal), cuya reducción fue posible gracias a una dieta de mejor calidad en la que la digestión precisara un menor gasto energético y al mismo tiempo fuera más calórica. La carne probablemente comenzó a ser un recurso habitual en la dieta desde *Homo ergaster / erectus*, especie en la que convergen dos características de vital importancia: crecimiento craneoencefálico y aparición de herramientas líticas complejas. Esta es la hipótesis de Aiello y Wheeler (Aiello *et al.* 1995), fundamental para entender cómo pudieron haber sido saciadas las demandas de un cerebro de tal envergadura, a la vez necesario para satisfacer tales demandas. Otros autores también apuntan hacia la importancia de los recursos marinos, ricos en omega 3, para la encefalización, como prueban los mamíferos marinos, generalmente portadores de grandes cerebros (Crawford 1992, como se cita en McBrearty *et al.* 2001).

La obtención de recursos alimenticios de mejor calidad requiere habilidades diferentes a las necesarias para explotar recursos vegetales, por lo general más abundantes y estáticos.

Las demandas del cerebro, como órgano cuyo funcionamiento precisa una elevada cantidad de energía, habrían obligado a la detección de un tipo de alimento que en la

naturaleza no siempre se presenta en forma de comida, sino como animales vivos, o muertos, habitualmente sin procesar. La traducción de un elemento de la naturaleza en recurso alimenticio y el procesamiento al que debe someterse para ser aprovechado, habría requerido unas capacidades cognitivas más desarrolladas (Stuart-Fox 2015; Lombard, *et al.* 2017; Haidle 2010; Haidle *et al.* 2010; Kaplan *et al.* 2000), cuya emergencia requeriría de unos estímulos ambientales que actuaran como catalizadores sobre la estructura neurobiológica, provocando una reacción en el plano psicológico.

El aprovechamiento de estos recursos habría presionado, a partir de la estrategia evolutiva clásica, hacia la transformación de las uñas planas en garras o los reducidos dientes en afilados colmillos. Sin embargo, las capacidades cognitivas interfirieron, liberando a estas estructuras de la presión selectiva mediante la fabricación y el uso de herramientas que, sin cambios filogenéticos, permitieran procesar la carne para su consumo. El cerebro, aunque dictador, aportó recursos para ver satisfechas sus exigencias en el tiempo ontogenético.

La tecnología, como parte de la cultura, desde su aparición está imbricada con la explotación de recursos y el desarrollo un cerebro cuyas demandas repercuten en el plano social.

Este mosaico de características que mayormente afectan a la formación y desarrollo del cerebro y con ello, comprometen a la ontogenia y a la organización social, se exponen como puntales que sujetan y limitan el nivel de comportamiento básico, común a todos los seres humanos.

CARACTERÍSTICAS NEUROLÓGICAS

El cerebro de HAM es un gran desconocido, aunque no tanto como el de HN, totalmente ausente en el registro fósil. Profundización y concreción son dos cualidades escurridizas en la explicación del funcionamiento cerebral, no obstante, es posible definir algunas características de nuestro cerebro bien documentadas.

El cerebro humano se define por su altricialidad, su neuroplasticidad, la existencia de un periodo crítico (Rivera 2002; Rivera *et al.* 2012) y la lateralización de sus funciones. Todas estas características se presentan imbricadas entre ellas bajo el patrón de desarrollo ontogenético que caracteriza a HAM.

El coste metabólico del cerebro exige un desarrollo prolongado que, en consonancia con su naturaleza plástica, provocará su estructuración acorde a los estímulos del entorno a los que se vea sometido, especialmente durante

los primeros años de vida. Esta estrategia de desarrollo tendrá como resultado un cerebro capaz de crear un comportamiento flexible y de reducir el peso de la ecología sobre el cuerpo, cuyas adaptaciones no se ven irremediablemente abocadas al riguroso examen de la selección natural, sino al de un medio cultural que la acción del cerebro ya ha permitido adaptar a las limitaciones anatómicas, y cuyo impacto alcanza el nivel genético (Laland *et al.* 2010), sin limitarse al fenotipo.

ALTRICIALIDAD

La altricialidad es una cualidad común a todos los neonatos mamíferos, que los hace dependientes y vulnerables durante un periodo de tiempo variable entre especies.

A medida que la encefalización aumenta, puede suponerse que el grado de altricialidad lo hace proporcionalmente. Por tanto, el periodo y el grado de altricialidad que sufren los infantes HAM es mayor que el de sus compañeros del orden primate. La primera causa puede deberse al dilema obstétrico, que obliga a alumbrar prematuramente a las crías cuando el tamaño de su encéfalo es aún lo suficientemente reducido como para atravesar el canal del parto. Esta premura provoca que los neonatos sean extraordinariamente vulnerables, pues nacen con un cerebro en el que apenas hay conexiones entre neuronas. Lo que podría ser una tremenda desventaja es aprovechado durante la ontogenia, mediante procesos de exaptación (Gould *et al.* 1982), coevolución y emergencia cognitiva (Rivera 2009; Rivera *et al.* 2012), para forjar un cerebro que, al conectar sus células en función de los estímulos ambientales, resulta en un órgano eficientemente adaptado al entorno, una plataforma de capacidades complejas, e incomprensible fuera del contexto en el que se desarrolla.

NEUROPLASTICIDAD

La estructuración anatómica y funcional del cerebro depende de los estímulos externos para consolidarse, especialmente durante los primeros años de vida. Esta dependencia otorga la cualidad de la plasticidad, la cual permite pasar de un cerebro extremadamente altricial a uno estructurado adaptativamente al ambiente en el que se desarrolla, en un proceso que dura toda la vida, pero se manifiesta con toda su fuerza a lo largo de la infancia.

La neuroplasticidad, por tanto, no es un estado ocasional, sino el estado normal del sistema nervioso a lo largo de la vida (Pascual-Leone *et al.* 2005: 379).

Plasticity is an intrinsic property of the human brain and represents evolution's invention to enable the

nervous system to escape the restrictions of its own genome and thus adapt to the environmental pressures, physiologic changes, and experiences. (Pascual-Leone *et al.* 2005: 377).

A nivel microscópico, la neuroplasticidad está relacionada con un proceso que ocurre en las neuronas durante el proceso de conexión o sinapsis. Ante la recepción de un estímulo repetido que recorre la misma ruta entre neuronas, las conexiones entre ellas se ven reforzadas.

La conexión sináptica consiste en la conducción de los neurotransmisores desde una célula cargada, que al descargarse envía la señal a través de su axón a las dendritas de las células anexas que corresponda (Damasio 2010). En las conexiones sinápticas, la superficie que permite la transmisión entre células es reducida, limitándose a la parte terminal de los axones y las dendritas, lo que facilita el flujo de neurotransmisores, que viajan a mayor velocidad gracias a la mielina, una sustancia que se genera en las neuroglías (el andamiaje celular neuronal) y recubre los axones. Estos quedan impermeabilizados, por lo que la superficie de contacto interneuronal queda limitada al extremo del axón, permitiendo unas conexiones más rápidas.

La mielina es la “sustancia blanca”, que se extiende bajo la “sustancia gris”, correspondiente a los cuerpos neuronales. Una mayor producción facilita la consolidación de nuevas conexiones y el tránsito de la información a gran velocidad. Por ello, el córtex cerebral en nuestra especie está altamente mielinizado, en un proceso que se extiende en el tiempo mucho más que en el resto de primates.

Las conexiones sinápticas relacionadas con la mielinización, parecen tener cierta relación con la densidad neuronal, que decrece en áreas donde la mielina es abundante. Así ocurre en la corteza motora o en el área de asociación frontal (Young *et al.* 2013; Semendeferi *et al.* 2001; Otero *et al.* 2014), zonas donde la densidad neuronal es menor, con el fin de agilizar las conexiones interneuronales. Especialmente en la corteza motora, su alto nivel de mielinización se asocia al tipo de neuronas que la componen: son neuronas piramidales, las más grandes del córtex, y su largo axón no sería igual de operativo sin mielinizar, ya que la información se desplazaría más lentamente a lo largo de una distancia mayor.

Por otro lado existen áreas cuyas células son más pequeñas y su densidad es más alta, como el área visual primaria, cuya alta población celular permitiría un mayor detalle de imagen (Collins *et al.* 2010).

Sin embargo, existe otro tipo de conexión entre neu-

ronas, la conexión efáptica. En esta modalidad la superficie neuronal que entra en contacto es mucho mayor, ya que su axón está apenas mielinizado, permitiendo así que los neurotransmisores viajen entre células no sólo longitudinalmente, sino de forma transversal. Este tipo de comunicación es más lenta, se alarga en el tiempo, y se produce sobre todo en los núcleos subcorticales, donde abunda la materia gris respecto a la blanca. Se asocia con las conexiones neuronales que sostienen los sentimientos, que serían la sensación de lo que ocurre en el cuerpo tras una emoción (Damasio *et al.* 2013, 2003).

