

## BIOLOGÍA MOLECULAR, GENÉTICA DE POBLACIONES Y DIVERSIDAD LINGÜÍSTICA

ANTONIO BENÍTEZ BURRACO  
*Universidad de Sevilla*

**RESUMEN.** *En este trabajo se analiza la relación existente entre parentesco genético y lingüístico en las poblaciones humanas modernas. Se discute la importancia que en este tipo de análisis tiene la aplicación de las más recientes técnicas de biología molecular, estableciéndose, asimismo, en qué medida coinciden los resultados de filiación genética, obtenidos mediante aquellas herramientas, y lingüística, según se desprende de los análisis sincrónicos y diacrónicos de las lenguas. La conclusión fundamental es que, si bien durante la expansión (pre)neolítica el factor demográfico fue el motor principal de la diversificación lingüística, a partir de una protolengua desconocida de origen africano, una vez ocupado el planeta, la evolución genética y el cambio lingüístico comenzaron a obedecer a causas diferentes (geográficas en un caso, culturales en otro), de ahí que actualmente los patrimonios lingüístico y genético no sean en general coincidentes, ni tampoco la historia lingüística sea un reflejo de la genética (y viceversa).*

**PALABRAS CLAVE.** *Evolución humana, cambio lingüístico, biología molecular*

**ABSTRACT.** *In this paper we analyze the relationships between genetic and linguistic heritage in modern human populations. A detailed discussion concerning the importance of advanced molecular biology techniques in such analysis will be performed, in order to clarify the coincidences between genetic and linguistic cognation. We conclude that, although the (pre) Neolithic human expansion was accomplished by a concomitant linguistic diversification (from an unknown African protolanguage), when the human beings fully occupied the planet both genetic evolution and linguistic change began to respond to different causes (geographical and cultural, respectively). Because of that, nowadays neither genetic and linguistic backgrounds are coincident in human groups, nor linguistic history reflects genetic history (and vice versa).*

**KEYWORDS.** *Human evolution, linguistic change, molecular biology*

## 1. INTRODUCCIÓN

### 1.1. *Neurofisiología y biología molecular del lenguaje*

Se cree que existen unos treinta mil genes involucrados en el correcto desarrollo y la adecuada organización del cerebro y del sistema nervioso, lo que supone una gran parte del genoma humano. Durante la embriogénesis las células de la glía son las encargadas de dirigir la migración de las neuronas corticales desde las paredes de los ventrículos de los hemisferios cerebrales y de asegurar su correcta disposición en el córtex cerebral; el patrón general de interconexiones entre estas neuronas viene determinado por la dirección que sigue el crecimiento de sus axones, que se regula mediante la secreción diferencial de factores de crecimiento sintetizados en las zonas circundantes, y gracias también a la síntesis de moléculas señal situadas sobre la superficie de las células gliales; por último, las conexiones sinápticas definitivas se establecen mediante el reconocimiento de proteínas específicas expuestas en la superficie de las membranas de los axones y las dendritas. Conforme el cerebro entra en funcionamiento, algunas de estas conexiones iniciales se pierden si no son utilizadas, mientras que otras se refuerzan si son empleadas de forma reiterada. El moderno sistema nervioso complejo que caracteriza al ser humano apareció en el Cámbrico como consecuencia de la adopción de un sistema de construcción modular de este tipo, sustentado en la expresión e interregulación de un enorme conjunto de circuitos génicos dispuestos pleiotrópicamente; por esta razón, desde el punto de vista del procesamiento de información compleja, las analogías entre el cerebro y los procesadores informáticos no son adecuadas (Miklos 1993).

Pinker (2001: 350-352) propone que, en consonancia con este modelo general de desarrollo cerebral, en el momento del nacimiento todas las conexiones posibles entre las neuronas que constituyen los centros del lenguaje están potencialmente disponibles, lo que equivale a decir que nacemos con una capacidad para el lenguaje instintiva que nos dota de una gramática universal, una herramienta que, según los postulados de la escuela generativa, nos lleva a clasificar palabras en categorías gramaticales y a organizarlas en sintagmas de acuerdo con el sistema x-barra; aprender una lengua determinada consiste tan sólo en reforzar ciertas sinapsis y en debilitar otras. Consecuentemente, Pinker defiende la existencia de unos “genes de la gramática”. Como es bien sabido, la información genética reside en el núcleo celular en forma de largos mensajes constituidos por secuencias donde alternan sucesivamente cuatro bases nitrogenadas diferentes (adenina [A], timina [T], citosina [C] y guanina [G]), que se disponen estructuralmente sobre un esqueleto formado por fosfato y ribosa para conformar la molécula de ADN. La secuencia de bases nitrogenadas del ADN no es aleatoria, sino que su capacidad informativa reside precisamente en el hecho de que se suceden siguiendo un determinado código, que hace corresponder a cada tres bases consecutivas un aminoácido, el sillar básico que constituye las proteínas. De esta manera, la maquinaria celular es capaz de leer ciertas secuencias de bases del ADN que son informativas (los genes), para extraer de ellas las instrucciones necesarias para la síntesis de las proteínas, estructurales y fun-

cionales, implicadas en todos los procesos fisiológicos que tienen lugar en un ser vivo. Llegados a este punto, la definición que sugiere Pinker de los “genes de la gramática” sería la de “secuencias de ADN que codifican proteínas o desencadenan la transcripción de otras proteínas, en determinados momentos y lugares del cerebro, que guían, fijan o atraen neuronas hacia aquellos circuitos que, una vez producido el ajuste sináptico que tiene lugar con el aprendizaje, intervienen en la solución de problemas gramaticales” (Pinker 2001: 352-353).

La clonación de los genes del lenguaje ha partido necesariamente de la identificación de patologías en las que el lenguaje se ve afectado (Brzustowicz 1996), como las englobadas bajo el acrónimo SLI (trastorno específico del lenguaje) (Bishop *et al.* 1995). Aunque se está comenzando apenas a caracterizar molecular y funcionalmente los genes involucrados en dichos trastornos del lenguaje y, por extensión, en la organización de los centros lingüísticos cerebrales (Brzustowicz 1998), parece que, efectivamente, los genes identificados hasta el momento codifican proteínas que participan en la modulación del desarrollo neuronal y de la arquitectura del córtex cerebral. Por esta razón encontramos entre ellos muchos cuyos productos son reguladores transcripcionales (el caso más reciente (Lai *et al.* 2001) es el de *FOXP2*), pudiendo tratarse, bien de represores de la expresión génica, como *MECP2* (Wan *et al.* 2001) o bien de activadores, como *FMRI* (Yu *et al.* 1991; Ashley *et al.* 1993); otros son moduladores de la actividad enzimática, como *UBE3A* (Lalande *et al.* 1999) o dispositivos de respuesta a neurotransmisores, como *GABRB3* (Lalande *et al.* 1999). Existen, desde luego, otros muchos genes cuya función exacta todavía desconocemos, aunque será cuestión tan sólo de tiempo poder determinar su papel en el esquema general de desarrollo de las estructuras neurológicas que sostienen el lenguaje humano. Lo cierto es que los datos moleculares parecen confirmar las recientes teorías de adquisición y procesamiento del lenguaje, en particular algunas que, como las de Pinker o las de Sykes (1999: 93-117), sostienen la existencia de un condicionamiento genético de la capacidad lingüística del ser humano. La secuenciación completa del genoma humano (Venter *et al.* 2001) permitirá abordar de forma sistemática la búsqueda y la identificación de los genes del lenguaje

## 1.2. Lenguaje y lenguas

Las lenguas no son, por tanto, sino manifestaciones multiformes de aquella gramática universal y la variación lingüística no es sino el resultado de la actuación de unos parámetros, específicos de cada lengua, sobre los principios invariables e innatos de la gramática universal. La existencia de los universales lingüísticos (es decir, rasgos comunes a todas las lenguas, de carácter implicativo y que aparecen en todos los aspectos del lenguaje) y la posibilidad de llevar a cabo un análisis de los mismos demuestran que el lenguaje y la estructura de las lenguas no varía libremente, sino que lo hace condicionada por la propia estructura del cerebro (Deacon 1997; Liberman y Whalen 2000; Nowak y Komarova 2001; Dogil *et al.* 2002), estando, en definitiva, sujeta al diseño preestable-

cido de los módulos gramaticales y de sus reglas fundamentales de organización y combinación, tal y como se ha venido discutiendo anteriormente.

### 1.3. *Cambio genético* y cambio lingüístico

Como cualquier otro carácter codificado genéticamente, los distintos elementos que constituyen el lenguaje humano están sometidos a una presión selectiva que impulsa su permanente evolución y transformación, con el objeto de conferir al individuo una mayor capacidad adaptativa (Stumpf 2001). Por lo que se refiere a la gramática universal, al ser innata, no sólo está sujeta a los procesos de la herencia, sino que también debería variar por efecto de las mutaciones, que son la causa fundamental del cambio genético.

Pero, ¿qué ocurre con las lenguas? Las lenguas deben ser aprendidas (es decir, pueden considerarse sólo parcialmente instintivas) ¿En qué medida y de qué manera actúa la selección natural sobre un fenómeno parcialmente cultural? El que sea necesario aprender ciertas partes de una lengua tiene sus ventajas, ya que permite que se enriquezca más fácilmente y con mayor rapidez, facilitando el que los miembros de una comunidad lingüística sintonicen entre sí los posibles desajustes que puedan producirse entre las maneras personales de utilizar el código de comunicación que supone la lengua. Pero aquel reajuste es también, por sí mismo, una fuente permanente de *cambio lingüístico*, que se acentúa por los continuos ejercicios de reanálisis por parte del oyente de los mensajes emitidos por el emisor (cuando las modificaciones que el oyente cree percibir se reinterpretan como resultado de reglas diferentes a las utilizadas por el emisor, pueden generarse nuevas reglas gramaticales, que constituyen un motor adicional de variación de la lengua) y por los fenómenos de aislamiento de partes de las comunidades lingüísticas, que, con la separación, no pueden incorporar las innovaciones adoptadas por el resto de los hablantes de la lengua (Pinker 2001: 265-274).

En definitiva, ¿cambio genético o cambio cultural? ¿O ambos? (Aoki 2001) ¿Existe, por tanto, una correlación entre identidad genética y lingüística? ¿Cambian las lenguas a medida que lo hace la población que las emplea? ¿Es posible rastrear la historia evolutiva del hombre moderno a partir de su historia lingüística, o viceversa? ¿O, por el contrario, la lengua es una simple herramienta cultural susceptible de ser intercambiada entre diversos grupos humanos en función de sus necesidades comunicativas, independientemente de su filiación genética?

## 2. DETERMINACIÓN DE LA HISTORIA GENÉTICA Y LINGÜÍSTICA MEDIANTE LA *BIOLOGÍA MOLECULAR*

### 2.1. *Tasa de mutación y dinámica de poblaciones*

Las modernas técnicas de *biología molecular* han resultado extremadamente útiles para la caracterización genética de los grupos humanos y el esclarecimiento de su reciente historia evolutiva (Cavalli-Sforza *et al.* 1993; De Stefano 2000). La información con-

tenida en los genes no se transmite inalterada de padres a hijos, ya que la maquinaria celular de replicación del ADN no es infalible, de manera que, con una determinada frecuencia, origina ciertas sustituciones o mutaciones en las bases del ADN (cuya tasa se incrementa además, de forma natural, por la exposición a agentes mutagénicos ambientales), que son heredadas por la siguiente generación. No obstante, y habida cuenta que gran parte del ADN es irrelevante desde el punto de vista informativo, muchas de estas mutaciones son silenciosas, no afectando a genes funcionales, por lo que los individuos que las portan no son eliminados de las poblaciones por selección natural. Dado que, en principio, y en ausencia de fenómenos recombinatorios, la tasa de mutación es constante con el tiempo, cuanto mayor es la diferencia entre las secuencias de dos individuos, mayor es el tiempo en que se separaron sus linajes. Sin embargo, es preciso tener en cuenta que el estudio de la historia evolutiva de los grupos humanos a partir de análisis de este tipo supone necesariamente una aproximación imperfecta al fenómeno real, desde el momento en que siempre se contemplan determinadas restricciones y simplificaciones en el análisis: las mutaciones son neutras, no existe recombinación, el tamaño de la población es constante, las sucesivas generaciones son discretas y no solapantes y el apareamiento dentro de la población se produce al azar (Emerson *et al.* 2001). En un intento por eliminar alguna o algunas de estas restricciones, se han desarrollado nuevos métodos estadísticos de análisis de secuencias, que se apoyan fundamentalmente en la teoría de la coalescencia (Kingman 1982), y que permiten inferir una historia demográfica más exacta de los subgrupos humanos a partir de la estructura de sus árboles filogenéticos, determinando parámetros de gran interés, como las tasas de crecimiento o de disminución de los efectivos poblacionales o la tasa de migración (Emerson *et al.* 2001).