Se puede inferir, por tanto, que la sensación sentida o sentimientos, cuentan con un origen evolutivamente más antiguo, al contar con su soporte en núcleos subcorticales; además, su escasa mielinización estaría en línea con la idea de que las emociones, aunque susceptibles de ser moduladas parcialmente, permanecen rebeldes a la educación y son universales (Damasio 2010; Darwin 2014).

La neuroplasticidad sería la cualidad cerebral subyacente a la capacidad de aprendizaje, cuyo mecanismo microscópico tendría en el proceso de mielinización su explicación.

PERIODO CRÍTICO

Nuevamente esta característica está profundamente arraigada en el panorama anteriormente descrito, entre dos de las características definitorias de nuestro cerebro: la altricialidad y la neuroplasticidad.

El periodo crítico tiene que ver con el punto de partida desde la altricialidad, que presenta cerebros densamente poblados por neuronas, pero sin apenas conexiones entre ellas. El proceso de conexión se produce en los primeros años de vida, gracias a la neuroplasticidad, construida sobre los procesos de mielinización, que hacen el aprendizaje posible (Pascual-Leone *et al.* 2005). Éste, por tanto, será más ágil y fluido durante la etapa de mayor plasticidad del cerebro, asociada al despunte de la producción de mielina, que suele tener lugar durante la infancia (Miller *et al.* 2012).

El periodo crítico hace referencia a la ventana temporal en la cual es necesario que se adquiera una nueva capacidad; es decir, el moldeado del cerebro para soportar capacidades complejas concretas debe hacerse en el momento de máxima plasticidad, aprovechando su potencial. Pasado este periodo, algunas capacidades ya no serán asimiladas de la misma manera.

El ejemplo paradigmático es el de la adquisición del lenguaje, un proceso que baila entre el potencial de las

estructuras biológicas (incluyendo las neurológicas) y el de las culturales. En su aprendizaje es necesario, primero, contar con un cerebro con las características descritas; para después someterlo a un entorno cultural cuyos estímulos lo moldeen irremediabilmente hacia la adquisición de la competencia lingüística. Por muy humano que sea el cerebro, si no está imbuido en un ambiente cultural favorable para ello, el individuo no desarrollará las capacidades que definen a los humanos modernos. La Biología no es lo que determina, sino el soporte que ofrece una potencialidad que ha de ser explotada por el entorno cultural. El órgano sería el bloque de mármol sobre el que la Cultura escultora daría forma a su obra, utilizando para ello la Plasticidad como cincel, el cual va perdiendo fuerza a medida que pasa el tiempo.

En base a los anteriores datos, es de suponer que, cuanto mayor duración tenga el periodo crítico, y con él, el proceso de desarrollo ontogenético, mayor impacto tendrá la cultura sobre el cerebro, al verse prolongado el tiempo disponible para influir intensamente en él.

LATERALIZACIÓN DE FUNCIONES

La distribución de las funciones complejas unilateralmente puede interpretarse como una estrategia para economizar el espacio (Donald 1991) y evitar el conflicto entre hemisferios (Corballis 2002).

Una vez más, la lateralización de las funciones se relaciona estrechamente con la plasticidad cerebral, puesto que se ha detectado que es una tendencia creciente a lo largo de la vida, especialmente en lo concerniente al lenguaje (Amunts *et al.* 2003). El lenguaje se ha localizado tradicionalmente en el hemisferio izquierdo, aunque no se puede excluir la intervención del derecho en la prosodia, aspecto inseparable de este (Donald 1991). El área de Broca del hemisferio izquierdo se considera la más implicada en la producción de un lenguaje complejo, pero si resulta dañada durante el periodo crítico, la función cambia de hemisferio, asentándose sobre el área de Broca del derecho (Amunts *et al.* 2003).

Para Corballis (2002, 2017), la lateralización de funciones se da en otras especies animales, pero lo que hace especial al cerebro de HAM es que el control motor de la mano dominante y el lenguaje, concurren en el mismo hemisferio, lo que le lleva a sugerir unos orígenes gestuales para lenguaje. De lo que no cabe duda es de que manipulación y lenguaje son funciones cuyas redes neuronales se solapan (Stout *et al.* 2012), lo que delataría una relación entre ambas cuya naturaleza está por resolver.

DIFERENCIAS NEUROBIOLÓGICAS EXISTENTES ENTRE NEANDERTALES Y HAM

Exponer el desarrollo de la vida de un neandertal no deja de ser un ejercicio especulativo, a pesar de los avances científicos de disciplinas como la paleoantropología o la paleogenética, que han ampliado notablemente el conocimiento de esta especie. Sin embargo, el estado de la cuestión permite esbozar una idea sobre su desarrollo ontogenético, sin olvidar que, como especie extinta, es imposible contrastar los datos científicos con la realidad de su naturaleza.

Como miembros de la tribu hominina y especie cuya génesis tuvo lugar en el Pleistoceno medio, su cerebro demuestra haber pasado por los procesos de reorganización y crecimiento (Ponce de León *et al.* 2021) documentados en los homíninos anteriores.

Su organización cerebral es, al igual que para el resto de homíninos, un enigma, a cuyo conocimiento se accede mediante el análisis de los endocastos. La morfología de los mismos presenta un patrón similar al de HAM en cuanto a las asimetrías y extensión de las áreas (Holloway 2016).

En cuanto al proceso de crecimiento craneoencefálico, se estima en los neandertales una capacidad craneal media superior a la de los humanos modernos. Sin embargo, en el coeficiente de encefalización ocupan el segundo puesto, detrás de los HAM (Holloway 2016), debido a su estructura corporal más robusta, cuya representación en las áreas corticales del cerebro requeriría una superficie más extensa. Por ello, su crecimiento ha seguido una tendencia alométrica, acorde al incremento del cuerpo (Bruner *et al.* 2003), posiblemente más robusto como adaptación a climas fríos (Weaver 2009), o como rasgo plesiomórfico (Trinkaus 2006).

DESARROLLO RELATIVAMENTE ACELERADO

Los estudios de la dentición neandertal han mostrado un periodo de crecimiento más reducido que el de HAM, e incluso más acelerado que el de su especie antecesora, *Homo heidelbergensis* (Ramírez Rozzi *et al.* 2004 ; pero ver Rosas *et al.* 2017).

Las anchas caderas femeninas neandertales habrían relajado la urgencia del nacimiento (Ponce de León *et al.* 2008), alumbrando un cerebro “un poco más maduro” que el de HAM y alterando el punto de partida para el desarrollo vital entre ambas especies. Las diferencias son sutiles pero existentes y pudieron haber repercutido en el comportamiento de forma muy distinta entre ambas especies.

Se estima que el periodo entre nacimientos neandertales era de unos 3 ó 4 años, como muestran los datos genéticos sobre parentesco entre individuos del Sidrón, que permiten conocer, no sin margen de error, que una de las mujeres era madre de dos individuos infantiles con una diferencia de edad de unos 4 años (Lalueza-Fox *et al.* 2011). El análisis de las hipoplasias en el esmalte de estos individuos aparece reiteradamente a la edad de 4 años, lo que se ha interpretado como momento del destete (Rosas *et al.* 2014). Este evento marca el final de la etapa infantil, a continuación de la cual, en nuestra especie, se desarrolla la niñez, como se ha indicado. El ritmo acelerado de crecimiento neandertal habría visto acortada esta etapa (si es que llegó a existir), para pasar a una etapa juvenil más temprana, tras la cual, la adolescencia (nuevamente si es que existió en esta especie), habría sido más reducida antes de la edad adulta, alcanzada en torno a los 15 años (Ramírez Rozzi *et al.* 2004; Hublin *et al.* 2015).

Esta característica neandertal se traduciría en un periodo más corto para la estructuración cerebral atendiendo a los influjos ambientales durante la etapa de mayor facilidad para el aprendizaje.

La niñez reducida de los neandertales habría obligado al cerebro a crecer más en menos tiempo; o bien a prolongar su crecimiento antes y después de la etapa infantil. Un niño neandertal tendría unas exigencias energéticas más elevadas que un humano moderno, pues aunque sus cerebros al nacer cuentan con un tamaño similar, el tamaño adulto neandertal será mayor. Además, el periodo más corto de desarrollo habría obligado a los niños neandertales a experimentar un crecimiento rápido y repentino a costa de una fuerte inversión de recursos por parte del grupo activo.

Parece que la hipótesis más plausible es la de que los neandertales presentan un ritmo de crecimiento cerebral más acelerado que el de HAM (Ponce de León *et al.* 2008) y por tanto su encefalización no se debe a una prolongación del periodo de desarrollo.

Sin embargo, no hay consenso acerca de las diferencias en el patrón de crecimiento cerebral entre HAM y neandertales.

La primera hipótesis es que los neonatos de ambas especies vienen al mundo con un cerebro casi idéntico, y la diferenciación se produce en el primer año de vida (Gunz *et al.* 2010; Neubauer *et al.* 2010). Tras el nacimiento, y antes de la erupción de la dentición decidua, los infantes humanos sufren una “fase de globularización”, responsable de la forma craneal esférica caracterizada por una bóveda alta. Una vez finalizada esta fase, el pa-

trón de crecimiento de neandertales, humanos modernos, e incluso chimpancés, sería el mismo.