## 2.2. Estrategias preferidas de análisis molecular en la genética de poblaciones

*ADN mitocondrial.* Todos los modernos estudios sobre genética de poblaciones basados en técnicas de *biología molecular* analizan las secuencias de zonas especialmente variables (y poco relevantes) del genoma humano, como por ejemplo, algunas regiones del ADN mitocondrial<sup>1</sup>. La idoneidad del ADN mitocondrial se basa en su alto número de copia, en que aparentemente no sufre procesos de recombinación, en su elevada tasa de sustitución (el número de cambios acumulados con el tiempo es lo suficientemente grande como para ser ampliamente discriminativo en períodos temporales reducidos) y en que se hereda matrilinealmente (Ingman *et al.* 2000). El análisis del ADN mitocondrial ha permitido caracterizar todas las poblaciones humanas y agruparlas en un pequeño número de haplogrupos mitocondriales diferentes (Bert *et al.* 2001; Kaestle y Smith 2001). En general, estos estudios se centran en la determinación del polimorfismo de los fragmentos de restricción del ADN mitocondrial (es decir, el patrón de corte del ADN cuando se emplean endonucleasas de restricción que lo escinden específicamente) de zonas especialmente mudables, como la región hipervariable I (Saillard *et al.* 2000; Nasidze y Stoneking 2001); en otros casos se ha optado directamente por una comparación de las secuencias completas (Ingman *et al.* 2000). El análisis mediante los métodos

estadísticos basados en la teoría de la coalescencia de la distribución geográfica de los haplotipos mitocondriales permite reconstruir con mayor exactitud la historia y la estructura de las poblaciones humanas (Templeton 1998) y comprobar cualesquiera hipótesis relacionada con los flujos génicos dentro de una población dada, como la deriva génica por aislamiento de los grupos humanos, la dispersión de sus genes a larga distancia, su fragmentación remota o la expansión de dichas poblaciones (Posada *et al.* 2000).

*El cromosoma Y.* No obstante, dado que el ADN mitocondrial se hereda por vía materna, sólo refleja la historia evolutiva del sexo femenino, que a menudo difiere (por motivos demográficos, culturales ¿y lingüísticos?) de la del sexo masculino (Hammer *et al.* 1998). Por ello, en contrapartida, resulta conveniente estudiar también el patrón de mutación y cambio genético del cromosoma Y, que se hereda patrilinealmente, analizando igualmente los polimorfismos de zonas hipervariables del mismo no sujetas a recombinación (Underhill *et al.* 2001). Habitualmente se eligen los segmentos de ADN que participan en la construcción de los microsatélites del cromosoma (Tarazona-Santos *et al.* 2001; Zerjal *et al.* 2001), pero también otras regiones polimórficas reconocidas (Kayser *et al.* 2000); al igual que ocurre en el caso del ADN mitocondrial, estos polimorfismos permiten definir diferentes haplotipos y clasificar a los seres humanos en distintos haplogrupos (Rosser *et al.* 2000; Underhill *et al.* 2001).

*Otros marcadores.* Por otro lado, para evitar el sesgo que puede suponer la utilización de marcadores contenidos en los cromosomas sexuales, a menudo se analizan fragmentos polimórficos contenidos en los cromosomas autosómicos, como pueden ser las inserciones Alu<sup>2</sup> (Nasidze *et al.* 2001) o los microsatélites cromosómicos (Polanski *et al.* 1998). En un futuro próximo se incorporarán también a los análisis las secuencias de los transposones<sup>3</sup>, de los elementos nucleares intercalados (SINEs y LINEs<sup>4</sup>), así como datos procedentes de estudios sobre polimorfismos de nucleótidos simples (Emerson *et al.* 2001).

También se han empleado en numerosas ocasiones secuencias de ADN codificante, como las de los genes responsables de los grupos sanguíneos humanos (Chaabani *et al.* 2000) o las de los antígenos de histocompatibilidad (Monsalve *et al.* 1999; Ohashi *et al.* 2000), e, incluso, secuencias de virus que llevan largo tiempo conviviendo con el hombre (Ding *et al.* 2000). No obstante, es preciso tener cautela en la inferencia de conclusiones acerca de la historia evolutiva de los grupos humanos cuando se analizan datos procedentes de genes nucleares sometidos a selección natural, que escapan a las restricciones generales de este tipo de análisis, dado que las mutaciones ya no son neutras. Diferentes simulaciones llevadas a cabo parecen indicar que los resultados varían con respecto a los obtenidos en ausencia de presión selectiva (Marjoram y Donnelly 1994).

*Análisis multivariantes.* Finalmente, es importante reseñar que la utilización de *loci* (lugares físicos del cromosoma) únicos distorsiona a menudo la representatividad estadística de estos estudios, por lo que puede resultar preferible realizar un análisis más completo, que incluya fragmentos polimórficos nucleares y mitocondriales (Di Benedetto *et al.* 2001). Así, por ejemplo, tanto el análisis del ADN mitocondrial, como las evidencias lingüísticas, indican que la población maorí surgió tras una expansión rápida y homogénea de una población austronésica ancestral procedente de Asia sudoriental, que coloni-

zó Nueva Zelanda; sin embargo, el análisis de los haplotipos binarios del cromosoma Y sugiere la existencia de contactos genéticos con poblaciones de Nueva Guinea (Underhill *et al.* 2001). Actualmente se admite que la filiación lingüística de las poblaciones polinesias no refleja adecuadamente el proceso colonizador llevado a cabo por sus antepasados, que debió producirse de forma más lenta a como se creía hasta ahora y tras un prolongado intercambio genético con los grupos melanesios novoguineanos, que fue capaz de superar las barreras idiomáticas y que no quedó reflejado posteriormente ni en el patrimonio lingüístico de los colonizadores (Kayser *et al.* 2000) ni en el de los aborígenes con los que se relacionaron (Ohashi *et al.* 2000).

### 3. LA RELACIÓN ENTRE LA ESTRUCTURA GENÉTICA DE LAS POBLACIONES Y SU HISTORIA LINGÜÍSTICA

#### 3.1. *El origen del hombre y del lenguaje*

Según Ingman *et al.* (2000), aunque el homínido antecesor del ser humano, el *Homo erectus*, abandonó África hace unos dos millones de años, el *Homo sapiens* moderno se originó en este continente hace únicamente entre 100.000 y 200.000 años, reemplazando a las formas homínidas arcaicas sin que se produjera entre ellas ningún intercambio genético apreciable. El *H. sapiens* siguió evolucionando en África de forma pausada (lo que se pone de manifiesto por las profundas ramas presentes en su árbol filogenético), hasta que hace entre 35.000 y 40.000 años unos 10.000 individuos reproductores abandonaron el continente y se dispersaron por el resto del mundo, extinguiendo de nuevo a las formas de homínidos primitivos derivados del *Homo erectus* que encontraron y sin que se produjese tampoco esta vez ningún intercambio genético significativo, como ocurrió, por ejemplo, con el *H. neanderthalensis* (Krings *et al.* 1997). A partir de esta población emigrada aparecieron todas las ramas no africanas humanas en un proceso relativamente rápido (que filogenéticamente se manifiesta por el perfil estrellado que adopta nuestro árbol evolutivo). El ancestro común para todos los grupos humanos, africanos y no africanos, vivió hace entre 220.000 y 120.000 años.

¿Qué ocurrió con el lenguaje a lo largo de estos procesos de diferenciación genética? Se han propuesto diversas teorías que tratan de explicar el origen del lenguaje en el ser humano. Para algunos autores los centros cerebrales involucrados en el lenguaje surgieron de una readaptación de estructuras cerebrales previamente evolucionadas para satisfacer otros objetivos bien distintos, fundamentalmente a partir de las áreas motoras implicadas en la manipulación de los objetos (Lieberman 1991: 4; Wilkins and Wakefield 1995). El rechazo crítico del papel de la readaptación en el desarrollo del lenguaje (Botha 2002) ha llevado a considerar como más plausibles otras propuestas alternativas, que consideran al lenguaje como un carácter plenamente adaptativo (y no readaptativo). Así, Nowak *et al.*, por ejemplo, han estudiado, desde el punto de vista de la teoría evolutiva de juegos, cómo se habría producido el paso desde un sistema de comunicación

icónico hasta un lenguaje simbólico como el humano, así como la evolución ulterior de los diferentes aspectos de un lenguaje de esta naturaleza, incluyendo la transición desde un sistema de comunicación no sintáctico a otro sintáctico (2000) y la aparición de una gramática universal (2001), que simplificaría el proceso de aprendizaje de la lengua, como ya constató Chomsky (1965). El motor que impulsaría en último término estas transformaciones fundamentales del lenguaje parece ser la ventaja adaptativa que supondría la capacidad de poder hacer referencia a un creciente número de hechos y de poder transmitirlos fidedignamente a otros individuos. Las categorías gramaticales y las reglas sintácticas que permitirían su combinación y la generación de estructuras de orden superior aparecerían siempre y cuando el número de eventos que deben referirse superase un valor umbral, determinado por el número de componentes del léxico (icónico), y cuando el coste de memorización de funciones gramaticales y reglas sintácticas fuese favorecido desde el punto de vista adaptativo (Nowak y Krakauer 1999). Se desconoce cuándo apareció exactamente el lenguaje humano, aunque Cavalli-Sforza *et al.* (1988) y Cervera *et al.* (1999: 203) proponen que el último paso en su desarrollo, hasta alcanzar la estructura lingüística propia del hombre moderno, debería haber sido un factor importante a la hora de explicar la rápida expansión que siguió a la aparición del *Homo sapiens* en detrimento del *Homo neanderthalensis*.

Por lo que se refiere a la historia de las lenguas, aunque se han hecho cronorreconstrucciones lingüísticas, basadas en las premisas de la glotocronología o lexicoestadística, asumiendo que, al igual que ocurre con la tasa de mutación del material genético, existe una tasa constante de *cambio lingüístico* (Swadesh 1972), lo cierto es que los lingüistas no pueden llegar tan lejos en las reconstrucciones de una hipotética lengua primigenia como hacen los genetistas con la filogenia de las poblaciones humanas. Es posible, hasta cierto punto, analizar las dinámicas de aparición, diversificación y extinción de las lenguas (Renfrew 1999), pero carecemos de evidencias “fósiles” a largo plazo, ya que los universales lingüísticos no son un registro válido del origen común de las lenguas, al no existir una correlación entre la tipología y la historia lingüísticas en ninguna familia de lenguas (Pinker 2001: 253-263).

A la vista de nuestros conocimientos actuales resulta lícito inferir que existió una protolengua, ya que la capacidad lingüística del hombre y el esquema básico de la gramática universal parecen ser innatos, según la mayoría de las tesis generativistas y de las evidencias genéticas, y habida cuenta que el ser humano tiene un origen único y no polifilético, así como que dicha protolengua acompañó a los movimientos de población anteriormente descritos, que pudieron quedar registrados en la filogenia lingüística. Sin embargo, casi todos los lingüistas creen que, en general, tras un período de tan sólo 10.000 años de *cambio lingüístico* ya no pueden quedar restos de lenguas ancestrales en sus descendientes (Pinker 2001: 283). Cavalli-Sforza *et al.* (1988) llevaron cabo una reconstrucción de la moderna *evolución humana* que incluye datos genéticos (analizando los polimorfismos de 120 alelos clásicos en 42 poblaciones de todo el mundo), arqueológicos y lingüísticos, y han concluido que las distancias genéticas entre los tres grupos humanos principales (africanos por un lado y por otro lado, un segundo grupo evolutivo



que incluiría dos subgrupos, el de caucásicos, asiáticos orientales, poblaciones árticas y amerindios y el de asiáticos sudorientales, polinesios y melanesios, novoguineanos y aborígenes australianos) se corresponden con las relaciones entre los principales superlinajes lingüísticos, de manera que la evolución genética y lingüística se habrían producido de forma paralela. Al tiempo que se van conociendo cada vez más secuencias de marcadores genéticos (clásicos y nuevos) de este tipo, las modernas técnicas de análisis estadístico están reinterpretando con mayor exactitud los datos derivados de las secuencias conocidas de muchos genes humanos, con lo que a partir de los antiguos árboles filogenéticos se están obteniendo evidencias cada vez más exactas acerca de la historia demográfica de los grupos humanos, caracterizados por una dinámica evolutiva compleja (Emerson *et al.* 2001). Así, se está produciendo concomitantemente una revisión de muchas de las hipótesis consideradas más plausibles hasta el momento sobre el origen del *H. sapiens*; existen evidencias, por ejemplo, de que el hombre moderno se originó simultáneamente en diversos lugares del continente africano (Hawks y Wolpoff 2001), lo que descartaría la idea tradicional de un origen único.