La hipótesis alternativa defiende que HN y HAM nacen con ligeras diferencias en el endocráneo, a pesar de las cuales comparten la misma trayectoria de desarrollo postnatal (Ponce de León *et al.* 2001; 2016). El crecimiento cerebral de ambas especies comprendería una expansión de la fosa media para albergar un gran cerebelo, así como el desarrollo de los lóbulos temporales y frontales, que crecen proporcionalmente entre sí.

ALTO COSTE METABÓLICO

El volumen cerebral de HN suele situarse por encima de la media de los humanos modernos. Este es un criterio fundamental para inferir que su coste metabólico habría sido elevado.

La carestía metabólica del cerebro no puede, en ningún caso, deberse a un rasgo derivado neutro, pues su mantenimiento sacrifica parte del coste de otros órganos importantes (Aiello *et al.* 1995). El tamaño y organización del cerebro no resulta indiferente a la evolución; es protagonista en la obra y sus exigencias fuerzan a una adaptación integral, en aras de las ventajas que proporciona.

Quizás estas necesidades, más acentuadas en HN, expliquen la dieta mayormente carnívora de los neandertales del Sidrón, cuya ingesta de vegetales se veía totalmente sobrepasada por el aporte fundamentalmente cárnico de su dieta (Rosas *et al.* 2014).

Aunque se desconoce el coste metabólico del cerebro neandertal, las características aprehensibles a partir del registro paleontológico lo sitúan cerca del de HAM, dado su tamaño y organización similares. Por ello, probablemente fue impulsor de un comportamiento análogo al de HAM en lo que a las estrategias socioculturales y de subsistencia se refiere.

CARACTERÍSTICAS NEUROLÓGICAS

A lo largo del desarrollo vital del cerebro de HAM, los rasgos de altricialidad y neuroplasticidad manifiestan una tendencia decreciente que se traduce en un periodo crítico que no suele sobrepasar la infancia. La lateralización de funciones, sin embargo, sigue la tendencia inversa (Amunts *et al.* 2003).

Los cambios que se detectan en el cerebro HAM a lo largo de su ontogenia son básicamente dos: un aumento de tamaño que se manifiesta con gran intensidad en la infancia, y una estructuración funcional dependiente de

los estímulos externos que se explica gracias a su propiedad neuroplástica.

El cerebro humano adquiere su forma durante la embriogénesis, periodo en el que se originan todas las estructuras sin que se determinen las conexiones corticales. La neuroplasticidad de la corteza es el resultado de su formación prenatal, cuando se establecen las conexiones tálamocorticales configurando un protomapa citoarquitectónico (Rivera 2002). Esta distribución neuronal con respecto al tálamo revela cierta predisposición innata de las neuronas a desempeñar determinadas funciones dentro de las áreas de las que forman parte; sin embargo, serán los estímulos externos los que acaben de perfilar la configuración cortical. Como en el tálamo desemboca la información recogida por los receptores sensoriales y conducida a través de los nervios periféricos, éste será el encargado de comunicar a la corteza la información interna y externa. Por ello es fundamental que el individuo esté expuesto a estímulos externos que favorezcan la maduración de las áreas primarias y de asociación. Sin tales estímulos, no sería posible que las áreas primarias se llegaran a diferenciar de las secundarias (Buckner *et al.* 2013).

En la línea evolutiva trazada en el apartado anterior, cabe suponer que los HN se encuentren más cercanos a los HAM en lo que a su desarrollo cerebral se refiere. Como representantes de la misma tribu y género, habrían presentado el patrón de densidad neuronal y mielinización correspondiente y su alto coeficiente de encefalización sería indicativo de un prolongado desarrollo cerebral.

Pero existen diferencias macroscópicas que reflejan características neurológicas no manifestadas por igual en ambas especies. La globularidad, que refleja una expansión de las áreas parietales en HAM con respecto a HN, es una de ellas. Las áreas cerebrales subyacentes son fundamentalmente de asociación. Han experimentado un crecimiento desproporcionado respecto al cuerpo en HAM (Buckner *et al.* 2013); aunque las áreas frontales de asociación, a pesar de la creencia inicial, no presentarían diferencias de tamaño relativo entre ambas especies (Holloway 2016; Kochiyama *et al.* 2018; Semendeferi *et al.* 2002).

La expansión relativa de estas áreas acontece en los humanos modernos durante el primer año de vida, en un proceso, ya descrito, rápido y trascendente para el desarrollo posterior, del que los neandertales carecen.

Otras de las diferencias estriban en el tamaño del cerebelo, más reducido en neandertales, y en la asimetría que provoca un hemisferio cerebelar derecho más pequeño que el contralateral, afectando a la superficie de con-

xión con el hemisferio cortical izquierdo, implicado en funciones cognitivas superiores (Kochiyama *et al.* 2018). Por contra, la corteza visual primaria de los neandertales sería proporcionalmente más grande que la de HAM, lo que ha sido interpretado como una estrategia para captar más energía solar en latitudes altas, gracias a su coevolución con unos ojos grandes (Dunbar 2016).

De las diferencias macroscópicas, partiendo de las evidencias neurológicas en la especie viva, se tratan de inferir las microscópicas y su repercusión en el plano cognitivo.

ALTRICIALIDAD

La altricialidad humana se refleja en un cerebro neonato abundante en materia gris (cuerpos neuronales), pero escaso de materia blanca (mielina). Los infantes humanos tienen el 2% de mielina que tendrán de adultos, mientras que en los chimpancés ronda el 20% durante la infancia (Miller *et al.* 2012).

La forma en que la mielina se distribuye en el tiempo y en el espacio se traduce en la intensidad neuroplástica. Este proceso es una de las claves para entender cómo el entorno, y en nuestro caso la cultura, moldea el cerebro a través del aprendizaje. Es decir, la comunicación fluida en el interior del cerebro depende en gran parte del nivel de mielinización alcanzado.

En los neandertales, su grado de altricialidad al nacimiento es difícil de inferir, pero la forma en la que se manifiesta el dilema obstétrico puede aportar algunas pistas. Los neonatos de esta especie nacen con grandes cráneos, cuyo tamaño se solapa con el de los neonatos actuales. No obstante, las caderas femeninas de HN, más amplias, habrían permitido una mejor acomodación del cráneo a la hora de pasar por el canal del parto, aunque igualmente obligado a realizar la rotación desde su posición transversal a la posteroanterior, propia de HAM (Ponce de León *et al.* 2016).

Parece claro que el tamaño craneal de los recién nacidos de ambas especies es similar, aunque ligeramente mayor en neandertales. Ambas especies comparten un patrón de nacimiento también similar, quizás menos sometido a las restricciones anatómicas en HN y por tanto con un mayor grado de libertad.

La existencia de sutiles diferencias, no obstante, evidentes, puede llevarnos a suponer que los neandertales habrían nacido “un poco menos altriciales”, con un porcentaje de mielinización al nacer superior al de nuestros recién nacidos, pues la urgencia impuesta por las caderas maternas sería menor. Tal situación, unida a un desarrollo ontogénico más rápido, habría limitado el tiempo y la inten-

sidad de actuación de la neuroplasticidad, limitando su capacidad de aprendizaje en comparación con la de HAM.

NEUROPLASTICIDAD

La mielinización comienza a producirse en HAM a partir de los 6 meses de edad, a lo largo de un proceso que dura hasta los 30 años (Sowell *et al.* 1999) y experimenta un pico durante la infancia, momento de máximo crecimiento del cerebro. El patrón de mielinización cerebral responde a unas necesidades relacionadas con la supervivencia del individuo; por ello, inician el proceso las estructuras más relacionadas en la gestión del mantenimiento de la vida: el tronco encefálico y el cerebelo. Tras ellas, la corteza, priorizando las áreas primarias, especialmente las motoras (Miller *et al.* 2012; Young *et al.* 2013). Este orden refleja la urgencia de superar la extrema vulnerabilidad de los primeros momentos de la vida. Además, se trata de zonas neuronalmente menos densas y por tanto más dependientes de la mielina para una comunicación intercelular adecuada.

Las áreas de asociación mielinizan más tardíamente, en especial la frontal, cuya maduración no concluye hasta la tercera década de vida (Sowell *et al.* 1999; Otero *et al.* 2014).

Cabe esperar que los neandertales compartan este patrón de mielinización, priorizando sus áreas motoras, y dejando las áreas frontales de asociación en último lugar. Sin embargo, las diferencias estructurales podrían haber afectado a su ritmo. Como la mielinización más temprana se dirige al tronco encefálico y al cerebelo, una estructura que se estima más reducida en neandertales, posiblemente este proceso se produzca aquí más rápidamente.

Las cortezas motoras, probablemente más extensas en los neandertales dada su mayor corpulencia, habrían mielinizado en primer lugar, seguidas de las áreas de asociación. Las parietales presentan un volumen relativo inferior en HN, por lo que su mielinización habría requerido menos recursos que en los HAM; al contrario que la corteza visual primaria.

En síntesis, es probable que el periodo de mielinización neandertal fuera ligeramente más corto que el de los humanos modernos, y por tanto, su neuroplasticidad menos intensa y activa durante menos tiempo.

Esta hipótesis coincide con la de su rápido ritmo de crecimiento (Ramírez Rozzi *et al.* 2004), aunque sin excesivas diferencias respecto a los humanos actuales (Ponce de León *et al.* 2008, 2016).

Al alcanzar la adolescencia, el cerebro de HAM cede energía al cuerpo para que reanude su crecimiento. En

este momento la mielinización es de un 60% respecto a la de la edad adulta, mientras que en chimpancés ha alcanzado en esta etapa el 96% (Miller *et al.* 2012). Existe, por tanto, una gran diferencia entre nuestro desarrollo y el de la especie viva más cercana a nosotros.

En los chimpancés, la neuroplasticidad se ve limitada en su acción, pues nacen con un cerebro proporcionalmente mucho más mielinizado y por tanto menos dependiente de los estímulos externos para su configuración. Su periodo de mielinización es mucho más reducido y finaliza al momento de alcanzar la madurez sexual. Las expectativas respecto a la flexibilidad de su comportamiento se tornan débiles.

Las similitudes entre HN y HAM apoyan la hipótesis de una mielinización prolongada en neandertales, seguramente no tanto como en nuestra especie, pero sí capaz de trascender el periodo de maduración sexual.

El prolongado desarrollo y la riqueza cultural del entorno serían dos condiciones necesarias para la existencia de un periodo crítico, requisitos que parecen cumplirse en ambas especies. No obstante, la neuroplasticidad más débil de HN, probablemente habría ofrecido un periodo crítico mucho más estrecho y de menor potencial.

En HAM, el rápido crecimiento corporal que experimenta durante la adolescencia, frente a un cerebro cuyo tamaño ha llegado casi a su meta mucho antes, genera desajustes. La adolescencia supone una segunda oportunidad para la adaptabilidad de las conexiones neuronales (Bermúdez de Castro 2020), pues se produce una poda neuronal más intensa en este momento, con el fin de perfilar un cerebro más eficiente con el que enfrentarse a la vida adulta. También, el cuerpo calloso se conecta más sólidamente para permitir una fluida comunicación entre hemisferios.

Se desconoce si HN se habría beneficiado de las oportunidades de la adolescencia, aunque si así fuera, dado su acelerado ritmo de crecimiento, éstas habrían sido menos trascendentales que para HAM.

LATERALIZACIÓN DE FUNCIONES

La lateralización de funciones parece ser parcialmente innata, pero acentuada por la experiencia y por tanto creciente a lo largo de la vida del individuo, como demuestra la capacidad del lenguaje en su manifestación sobre la superficie cortical (Amunts *et al.* 2003). Tal lateralización tiene su huella física en las asimetrías cerebrales, llamadas *petalias*.

A partir del estudio de los endocastos se aprecia que los neandertales presentan el mismo patrón *petalial*, llama-

do “torque”, que los humanos modernos (Martín-Loeches *et al.* 2008), consistente en el abultamiento del hemisferio izquierdo, hacia el área de Broca, y el ensanche del lóbulo frontal derecho.

El estudio de Amunts *et al.* (2003), sostiene que el abombamiento del hemisferio izquierdo continúa después de que los niños hayan adquirido la destreza con la mano dominante, sugiriendo que la acentuación de la asimetría con el tiempo se debe a la práctica del lenguaje.

La presencia del torque en endocastos neandertales, podría estar indicando que estos individuos eran diestros, como apoya el registro paleoantropológico a partir del análisis de las marcas de los dientes.

Al igual que los humanos modernos, los neandertales utilizaban la boca como tercera mano (Bermúdez de Castro *et al.* 1988, como se cita en Rosas *et al.* 2014), aunque de forma tan habitual e intensa que esta conducta ha dejado estrías y desconchones en el esmalte dental de los individuos fósiles, que se ha llevado a proponer que el nivel de recurrencia a la boca se debería a carencias en áreas cerebrales encargadas de gestionar la relación ojo-mano (Bruner 2010). Estas marcas han permitido asegurar la dominancia de la mano derecha en los neandertales del Sidrón, salvo un individuo ambidiestro y otro que se vio obligado a cambiar de mano debido a una infección en la boca (Rosas *et al.* 2014).

La lateralidad en las actividades manipulativas ya se detecta en chimpancés, sugiriendo su presencia en UAC (último antepasado común), pero no en otros primates más alejados evolutivamente, como los macacos, que muestran una bilateralidad cerebral en cuanto al uso de las manos.

Todo parece indicar que el aprovechamiento de la superficie cortical del cerebro neandertal era equivalente al de los humanos anatómicamente modernos.

APORTE DE LA GENÉTICA A LA NEUROLOGÍA NEANDERTAL

La genética trata de suplir las carencias del registro fósil, especialmente en lo que respecta a las evidencias de los tejidos blandos.

La secuenciación del genoma neandertal ofrece la oportunidad de tratar de detectar similitudes y diferencias, así como rastrear la actuación de los genes en determinadas estructuras cerebrales y las funciones en las que intervienen, para superar las deficiencias en el conocimiento de este órgano.

En el estudio acerca de la manifestación de determinados genes sobre las capacidades cognitivas (Kaczanowska *et al.* 2022), se documenta la presencia de genes asociados con la “inteligencia” y con el lenguaje en el ancestro de neandertales, denisovanos y HAM: son los genes NCEH1 y el conocido FOXP2. Desde esta perspectiva se rastrea una evolución previa del área de Wernicke, encargada de decodificar el lenguaje, a la de Broca, encargada de su emisión ordenada. Este patrón sugiere que la ventaja aportada por comprensión de sonidos sencillos habría presionado hacia la emisión de declaraciones cada vez más complejas, lo que encaja con la propuesta evolutiva del lenguaje partiendo de un nivel fonológico básico (Rivera *et al.* 2012). Además, en este ancestro común ocurriría una selección positiva de los rasgos que afectan al ejecutivo central, lo que los autores traducen en una necesidad de atención y resolución de problemas complejos.

Lo que el estudio saca en claro es que en los homínidos más recientes, que incluyen a neandertales y a humanos modernos, aparecen trazas genéticas relacionadas con redes funcionales orientadas hacia la introspección (default mode), la emoción y el procesamiento afectivo,

DIFERENCIAS NEUROBIOLÓGICAS ENTRE HAM Y HN	
HAM	HN
<ul style="list-style-type: none"> • Desarrollo ontogenético lento • Cerebro de alto coste metabólico • Altricialidad extrema • Neuroplasticidad intensa • Largo periodo crítico • Lateralización de funciones consolidada • Comportamiento flexible y muy permeable a los influjos ambientales 	<ul style="list-style-type: none"> • Desarrollo ontogenético más acelerado • Cerebro de alto coste metabólico • Altricialidad menos acentuada • Neuroplasticidad más relajada • Periodo crítico más reducido • Lateralización de funciones consolidada • Comportamiento menos maleable, aunque dependiente de los estímulos ambientales • Cognición de flujo más lento

Figura 1. Resumen de la forma en que se manifiestan las características neurobiológicas entre HAM y HN.

la integración sensorimotora, el lenguaje y el pensamiento abstracto. Algunos de los genes que dan testimonio de ello son ARHGEF11, CHL1, ó FREM1.

Otros genes detectados en el genoma humano y neandertal afectan directamente a la formación de un mayor número de neuronas. El gen ARHGAP11B interviene en la formación del córtex generando giros y circunvoluciones que permiten aumentar la superficie cortical sin aumentar de manera proporcional el volumen craneoencefálico (Florio *et al.* 2015).

Sin embargo, existen otros que se han mostrado exclusivos de los humanos modernos. El gen NOTCH2, presente en todos los mamíferos, regula la génesis de la corteza cerebral, y cuenta en el genoma HAM con el paralog NOTCH2NL, que viene a ser una duplicación que pasa a ocupar varios lugares en los cromosomas y por tanto, se manifiesta de manera diferente. Este paralog parece afectar a la manera en la que se forma la corteza cerebral, gracias a la más rápida renovación de las células gliales (Suzuki *et al.* 2018). Estas células hacen de soporte a las neuronas en su migración hacia la corteza durante el desarrollo embrionario. La renovación de las neuroglías afecta, por tanto, de manera indirecta a la migración de las neuronas, que se verá favorecida, hacia una estructura tan decisiva como la corteza cerebral. Los neandertales no cuentan con la acción de este gen, de cuya ausencia no es posible determinar la repercusión.

Por otro lado, es curioso el aporte de esta disciplina al rastreo de capacidades emergentes como la creatividad, cuya manifestación depende de unos genotipos acotados, en cuyo seno se encuentran genes ausentes en el genoma neandertal (Zwir *et al.* 2022). No obstante, es conveniente ser cautos con los resultados procedentes de la Genética, que a menudo pueden complementar, pero no resolver (Trinkaus 2005).