### 3.2. Las grandes migraciones culturales

Existen otras correlaciones hasta cierto punto significativas entre historia genética y lingüística. Afinidades morfológicas y de vocabulario han llevado a diversos lingüistas a postular la existencia de una macrofamilia lingüística nostrática, que agruparía a las lenguas indoeuropeas, dravidias, afro-asiáticas y altaicas (Dolgopolsky 1987; Kaiser y Shevoroshkin 1988). El análisis de distintas frecuencias alélicas ha determinado la existencia de un gradiente génico, cuyo máximo se situaría en el Próximo Oriente, y que abarcaría precisamente a los hablantes de las lenguas de las familias indoeuropea, altaica, elamo-dravidiana y, en menor medida, afro-asiática (aunque también a las poblaciones austronésicas) (Barbujani y Pilastro 1993). El que exista una correlación entre la agrupación de estas poblaciones según criterios lingüísticos y según sus frecuencias alélicas parece deberse a que un mismo fenómeno demográfico dio lugar a las variaciones lingüísticas y genéticas observadas actualmente en estos grupos, ya que si las lenguas se hubiesen difundido únicamente mediante transmisión cultural, la variación genética dentro de los grupos lingüísticos correspondientes debería ser consecuencia del distanciamiento, la existencia de barreras geográficas o la deriva génica. La difusión de la lengua estuvo asociada, por tanto, en alto grado, con movimientos de población, en consonancia con las tesis de Renfrew (1991) de que los granjeros neolíticos del Próximo Oriente propagaron junto con la agricultura un grupo muy relacionado de lenguas, las nostráticas. Desde entonces no ha existido ningún otro proceso de *cambio lingüístico* parecido asociado a un crecimiento de población y a su posterior emigración en una escala tan vasta, por lo que no han quedado evidencias claras, ni desde el punto de vista genético, ni lingüístico (Renfrew 1992: 11-68). No obstante, existen, por ejemplo, ciertos datos que apuntan al hecho de que el flujo génico preneolítico en la Península provino seguramen-

te del norte de África junto con el lenguaje y la cultura, y no del Próximo Oriente a través de Europa (Arnaiz-Villena *et al.* 1999).

En otros ámbitos histórico-geográficos probablemente se produjeron también importantes movimientos demográficos, vinculados, por ejemplo, a la colonización americana a través del estrecho de Bering (Karafet *et al.* 1999) que, presumiblemente, irían acompañados de expansiones lingüísticas concomitantes, si bien están mucho peor atestigüados. Cuando se estudia la variabilidad genética del cromosoma Y en distintas poblaciones sudamericanas, es posible concluir que el patrón de diversidad lingüística y cultural de Sudamérica es consistente con el patrón de diversidad genética (y también con la heterogeneidad ambiental del continente y los datos paleoecológicos), según el cual en la zona andina americana, donde los niveles de población son mayores y el intercambio genético también, la homogeneización del acervo genético ha sido mucho más acusada, mientras que en las regiones amazónicas, el centro de Brasil, y el área del Chaco, el flujo genético es más bajo y la diferenciación genética mayor (Tarazona-Santos *et al.* 2001). Los análisis de las frecuencias de cuatro haplogrupos de ADN mitocondrial en 14 poblaciones lingüísticamente diferentes pertenecientes a tres familias lingüísticas principales del subcontinente (andina, ecuatorial y ge-pano-caribe), indican igualmente que existe una cierta correspondencia entre las frecuencias de dichos haplogrupos, las relaciones históricas y los parentescos lingüísticos, y, en menor medida, también con aspectos geográficos (Bert *et al.* 2001).

### 3.3. *La lengua como instrumento cultural*

Al margen de estas correlaciones muy generales y vinculadas a grandes desplazamientos demográficos neolíticos, lo cierto es que la lengua suele comportarse casi siempre como un instrumento cultural que se transfiere con independencia de las características genéticas de la población que lo utiliza. Así, por ejemplo, tras las grandes migraciones que permitieron la colonización del continente americano, la estructura genética de las poblaciones de nativos norteamericanos se fue creando mediante deriva génica e intercambio genético, detectándose una clara correlación entre la distancia genética y geográfica existente entre los grupos, pero mucho menos evidente entre aquella y la filiación lingüística (Monsalve *et al.* 1999). Por ello, aunque en general puedan existir evidencias de que pequeños desplazamientos demográficos hayan dado lugar a reemplazamientos lingüísticos, como ocurrió con los modernos hablantes de númico, una lengua indígena norteamericana, cuya estructura genética es diferente a las de los primitivos habitantes de la zona a la que emigraron, a los que reemplazaron lingüística y culturalmente (Kaestle y Smith 2001), lo normal es que ocurra justo lo contrario. Así, movimientos migratorios ulteriores, a una escala relativamente pequeña, como los que permitieron la colonización de Yakutia y del Extremo Oriente ruso desde el lago Baikal y los montes Altai, no fueron acompañados de una migración cultural ni lingüística concomitante, no existiendo actualmente ninguna correlación entre la estructura genética y las características lingüísticas de las poblaciones emigrantes ni de las colonizadas (Evsiu-

kov *et al.* 2000). En otros casos lo que sucede es que la diferenciación lingüística es posterior al fenómeno migratorio que alteró la estructura genética de las poblaciones implicadas, por lo que, a pesar de la existencia de diferencias lingüísticas significativas, no existen diferencias genéticas correlativas; es lo que sucede, por ejemplo, entre los albaneses y el resto de los europeos hablantes de lenguas indoeuropeas (Belledi *et al.* 2000).