POSIBLES REPERCUSIONES CONDUCTUALES Y COGNITIVAS DERIVADAS DE LAS CARACTERÍSTICAS NEUROBIOLÓGICAS DE HN Y HAM

La ontogenia de HAM y probablemente la de HN, ha estado y está marcada por los ritmos de las demandas de sus cerebros, indisolubles de las del resto del cuerpo, con el que conviven y en el que se integran.

El plano social es el primero en verse afectado por las imposiciones neurobiológicas, que también repercuten en el cultural y el tecnológico de manera muy directa,

dando como resultado una cognición y una conducta especiales, adaptadas a las necesidades y constreñimientos de la infraestructura que da soporte a la mente.

Los HAM vienen al mundo con el 28% del tamaño cerebral que tendrán en la edad adulta (Hublin *et al.* 2015), que los condena a una dependencia absoluta en las primeras etapas de la vida y a un largo desarrollo, que repercute en la forma de organización social (Kaplan *et al.* 2000). La altricialidad de los neonatos de HAM conlleva unas implicaciones neurológicas ventajosas de cara a la adaptación al entorno, pero genera una dependencia de las crías que obliga a los cuidadores, principalmente a la madre, a invertir una cantidad de energía ingente durante la crianza. Las tensiones a las que la madre se vería sometida serían aliviadas gracias a la prolongación del periodo de desarrollo y la involucración de los miembros del grupo, especialmente del padre (Lovejoy 1981). Para investigadores como Lovejoy, bipedismo, altricialidad y monogamia habrían coevolucionado. Según su teoría, el padre contribuiría a la crianza mediante el aporte de recursos alimenticios, como macho aprovisionador, minimizando el riesgo de caídas de la cría, que de otra manera permanecería asida a su madre mientras ésta busca alimento.

Dunbar (2016) ve en la monogamia una solución a la alta tasa de infanticidio por parte de los machos en muchas especies de primates; mientras que De Waal (2022), percibe lo contrario en el comportamiento de bonobos, argumentando que su intensa y promiscua actividad sexual responde a un comportamiento de las hembras orientado a evitar que los machos cometan infanticidio. Independientemente de la hipótesis preferente, todas coinciden en que el cuidado de la prole trae consigo profundos cambios sociales y de comportamiento, dirigidos a aliviar la tensión sobre la madre a través del reparto del peso de la crianza. Esta conducta no es exclusiva de los homínidos, sino que se documenta en otras especies de mamíferos, como en las lobas, que sufren embarazos psicológicos cuando la hembra alfa tiene crías para amantarlas si es necesario; o en las comunidades de chimpancés y bonobos, donde las hembras jóvenes que aún no han tenido descendencia cuidan gustosamente de las crías de otras compañeras (De Waal 2022).

Lo que se dibuja como una conducta “mamífera” alcanza su extremo en HAM debido a la presión que la neurobiología ejerce sobre el comportamiento, creando un patrón de crianza en el que el grupo se involucra, como respuesta a las altas demandas de la prole, durante un periodo más extendido en el tiempo que el que se da en otras especies.

El patrón humano de desarrollo neuronal tiene evidentes repercusiones en el comportamiento del individuo y del grupo que le rodea, sin el cual no se podría garantizar la supervivencia de la descendencia. Por lo tanto, la altricialidad de los infantes humanos obliga a la comunidad a invertir una cantidad ingente de energía en su cuidado, aunque la rápida mielinización de las áreas motoras en comparación con otras áreas corticales, permitirá una incipiente independencia respecto a los cuidadores, que se manifestará en la etapa de la niñez. Sin embargo, la inmadurez de las áreas de asociación será responsable de un comportamiento que no capacitará al niño para ser autosuficiente hasta pasado largo tiempo. Esta prolongada inmadurez favorecerá el aprendizaje en el entorno cultural en que le haya tocado crecer, favoreciendo la penetración de los estímulos ambientales, de alta carga cultural, en el cerebro en vías de mielinización, orientando la dirección de las conexiones neuronales y dando forma a un cerebro hecho a medida de su entorno.

Inferir las repercusiones conductuales de la neurobiología de HN requiere observar su cráneo. Éste presenta autapomorfias respecto al de *Homo erectus* y *Homo heidelbergensis*, como el abultamiento lateral de los lóbulos parietales (Bruner *et al.* 2003), y otras características, que entre otras (Trinkaus 2006) conforman un cráneo alargado terminado en un “moño” occipital a causa de una bóveda baja, y una base del cráneo menos flexionada. Estos caracteres son susceptibles de repercutir en el plano cognitivo y conductual, pues delatan que el cerebro de HN se diferencia del de sus ancestros, y del de HAM, respecto al que crece más deprisa, no es globular y la superficie del córtex responde mayormente a las demandas del crecimiento del cuerpo. La distinta tasa de crecimiento pudo haber provocado diferencias en la organización del grupo respecto a nuestra especie, pues el coste metabólico, aunque imposible de conocer con exactitud, habría sido incluso más elevado.

Según las especulaciones de Lieberman (2008), la flexión de la base del cráneo de los HAM, cercana a un ángulo de 90°, les habría permitido correr largas distancias, una habilidad ventajosa para economizar el tiempo en la explotación de los recursos. No parece factible que los neandertales estuvieran en posesión de esta capacidad, debido a su corpulencia y menor grado de flexión de la base del cráneo. Por otra parte, la bóveda craneal baja habría alojado unos lóbulos parietales menos desarrollados, y con ello una coordinación óculo-manual más deficiente (Bruner *et al.* 2014, 2016); así como el moño occi-

pital, que alberga la corteza visual primaria, más desarrollada en esta especie.

En HN se identifica un cerebro cuyo funcionamiento depende de un elevado consumo energético, del estilo del que gobierna en HAM. Los neandertales cargarían con el apremio incesante de satisfacer las necesidades calóricas de un gran cerebro, que retroalimenta la demanda de recursos y la provisión de los mismos. El crecimiento del cerebro, por tanto, impondría estrechos constreñimientos en el comportamiento básico neandertal, imponiendo una cooperación social estrecha y bien organizada, en la que la tecnología sería clave a la hora de economizar.

La economización se traduce, en última instancia, en una inversión del tiempo de manera cada vez más eficiente. Así, la tecnología sería uno de los puntales básicos, sin la cual la obtención de un recurso calórico como la carne sería posible sólo esporádicamente (separado de manera imprevisible en el tiempo). La sistematización en la obtención de recursos que se documenta en esta especie requiere de una tecnología apropiada, permitida e impulsada en una comunidad más o menos estable.

Sin embargo, parece que los neandertales no hubieran dado el último paso hacia la eficiencia. Sus herramientas y formas de explotación no trascienden la generalidad, dejando un vacío en el camino hacia una especialización quizás inevitable para la supervivencia en el nuevo entorno compartido con una especie similar. Su corpulencia, gran cerebro y desarrollo relativamente más acelerado, los habrían empujado a una posición más dependiente y vulnerable de cara a los recursos alimenticios, en la que habrían invertido más tiempo y esfuerzos. Sutiles deficiencias, como una posible menor resistencia en la carrera continua, habrían dilatado el tiempo destinado a la obtención de alimento.

Pequeños detalles pudieron tener grandes repercusiones en un panorama en el que las demandas energéticas son altas, los recursos finitos, y su explotación requiere de un comportamiento complejo y planificado en el que la eficiencia es fundamental. El grado de eficiencia sería crucial para mantener un equilibrio frágil e inestable con la llegada de HAM.

Indisociable del conductual, el plano cognitivo también permite ser aprehendido a partir de rasgos fundamentalmente manifestados en el cráneo.

La emergencia del lenguaje puede ser considerada una de las repercusiones más trascendentales a nivel cognitivo. Inaprensible de manera directa, ha de ser aproximada a partir del análisis de las huellas del registro fósil.

El patrón de asimetría cerebral asociado a esta capacidad (Corballis 2002) es común en ambas especies. La presencia de partes anatómicas relacionadas con la fonación, a juzgar por la morfología y disposición de los tractos vocales, refuerzan la presencia de la capacidad del lenguaje en HN, pues parecen permitir una emisión de complejos sonidos, a la par que aumenta el riesgo de atragantamiento (Lieberman *et al.* 2002; Lieberman 2008; Mithen 1998), lo que sugiere la existencia de una ventaja evolutiva que contrarreste el perjuicio. El estudio de la anatomía implicada en la audición demuestra la capacidad de oír en la misma frecuencia que HAM desde *Homo heidelbergensis* (Quam *et al.* 2015); además, los neandertales habrían contado con la anatomía necesaria para el control respiratorio imprescindible para el habla, lo que no ocurre en otras especies homínidas (Maclarnon *et al.* 2004).

Los estudios genéticos, por su parte, han demostrado la presencia de alelos relacionados con el lenguaje, como la variante “moderna” del FOXP2 (Lalueza-Fox 2014; Lalueza-Fox *et al.* 2011).

A pesar de la controversia en torno a la emergencia del lenguaje y a su exclusividad humana, *a priori*, siguiendo el principio de parsimonia, los datos se posicionan como argumentos a favor del lenguaje complejo neandertal.

La traducción del proceso ontogenético al nivel cognitivo y conductual podría depositar en el lenguaje una importancia clave. La prolongada mielinización refleja la persistencia de un estado de plasticidad apto para el moldeado del cerebro, que se centra, en sus últimas fases, en las áreas de asociación relacionadas con las funciones ejecutivas de planificación, inhibición, abstracción, etc. (Wynn *et al.* 2011, 2016; Coolidge *et al.* 2005, 2001). La estructuración de estas áreas a partir de las aferencias externas habría visto en el lenguaje un medio rico en estímulos capaz de influir en la estructuración cerebral a través del aprendizaje.

El lenguaje habría aportado la posibilidad de instruir a los más pequeños minimizando los riesgos del aprendizaje que conlleva la experiencia. Los cuentos y moralejas tienen como finalidad evitar ciertos comportamientos que, aunque atractivos, pueden resultar peligrosos. Descansaría en los adultos del grupo la transmisión de estos mensajes instructivos, contruidos a partir de la acumulación de conocimiento, cuya asimilación para su posterior difusión habría facilitado una mielinización tardía y prolongada, junto a la extensión del periodo vital post-reproductivo (Bogin *et al.* 1996).

CONCLUSIONES

El análisis del registro arqueológico desde una postura dirigida a conocer la mente de los grupos humanos que lo produjeron, ha de partir de la comprensión de las estructuras biológicas que la soportan, sin limitarse a ellas.

La cultura es un aspecto que nos diferencia de otras especies, como un rasgo tan propio e inevitable que, en palabras de algunos autores *culture is as much a part of human biology as our peculiar pelvis* (Boyd *et al.* 2011: 10924); y precisamente es parte de nuestra biología porque está integrada en la cognición, portal que une la herencia genética con el plano exterior.

Por lo tanto, estudiar la mente implica partir de la infraestructura, heredada de nuestros ancestros, que constituye la materia prima que el entorno moldeará, en un bucle recursivo en el que los testimonios culturales serán causa y consecuencia de la forma en la que se manifiesta la mente.

En el estudio de las estructuras biológicas y neurológicas de nuestra especie, se aprecia que la evolución ha favorecido las formas flexibles y poco especializadas hacia una función innata concreta, reciclando el legado primate a partir del que la cultura conseguirá su adaptación, en el tiempo ontogenético, al entorno pertinente.

La altricialidad, la neuroplasticidad o la existencia de un periodo crítico, son rasgos seleccionados positivamente, cuya ventaja descansa en su dependencia respecto a los estímulos externos para la estructuración de las redes neuronales. De esta forma, la adaptación es altamente eficiente, pues el entorno moldea el fenotipo, en el que está incluido el comportamiento (D’Errico *et al.* 2018; Colagè *et al.* 2020), como un traje hecho a medida por un sastre.

A medida que se escala al nivel neurológico, y más aún, al psicológico, las fronteras entre herencia y ambiente se difuminan cada vez más.

Del desarrollo ontogenético de ambas especies se infiere que HAM mostraría un mayor grado de potencial innato para la flexibilidad de comportamiento. Es decir, contaría con un punto más de maleabilidad para que el entorno actúe sobre la cognición, aunque algunos autores aluden a la ausencia de diferencias al nivel de bioespecie (Zilhão 2006: 194).

Lo cierto es que los neandertales presentan un gran cerebro y un desarrollo prolongado, que se habría manifestado a través de un alto grado de altricialidad, neuroplasticidad y existencia de un periodo crítico; pero el crecimiento de un cerebro más grande en términos absolutos, en un tiempo más reducido, habría limitado la ven-

tana y la intensidad de actuación del entorno sobre las estructuras neuronales. Probablemente su tasa de mielinización al nacer sería mayor que en HAM, y por tanto habrían sido “un poco menos altriciales” y menos abiertos al papel estructurador de los estímulos ambientales, provocando una cognición menos fluida (Mithen 1998) y un comportamiento menos flexible. Los mecanismos de aprendizaje social (Heyes 2017) no se habrían desplegado lo suficiente para permitir la asimilación cultural al nivel de los HAM. Los neandertales serían menos creativos (Zwir *et al.* 2022) y su comportamiento, por tanto, más condicionado por la herencia biológica.

El marco aquí propuesto sólo expone una parte de la base necesaria para desarrollar un modelo psicobiológico de aplicación al registro arqueológico. Otras disciplinas deben intervenir en la elaboración de un modelo más completo: Biología, Neurología, Psicología, Psicobiología Lingüística y Antropología Social (Rivera *et al.* 2012).

El marco neurobiológico apunta a que las diferencias entre ambas especies podrían ser mínimas, pero las consecuencias conductuales más allá de las expuestas, relativas al nivel de comportamiento más básico, son desconocidas. En este nicho debe trabajar la Arqueología Cognitiva, cuyo reto consiste en comprobar cómo podrían haberse manifestado las posibles diferencias cognitivas.

BIBLIOGRAFÍA

- AIELLO, L.; WHEELER, P. (1995): The Expensive-Tissue Hypothesis: The Brain and the Digestive System in Human and Primate Evolution, *Current Anthropology* 36, 2, 199-221
- AMUNTS, K.; SCHLEICHER, A.; DITTERICH, A.; ZILLES, K. (2003): Broca's region: Cytoarchitectonic Asymmetry and Developmental Changes, *The Journal of Comparative Neurology* 465, 72-89
- BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (2020): *La evolución del talento. Cómo nuestros orígenes determinan nuestro presente*, Barcelona.
- BOGIN, B.; SMITH, B.H. (1996): Evolution of the Human Life Cycle, *American Journal of Human Biology*, 8, 703-716
- BOYD, R.; RICHERSON, P.J.; HENRICH, J. (2011): The cultural niche: why social learning is essential for human adaptation, *PNAS* 108, 2, 10918-10925, DOI: [www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1100290108](https://doi.org/10.1073/pnas.1100290108)
- BRUNER, E.; IRIKI, A. (2016): Extending mind, visuospatial integration, and the evolution of the parietal lobes in the human genus, *Quaternary International* 405, 98-110, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.05.019>
- BRUNER, E.; LOZANO, M. (2014): Extended mind and visuospatial integration: three hands for the Neandertal lineage, *Journal of Anthropological Sciences* 92, 273-280, DOI: <https://doi.org/10.4436/JASS.92009>
- BRUNER, E. (2010): The Evolution of the Parietal Areas in the Human Genus: Between Structure and Cognition, *The Human brain evolving: paleoneurological studies in honor of Ralph L. Holloway* (D. Broadfield, M. Yuan, K.D. Schick, N. Toth, eds.) Stone Gosport, 83-96
- BRUNER, E.; MANZI, G.; ARSUAGA, J.L. (2003): Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: Evidence from the Neandertal and modern lineages, *PNAS* 100, 26, 15335-15340, DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.2536671100
- BUCKNER, R.L.; KRIENEN, F.M. (2013): The evolution of distributed association networks in the human brain, *Trends in Cognitive Sciences* 17, 12, 648-665, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.09.017>
- COLLINS, C.E.; AIREY, D.C.; YOUNG, N.A.; LEITCH, D.B.; KAAS, J.H. (2010): Neuron densities vary across and within cortical areas in primates, *PNAS* 107, 36, 15927-15932, DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1010356107
- COOLIDGE, F. L.; WYNN, T. (2005): Working Memory, its Executive Functions, and the Emergence of Modern Thinking, *Cambridge Archaeological Journal*, 15:1, 5-26, DOI: <https://doi.org/10.1017/S0959774305000016>
- COOLIDGE, F.L.; WYNN, T. (2001): Executive Functions of the Frontal Lobes and the Evolutionary Ascendancy of *Homo Sapiens*, *Cambridge Archaeological Journal*, 11:2, 255-60, DOI: <https://doi.org/10.1017/S0959774301000142>
- CORBALLIS, M.C. (2017): Language Evolution: A Changing Perspective, *Trends in Cognitive Sciences* 21, 4, 229-236, DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2017.01.013>
- CORBALLIS, M. (2002): Laterality and Human Speciation, *Proceedings of the British Academy* 106, 137-152
- DAMASIO, A.; CARVALHO, G.B. (2013): The nature of feelings: evolutionary and neurobiological origins, *Nature Reviews Neuroscience* 4, 143-152
- DAMASIO, A. (2010): *Y el cerebro creó al hombre*, Barcelona.
- DAMASIO, A. (2003): Feelings of Emotion and the Self, *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1001, 253-261, DOI: <https://doi.org/10.1196/annals.1279.014>
- DARWIN, C. (2014): *La expresión de las emociones*, Pamplona.
- COLAGÈ, I.; D'ERRICO, F. (2020): Culture: The Driving Force of Human Cognition, *Topics in Cognitive Science* 12, 654-672, DOI: <https://doi.org/10.1111/tops.12372>
- D'ERRICO, F.; COLAGÈ, I. (2018): Cultural Exaptation and Cultural Neural Reuse: A Mechanism for the emergence of Modern Culture and Behavior, *Biological Theory* 13, 213-227, DOI: <https://doi.org/10.1007/s13752-018-0306-x>
- DE WAAL, F. (2022): *Diferentes. Lo que los primates nos enseñan sobre el género*, Barcelona.
- DONALD, M. (1991): *Origins of the modern mind, Three Stages in the Evolution of Culture and Cognition*, Cambridge, Mass.
- DUNBAR, R. (2016): *Human Evolution*, New York.