#### 3.4. Relaciones actuales entre patrimonio genético y lingüístico

Así pues, parece evidente que, en general, las relaciones genéticas de las poblaciones actuales reflejan más las relaciones geográficas existentes entre ellas que las lingüísticas, algo que está muy bien documentado en el continente europeo (Zerjal *et al.* 2001). Así, aunque la historia demográfica europea también debe explicarse parcialmente atendiendo a otros movimientos de poblaciones, como los provenientes de las orillas septentrionales del Mar Negro, la ocupación de Europa se produjo seguramente mediante dos expansiones demográficas sucesivas: la primera se originó en África hace unos 45.000 años, durante el Paleolítico Superior, mientras que la segunda se inició desde el Próximo Oriente hace tan sólo unos 10.000 años, durante el Neolítico (Troy *et al.* 2001); las evidencias en este sentido provienen de las variaciones clinales más o menos acusadas de diversos marcadores genéticos a lo largo del continente (Chikhi *et al.* 1998; Casalotti *et al.* 1999; Simoni *et al.* 2000). Estudios recientes parecen indicar además que la migración paleolítica se produjo en oleadas sucesivas y que estuvo separada de la neolítica por un período de retroceso demográfico coincidente con la última glaciación (hace unos 20.000 años); no obstante, la contribución de los inmigrantes neolíticos representa tan sólo una cuarta parte del acervo génico total europeo, habiéndose producido, asimismo, una significativa emigración de vuelta hacia el Próximo Oriente (Richards *et al.* 2000). La relación entre las poblaciones europeas actuales y su historia genética se explica, en definitiva, fundamentalmente en función de parámetros geográficos, más que por afinidades de tipo lingüístico (Rosser *et al.* 2000).

Existen otras muchas evidencias en este sentido en muchos otros lugares del planeta. Por ejemplo, los hablantes de armenio (una lengua indoeuropea) o de azerí (una lengua altaica) están más próximos genéticamente a los hablantes de lenguas caucásicas, con los que conviven estrechamente desde el punto de vista geográfico, que a otros hablantes de lenguas indoeuropeas o altaicas lingüísticamente afines; es presumible suponer que en algún momento de su historia hubo un reemplazamiento lingüístico que no afectó al acervo genético (Nasidze y Stoneking 2001). Lo mismo puede observarse en el caso de georgianos y curdos, cuya constitución génica es muy parecida (y muy próxima a su vez a la europea), a pesar de la diferente filiación lingüística de sus lenguas maternas (caucásica kartvélica e indoeuropea, respectivamente) (Comas *et al.* 2000) o de los húngaros, que mantienen con sus parientes lingüísticos más próximos las mismas distancias genéticas que el resto de los europeos (Laitinen *et al.* 2000). Baste citar un último ejemplo, el de los capaya, que hablan una lengua perteneciente al *phylum* Chibcha-Paez y que son genéticamente más parecidos a otras etnias sudamericanas próximas

geográficamente, hablantes de lenguas de otros grupos lingüísticos, que a otros hablantes de lenguas de su propio *phylum* (Rickards *et al.* 1999)

#### 3.4.1. Homogeneidad lingüística y heterogeneidad genética

Se da así, por tanto, el caso de que un territorio lingüísticamente homogéneo no lo sea genéticamente. Así, las frecuencias de los haplogrupos de ADN mitocondrial son diferentes entre grupos de hablantes del mismo dialecto véneto (Mogentale-Profizi *et al.* 2001). En Turquía, la transición lingüística que supuso la entrada de grupos turcomanos procedentes de Asia Central en el primer milenio de nuestra era y que cambió por completo el mapa lingüístico del país no supuso un reemplazamiento genético concomitante, de manera que sólo el 30% de los turcos actuales tiene origen asiático (aunque, evidentemente, la eliminación de la barrera lingüística favoreció la invasión genética) (Di Benedetto *et al.* 2001).

#### 3.4.2. Heterogeneidad lingüística y homogeneidad genética

Y viceversa, es decir, fronteras que desde el punto lingüístico (y cultural) parecen evidentes, no lo son tanto desde el punto de vista genético. Por ejemplo, el *phylum* esquimo-aleutiano se distribuye desde Siberia hasta Groenlandia y está claramente separado lingüísticamente de las lenguas Na-Dene vecinas; y, sin embargo, las diferencias genéticas son menos evidentes (Saillard *et al.* 2000). En contra de lo que los datos lingüísticos, arqueológicos o anatómicos parecían sugerir, no existe ninguna frontera genética entre las poblaciones de China septentrional y meridional, sino una transición genética gradual debida a la distancia (Ding *et al.* 2000). El efecto de la barrera lingüística sobre el flujo genético entre las poblaciones afro-asiáticas e indoeuropeas es muy discutible; es cierto que entre ambas poblaciones existen diferencias genéticas significativas, pero la frontera lingüística parece ser más el resultado del contacto secundario entre dos centros de diferenciación que un potenciador de la misma (Dupanloup de Ceuninck *et al.* 2000).

#### 3.4.3. La deriva génica

Es preciso señalar, por último, que en algunos casos es la deriva génica (y no tanto la distancia geográfica) la responsable de las diferencias genéticas observadas entre distintas poblaciones próximas, sin que exista ninguna correlación con su parentesco lingüístico. Así, por ejemplo, el análisis de las secuencias de ocho inserciones Alu en cromosomas de individuos de seis poblaciones caucásicas que hablan lenguas pertenecientes a 4 grupos lingüísticos diferentes (indoeuropeo (armenios), altaico (azeríes), caucásico septentrional (circasianos, dargínicos e ingusos) y caucásico meridional o kartvélico (georgianos)), puso de manifiesto que la homogeneidad e impermeabilidad genéticas de estas poblaciones no puede explicarse por causas lingüísticas, sino únicamente por el efecto de la deriva génica durante un prolongado aislamiento (Nasidze *et al.* 2001).

#### 4. CONCLUSIÓN

A medida que el *H. sapiens* fue evolucionando y adquiriendo las nuevas capacidades que le han permitido alcanzar su éxito biológico actual (entre las que se encuentra, desde luego, el lenguaje), se aventuró a abandonar su continente natal, África, para colonizar nuevos espacios, habitados por homínidos primitivos que se fueron extinguiendo al no poder competir con las mayores capacidades adaptativas intelectivas de los invasores. De todo lo expuesto anteriormente puede concluirse que esta expansión demográfica fue acompañada de la dispersión de la protolengua que, con toda probabilidad, servía de vehículo comunicativo a los invasores y aún en la actualidad existen en gran parte de las poblaciones humanas evidencias genéticas y lingüísticas de algunos de estos movimientos migratorios. Una vez que las poblaciones invasoras se asentaron, cambió sustancialmente la naturaleza de los procesos de dispersión y *cambio lingüísticos*. Los desplazamientos demográficos dejaron de tener la envergadura de la primitiva ocupación de los territorios, antes y durante la época neolítica, de manera que la expansión de las lenguas ya no se fundamentó en bases demográficas (rastreables, por tanto, desde el punto de vista genético), sino eminentemente culturales. Las barreras lingüísticas no parece que interrumpieran en general el intercambio genético entre las poblaciones y el aislamiento genético de los grupos humanos respecto a las poblaciones vecinas comenzó a tener una base eminentemente geográfica. La aplicación de las modernas técnicas de *biología molecular* al estudio de la reciente historia evolutiva del hombre y la comparación de los resultados obtenidos en estos análisis con la historia del *cambio lingüístico* están permitiendo conocer mejor la intrincada interrelación entre cultura y patrimonio genético, ya que, en definitiva, nuestra herramienta de comunicación, el lenguaje, no es sino el resultado de una sutil amalgama entre la información contenida en nuestros genes y la manera en que hemos modificado a lo largo del tiempo este legado a través de la herencia cultural recibida de nuestros antepasados.

#### NOTAS

1. La mitocondria es un pequeño orgánulo del citoplasma celular donde tienen lugar los procesos respiratorios que generan la energía necesaria para el mantenimiento del metabolismo celular.
2. Las secuencias Alu son pequeños fragmentos de ADN, con un tamaño comprendido entre 100 y 500 pb, que forman parte de una familia de secuencias de ADN cortas, muy repetidas e intercaladas por todo el genoma, denominada SINES (*short interspersed repeats*). Se trata de pseudogenes generados a partir de ARN 7SL y están presentes en las regiones que flanquean los genes, en los intrones de los genes funcionales, en el ADN satélite y agrupadas junto con otras secuencias repetidas intercaladas. Dentro de una misma especie las secuencias de la familia Alu pueden divergir hasta un 15% entre sí, lo que las hace especialmente apropiadas para llevar a cabo estudios de diversidad genética dentro de poblaciones supuestamente homogéneas. Existen alrededor de 900.000 copias Alu por genoma haploide, lo que supone en torno al 9% del genoma humano (Singer y Berg 1993: 712-716).
3. Los transposones son segmentos de ADN con capacidad para desplazarse por sí solos a distintas posiciones del genoma, pudiendo alterar o no la expresión de genes situados en las cercanías del lugar de inserción. Todos los transposones están flanqueados por secuencias específicas, repetidas o invertidas, necesarias para su transposición y contienen en su interior las secuencias de uno o más genes que codifican las enzimas que

catalizan dicha transposición (tratándose de enzimas específicas, denominadas transposasas, o bien de transcriptasas y transcriptasas inversas, según cual sea el mecanismo de la transposición) (Singer y Berg, 1993: 751-752).

4. SINE, en inglés, *short interspersed repeat* (repetición intercalada corta). LINE, en inglés, *long interspersed repeat* (repetición intercalada larga). Se trata de secuencias de ADN no codificante, repetidas y dispersas por el genoma (ver también nota 2).

## BIBLIOGRAFÍA

- Aoki, K. 2001 "Theoretical and empirical aspects of gene-culture coevolution". *Theor. Popul. Biol.* 59: 253-61.
- Arnaiz-Villena, A., Martínez-Laso, J. y Alonso-García, J. 1999. "Iberia: population genetics, anthropology, and linguistics". *Hum. Biol.* 71: 725-743.
- Ashley, C. T., Wilkinson, K. D., Reines, D. y Warren, S. T. 1993. "FMRI protein: conserved RNP family domains and selective RNA binding". *Science* 262: 563-566.
- Barbujani, G. y Pilastro, A. 1993. "Genetic evidence on origin and dispersal of human populations speaking languages of the Nostratic family". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 4670-4673.
- Belledi, M., Poloni, E. S., Casalotti, R., Conterio, F., Mikerezi, I., Tagliavini, J. y Excoffier, L. 2000. "Maternal and paternal lineages in Albania and the genetic structure of Indo-European populations". *Eur. J. Hum. Genet.* 8: 480-486.
- Bert, F., Corella, A., Gene, M., Pérez-Pérez, A. y Turbon, D. 2001. "Major mitochondrial DNA haplotype heterogeneity in highland and lowland Amerindian populations from Bolivia". *Hum. Biol.* 73: 1-16.
- Bishop, D. V. M., North, T. y Donlan, C. 1995. "Genetic basis for specific language impairment: evidence from a twin study". *Dev. Med. Child Neurol.* 37: 56-71.
- Botha, R. P. 2002. "Are there features of language that arose like birds' feather?". *Lang. Comm.* 22: 17-35.
- Brzustowicz, L. M. 1996. "Looking for language genes: lessons from complex disorder studies". *Towards a Genetics of Language*. Eds. M. Rice y N. J. Mahwah. New Jersey: Erlbaum Associates. 3-25.
- Brzustowicz, L. M. 1998. "Molecular genetic approaches to the study of language". *Hum. Biol.* 70: 325-345.
- Casalotti, R., Simoni, L., Belledi, M. y Barbujani, G. 1999. "Y-chromosome polymorphism and the origins of the European gene pool" *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 266: 1959-1965.
- Cavalli-Sforza, L. L., Piazza, A., Menozzi, P. y Mountain, J. 1988. "Reconstruction of human evolution: bringing together genetic, archaeological, and linguistic data". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85: 6002-6006.
- Cavalli-Sforza, L. L., Menozzi, P. y Piazza, A. 1993. *The History and Geography of Human Genes*. Princeton: Princeton University Press.