- DUNBAR, R. (2009): The Social Brain Hypothesis and its Implications for Social Evolution, *Annals of Human Biology* 36 (5), 562-572.
- FLORIO, M.; ALBERT, M.; TAVERNA, E.; NAMBA, T.; BRANDL, H.; LEWITUS, E.; HAFFNER, C.; SYKES, A.; WONG, F.K.; PETERS, J.; GUHR, E.; KLEMROTH, S.; PRÜFER, K.; KELSO, J.; NAUMANN, R.; NÜSSLEIN, I.; DAHL, A.; LACHMANN, R.; PÄÄBO, S.; HUTTNER, W.B. (2015): Human specific gene ARHGAP11B promotes basal progenitor amplification and neocortex expansion, *Science* 347, DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaa1975>
- GOULD, S.J.; VRBA, E.S. (1982): Exaptation—a missing term in the science of form, *Paleobiology* 8 (1), 4-15
- GUNZ, P.; NEUBAUER, S.; FALK, D.; TAFFOREAU, P.; LE CABEC, A.; SMITH, T.N.; KIMBEL, W.H.; SPOOR, F.; ALEMSEGED, Z. (2020): *Australopithecus afarensis* endocasts suggest an ape-like brain organization and prolonged brain growth, *Science advances* 6 (14), eaaz4729-eaaz4729, DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz4729>
- GUNZ P.; NEUBAUER S.; MAUREILLE B.; HUBLIN J.J. (2010): Brain development after birth differs between Neanderthals and modern humans, *Current Biology* 20, R921-R922, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.10.018>
- HAIDLE, M.N.; BOLUS, M.; COLLARD, M.; CONARD, N.J.; GAROFOLI, D.; LOMBARD, M.; NOWELL, A.; TENNIE, C.; AND WHITEN, A. (2011): The Nature of Culture: an eight-grade model for the evolution and expansion of cultural capacities in hominins and other animals, *Journal of Anthropological Sciences* 93, 43-70, DOI: <https://doi.org/10.4436/jass.93011>
- HAIDLE, M.N. (2010): Working-Memory Capacity and the Evolution of Modern Cognitive Potential: Implications from Animal and Early Tool Use, *Current Anthropology* 51, S149-S166, DOI: <https://doi.org/10.1086/650295>
- HARE, B. (2017): Survival of the friendliest: Homo sapiens evolved via selection for prosociality, *Annu. Rev. Psychol.* 68, 155-186; DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-010416-044201>
- HARE, B.; WOBBER, V.; WRANGHAM, R. (2012): The self-domestication hypothesis: evolution of bonobo psychology is due to selection against aggression, *Animal Behaviour* 83, 573-585, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.12.007>
- HEYES, C. (2017): When does social learning become cultural learning?, *Developmental Science* 20, e12350, DOI: <https://doi.org/10.1111/desc.12350>
- HOLLOWAY, R. (2016): The Evolution of the Hominid Brain, *Handbook of Paleoanthropology* (W. Henke, I. Tattersall, eds.), 1961-1987, DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-39979-4_81
- HUBLIN, J.J.; CHANGEUX, J.P. (2022): Paleoanthropology of cognition: an overview on Hominins brain evolution, *Comptes Rendus Biologies* 345, 2, 57-75, DOI: <https://doi.org/10.5802/crbiol.92>
- HUBLIN, J.J.; NEUBAUER, S.; GUNZ, P. (2015): Brain ontogeny and life history in Pleistocene hominins, *Phil. Trans. R. Soc. B.* 370, 20140062, DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2014.0062>
- ITO, M. (2008): Control of mental activities by internal models in the cerebellum, *Nature Reviews Neuroscience* 9, 304-313
- KACZANOWSKA, J.; GANGLBERGER, F.; CHERNOMOR, O.; KARGL, D.; GALIK, B.; HESS, A.; MOODLEY, Y.; VON HAESELER, A.; BUHLER, K.; HAUBENSAK, W. (2022): Molecular archaeology of human cognitive traits, *Cell Reports* 40, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2022.111287>
- KAPLAN, H.; HILL, K.; LANCASTER, J.; HURTADO, A.M. (2000): A Theory of Human Life History Evolution: Diet, Intelligence, and Longevity, *Evolutionary Anthropology*, 9(4), 156-185, DOI: [https://doi.org/10.1002/1520-6505\(2000\)9:4<156::AID-EVAN5>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/1520-6505(2000)9:4<156::AID-EVAN5>3.0.CO;2-7)
- KOCHIYAMA, T.; OGIHARA, N.; TANABE, H.C.; KONDO, K.; AMANO, H.; HASEGAWA, K.; SUZUKI, H.; PONCE DE LEÓN, M.S.; ZOLLIKOFER, C. P.E.; BASTIR, M.; STRINGER, C.; SADATO, N.; AKAZAWA, T. (2018): Reconstructing the Neanderthal brain using computational anatomy, *Scientific Reports* 8, 6296, 1-9, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24331-0>
- LALAND, K.N.; ODLING-SMEE, J.; MYLES, S. (2010): How culture shaped the human genome: bringing genetics and the social sciences together, *Nature Reviews Genetics* 11, 137-148, DOI: <https://doi.org/10.1038/nrg2734>
- LALUEZA-FOX, C. (2014): Desvelando el más íntimo código: los estudios paleogenéticos, *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias)* (Rasilla Vives, M. de la; Rosas González, A.; Cañaveras Jiménez, J.C.; Lalueza-Fox, C., eds.). *Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*, Oviedo, 117-135
- LALUEZA-FOX, C.; ROSAS, A.; ESTALRRICH, A.; GIGLI, E.; CAMPOS, P.F.; GARCÍA-TABERNERO, A.; GARCÍA-VARGAS, S.; SÁNCHEZ-QUINTO, F.; RAMÍREZ, Ó.; CIVIT, S.; BASTIR, M.; HUGUET, R.; SANTAMARÍA, D.; GILBERT, M.T.P.; WILLERSLEV, E.; RASILLA, M. DE LA (2011): Genetic evidence for patrilocal mating behavior among Neandertal groups, *PNAS* 108, 1, 250-253, DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1011553108
- LIEBERMAN, D.E. (2008): Speculations About the Selective Basis For Modern Human Craniofacial Form, *Evolutionary Anthropology* 17: 55-68
- LIEBERMAN, D.E.; MCBRATNEY, B.M.; KROVITZ, G. (2002): The evolution and development of cranial form in Homo sapiens, *PNAS* 99, 3, 1134-1139, DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.022440799
- LOMBARD, M.; GÄRDENFORS, P. (2017): Tracking the evolution of causal cognition in humans, *Journal of Anthropological Sciences*, 95, 219-234, DOI: <https://doi.org/10.4436/jass.95006>
- LORENZ, K. (1977): *Evolución y Modificación de la Conducta*, México

- LOVEJOY, C.O. (1981): The Origin of Man, *Science, New Series*, 211, 4480, 341-350.
- MACLARNON, A.; HEWITT, G. (2004): Increased breathing control: another factor in the evolution of human language, *Evolutionary Anthropology* 13, 181-197, DOI: <https://doi.org/10.1002/evan.20032>
- MARTÍN-LOECHES, M.; CASADO, P.; SEL, A. (2008): La evolución del cerebro en el género Homo: la neurobiología que nos hace diferentes, *Rev. Neurol.* 46 (12), 731-741.
- MCBREARTY, S.; BROOKS, A. (2001): The Revolution that wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior, *Journal of Human Evolution* 39, 453-563, DOI: <https://doi.org/10.1006/jhev.2000.0435>
- MILLER, D.J.; DUKA, T.; STIMPSON, C.D.; SCHAPIRO, S.J.; BAZE, W.B.; MACARTHUR, M.J.; FOBBS, A.J.; SOUSA, A.M.M.; SESTAN, N.; WILDMAN, D.E.; LIPOVICH, L.; KUZAWA, C.W.; HOF, P.R.; SHERWOOD, C.C. (2012): Prolonged myelination in human neocortical evolution, *PNAS* 109, 41, 16480-16485, DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1117943109
- MITHEN, S. (1998): *Arqueología de la Mente*, Barcelona.
- NEUBAUER, S.; HUBLIN, J.J.; GUNZ, P. (2018): The evolution of modern human brain shape, *Science Advances* 4, eaao5961, DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.aao5961>
- NEUBAUER S.; GUNZ P.; HUBLIN J.J. (2010): Endocranial shape changes during growth in chimpanzees and humans: a morphometric analysis of unique and shared aspects. *J. Hum. Evol.* 59, 555-566. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jhev.2010.06.011>
- OTERO, T.M.; BARKER, L.A. (2014): The Frontal Lobes and Executive Functioning, *Handbook of Executive Functioning* (Goldstein, S., Naglieri, J., eds), New York, 29-44, DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4614-8106-5_3
- PASCUAL-LEONE, A.; AMEDI, A.; FREGNI, F.; MERABET, L.B. (2005): The Plastic Human Brain Cortex, *Annu. Rev. Neurosci.* 28, 377-401, DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.27.070203.144216>
- PONCE DE LEÓN, M.S.; BIENVENU, T.; MAROM, A.; ENGEL, S.; TAFFOREAU, P.; ALATORRE WARREN, J.L.; LORKIPANIDZE, D.; KURNIAWAN, I.; BAYU MURTI, D.; ADI SURIYANTO, R.; KOESBARDIATI, T.; ZOLLIKOFER, C.P. E. (2021): The primitive brain of early Homo, *Science* 372, 165-171, DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaz0032>
- PONCE DE LEÓN, M.S.; BIENVENU, T.; AKAZAWA, T.; ZOLLIKOFER, C.P.E. (2016): Brain development is similar in neanderthals and modern humans, *Current Biology* 26, R641-R666, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.06.022>
- PONCE DE LEÓN, M.S.; GOLOVANOVA, L.; DORONICHEV, V.; ROMANOVA, G.; AKAZAWA, T.; KONDO, O.; ISHIDA, H.; ZOLLIKOFER, C.P.E. (2008): Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolutions of human life history, *PNAS* 105, 37, 13764-13768, DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.080391710
- PONCE DE LEÓN, M.S.; ZOLLIKOFER, C.P.E. (2001): Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity, *Nature* 412, 534-538
- QUAM, R.; MARTÍNEZ, I.; ROSA, M.; BONMATÍ, A.; LORENZO, C.; DE RUITER, D.J.; MOGGI-CECCHI, J.; CONDE VALVERDE, M.; JARABO, P.; MENTER, C.G.; THACKERAY, J.F.; ARSUAGA, J.L. (2015): Early hominin auditory capacities, *Science Advances*, 1, 8, DOI: <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500355>
- RAMÍREZ ROZZI, F.V.; BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. (2004): Surprisingly rapid growth in Neanderthals, *Nature* 428, 6986, 936-939
- RENFREW, C. (2008): Neuroscience, Evolution and the Sapient Paradox: The Factuality of Value and the Sacred, *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363, 2041-2047
- RIVERA, Á.; MENÉNDEZ, M. (2012): Las conductas simbólicas en el Paleolítico. Un intento de comprensión y análisis desde el estructuralismo funcional, *Espacio, Tiempo y Forma. Serie I, Nueva época. Prehistoria y Arqueología* 4, 11-42
- RIVERA, Á. (2009): La conducta moderna en el Paleolítico Superior Inicial, *Espacio, Tiempo y Forma. Serie I, Nueva época. Prehistoria y Arqueología*, 2, 75-92
- RIVERA, Á. (2002): *Arqueología Cognitiva. Elaboración sobre un modelo psicobiológico sobre el origen y desarrollo de la conducta simbólica humana. Su aplicación en la transición del Paleolítico medio al Paleolítico Superior*, [Tesis], <https://portalcientifico.uned.es/documentos/5f63fc7b29995274fc8e7433>
- ROSAS GONZÁLEZ, A. (2019): *Los fósiles de nuestra evolución. Un viaje por los yacimientos paleontológicos que explican nuestro pasado como especie*, Barcelona.
- ROSAS, A.; ESTALRRICH, A.; GARCÍA-VARGAS, S.; GARCÍA-TABERNERO, A.; BASTIR, M.; HUGUET, R.; PEÑAMELIÁN, Á. (2014): Los fósiles neandertales de la cueva de El Sidrón, *La cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias)* (Rasilla Vives, M. de la; Rosas González, A.; Cañaveras Jiménez, J.C.; Lalueza-Fox, C., eds.). *Investigación interdisciplinar de un grupo neandertal*, Oviedo, 81-116
- ROSAS, A.; ESTALRRICH, A.; LIVERSIDGE, H.; GARCÍA TABERNERO, A.; HUGUET, R.; CARDOSO, H.; BASTIR, M.; LALUEZA-FOX, C.; DE LA RASILLA, M.; DEAN, C. (2017): The growth pattern of Neandertals, reconstructed from a juvenile skeleton from El Sidrón (Spain)", *Science* 357, 1282-1287, DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aan6463>
- SEMENDEFERI, K.; ARMSTRONG, E.; SCHLEICHER, A.; ZILLES, K.; VAN HOESEN G.W. (2001): Prefrontal Cortex in Humans and Apes: A Comparative Study of Area 10, *American Journal of Physical Anthropology* 114, 224-241
- SEMENDEFERI, K.; LU, A.; DAMASIO, H. (2002): Humans and great apes share a large frontal cortex, *Nature Neuroscience* 5, 3, DOI: <https://doi.org/10.1038/nn814>

- SOWELL, E.R.; THOMPSON, P.M.; HOLMES, C.J.; JERNIGAN; T.L.; TOGA, A.W. (1999): In vivo evidence for post-adolescent brain maturation in frontal and striatal regions, *Nature neuroscience* 2, 10, 859-861
- SUZUKI, I.K.; GACQUER, D.; VAN HEURCK, R.; POLLEUX, F.; DETOURS, V.; VANDERHAEGHEN, P. (2018): Human Specific NOTCH2NL Genes Expand Cortical Neurogenesis Through Delta/Notch Regulation, *Cell* 173, 1370-1384, DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2018.03.067>
- STOUT, D.; CHAMINADE, T. (2012): Stone tools, language and the brain in human evolution, *Phil.Trans. R. Soc. B*, 367, 75–87 DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0099>
- STUART-FOX, M. (2015): The origins of causal cognition in early hominins, *Biology & Philosophy* 30, 247-266, DOI: <https://doi.org/10.1007/s10539-014-9462-y>
- TATTERSALL, I.; SCHWARTZ, J.H. (2008): The Morphological Distinctiveness of Homo sapiens and Its Recognition in the Fossil Record: Clarifying the Problem, *Evolutionary Anthropology* 17, 49-54.
- TIRAPU-USTÁRROZ J.; LUNA-LARIO P.; IGLESIAS-FERNÁNDEZ M.D.; HERNÁEZ GOÑI P. (2011): Contribución del cerebelo a los procesos cognitivos: avances actuales, *Rev Neurol* 53, 301-15, DOI: <https://doi.org/10.33588/rn.5305.2010747>
- TRINKAUS, E. (2005): Early Modern Humans, *Annual Review of Anthropology*, 34, 207-230, DOI: <https://www.jstor.org/stable/25064883>
- TRINKAUS, E. (2006): Modern Human versus Neandertal Evolutionary Distinctiveness, *Current Anthropology*, 47 (4), 597-620, DOI: <https://www.jstor.org/stable/10.1086/504165>
- WEAVER, T.D. (2009): The meaning of Neandertal skeletal morphology, *PNAS* 106, 38, 16028-16033, DOI: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0903864106
- WILKINS, A.S.; WRANGHAM, R.W.; FITCH, W.T. (2014): The “domestication syndrome” in mammals: A unified explanation based on Neural Crest cell behavior and genetics, *Genetics*, 197, 795-808
- WYNN, T.; COOLIDGE, F.L. (2011): The implications of the Working Memory Model for the Evolution of Modern Cognition, *International Journal of Evolutionary Biology*, ID741357, DOI: <https://doi.org/10.4061/2011/741357>
- WYNN, T.; COOLIDGE, F.L. (2016): Archaeological Insights into Hominin Cognitive Evolution, *Evolutionary Anthropology*, 25, 200-213, DOI: <https://doi.org/10.1002/evan.21496>
- YOUNG, N.A.; COLLINS, C.E.; AND KAAS, J.H. (2013): Cell and neuron densities in the primary motor cortex of primates, *Frontiers in Neural Circuits* 7, 30, 1-11, DOI: <https://doi.org/10.3389/fncir.2013.00030>
- ZILHÃO, J. (2006): Neandertals and Moders Mixed, and it matters, *Evolutionary Anthropology* 15, 183-195, DOI: <https://doi.org/10.1002/evan.20110>
- ZWIR, I.; DEL-VAL, C.; HINTSANEN, M.; CLONINGER, K.M.; ROMERO-ZALIZ, R.; MESA, A.; ARNEDO, J.; SALAS, R.; POBLETE, G.F.; RAITOHARJU, E.; RAITAKARI, O.; KELTIKANGAS-JÄRVINEN, L.; ERAUSQUIN, G.A.; TATTERSALL, I.; LEHTIMÄKI, T.; CLONINGER, C.R. (2022): Evolution of genetic networks for human creativity, *Molecular Psychiatry* 27, 354-376, DOI: <https://doi.org/10.1038/s41380-021-01097-y>