- Cervera, J., Arsuaga, J. L., Bermúdez de Castro, J. M. y Carbonell, E. 1999 (1998). *Atapuerca: un millón de años de historia*. Madrid: Plot Ediciones y Editorial Complutense.
- Comas, D., Calafell, F., Bendukidze, N., Fananas, L. y Bertranpetit, J. 2000. "Georgian and kurd mtDNA sequence analysis shows a lack of correlation between languages and female genetic lineages". *Am. J. Phys. Anthropol.* 112: 5-16.
- Chaabani, H., Sánchez-Mazas, A. y Sallami, S. F. 2000. "Genetic differentiation of Yemeni people according to rhesus and Gm polymorphisms". *Ann. Genet.* 43: 155-162.
- Chikhi, L., Destro-Bisol, G., Pascali, V., Baravelli, V., Dobosz, M. y Barbujani, G. 1998. "Clinal variations in the nuclear DNA of Europeans". *Hum. Biol.* 70: 643-657.
- Chomsky, N. A. 1965. *Language and Mind*. Nueva York: Harcourt Brace Jovanovich
- Deacon, T. 1997. *The Symbolic Species: the co-evolution of language and the human brain*. London: Penguin.
- De Stefano, G. F. 2000. "DNA and cultural heritage". *J. Cult. Heritage* 1: 49-50.
- Di Benedetto, G., Erguven, A., Stenico, M., Castrfi, L., Bertorelle, G., Togan, I. y Barbujani, G. 2001. "DNA diversity and population admixture in Anatolia". *Am. J. Phys. Anthropol.* 115: 144-156.
- Ding, Y. C., Wooding, S., Harpending, H. C., Chi, H. C., Li, H. P., Fu, Y. X., Pang, J. F., Yao, Y. G., Yu, J. G., Moyzis, R. y Zhang, Y. 2000. "Population structure and history in East Asia". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 14003-14006.
- Dogil, G., Ackermann, H., Grodd, W., Haider, H., Kamp, H., Mayer, J., Riecker, A. y Wildgruber, D. 2002. "The speaking brain: a tutorial introduction to fMRI experiments in the production of speech, prosody and syntax". *J. Neurolinguist.* 15: 59-90.
- Dolgopolsky, A. B. 1987. "The Indo-European homeland and lexical contacts of proto-Indo-European with other languages". *Mediterr. Lang. Rev.* 3: 7-31.
- Dupanloup de Ceuninck, I., Schneider, S., Langaney, A. y Excoffier, L. 2000. "Inferring the impact of linguistic boundaries on population differentiation: application to the Afro-Asiatic-Indo-European case". *Eur. J. Hum. Genet.* 8: 750-756.
- Emerson, B.C., Paradis, E y Thébaud, C. 2001. "Revealing the demographic histories of species using DNA sequences". *Trends Ecol. Evol.* 16: 707-716.
- Evsikov, A. N., Zhukova, O. V., Rychkov, I. G. y Sheremet'eva, V. A. 2000. "[Geography of genetic processes in populations: gene migrations in Siberia and Far East]". *Genetika* 36: 271-82.
- Hammer, M. F., Karafet, T., Rasanayagam, A., Wood, E. T., Altheide, T. K., Jenkins, T., Griffiths, R. C., Templeton, A. R. y Zegura, S. L. 1998. "Out of Africa and back again: nested cladistic analysis of human Y chromosome variation". *Mol. Biol. Evol.* 15: 427-441.
- Hawks, J. D. y Wolpoff, M. H. 2001. "The four faces of Eve: hypothesis compatibility and human origins". *Quaternary International* 75: 41-50.
- Ingman, M., Kaessmann, H., Paabo, S. y Gyllensten, U. 2000. "Mitochondrial genome variation and the origin of modern humans". *Nature* 6813: 708-13.

- Kaestle, F. A. y Smith, D. G. 2001. "Ancient mitochondrial DNA evidence for prehistoric population movement: the Numic expansion". *Am. J. Phys. Anthropol.* 115: 1-12.
- Kaiser, M. y Shevoroshkin, V. 1988. "Nostratic". *Annu. Rev. Anthropol.* 17: 309-329.
- Karafet, T. M., Zegura, S. L., Posukh, O., Osipova, L., Bergen, A., Long, J., Goldman, D., Klitz, W., Harihara, S., de Knijff, P., Wiebe, V., Griffiths, R. C., Templeton, A. R. y Hammer M. F. 1999. "Ancestral Asian source(s) of New World Y-chromosome founder haplotypes". *Am. J. Hum. Genet.* 64: 817-831.
- Kayser, M., Brauer, S., Weiss, G., Underhill, P. A., Roewer, L., Schiefenhovel, W. y Stoneking, M. 2000. "Melanesian origin of Polynesian Y chromosomes". *Curr. Biol.* 10: 1237-1246.
- Kingman, J. F. C. 1982. "The coalescent". *Stoch. Process. Appl.* 13: 235-248.
- Krings, M., Stone, A., Schmitz, R. W., Krainitzki, H., Stoneking, M. y Pääbo, S. 1997. "Neanderthal DNA sequences and the origin of modern humans". *Cell* 90: 19-30.
- Lai, S. L.; Fisher, S. E.; Hurst, J. A.; Vargha-Khadem, F. y Monaco A. P. 2001. "A fork-head-domain gene is mutated in a severe speech and language disorder". *Nature* 413: 19-523.
- Laitinen, V., Sistonen, P., Beres, J., Karcagi, V. y Savontaus, M. L. 2000. "MtDNA polymorphism in the Hungarians: comparison to three other Finno-Ugric-speaking populations". *Hereditas* 132: 35-42.
- Lalande, M., Minassian, B. A., DeLorey, T. M. y Olsen, R. W. 1999. "Parental imprinting and Angelman syndrome". *Adv. Neurol.* 79: 421-429.
- Lieberman, A. M. y Whalen, D. H. 2000. "On the relation of speech to language". *Trends Cog. Sci.* 4: 187-196.
- Lieberman, P. 1991. *Uniquely Human. The evolution of speech, thought and selfless behavior*. Cambridge: Harvard University Press.
- Marjoram, P. y Donnelly, P. 1994. "Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in subdivided human populations and implications for early human evolution". *Genetics* 136: 673-683.
- Miklos, G. L. 1993. "Molecules and cognition: the latterday lessons of levels, language, and lac. Evolutionary overview of brain structure and function in some vertebrates and invertebrates". *J. Neurobiol.* 24:842-90.
- Mogentale-Profizi, N., Chollet, L., Stevanovitch, A., Dubut, V., Poggi, C., Pradie, M. P., Spadoni, J. L., Gilles, A. y Beraud-Colomb, E. 2001. "Mitochondrial DNA sequence diversity in two groups of Italian Veneto speakers from Veneto". *Ann. Hum. Genet.* 65: 153-166.
- Monsalve, M. V., Helgason, A. y Devine, D. V. 1999. "Languages, geography and HLA haplotypes in native American and Asian populations". *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 266: 2209-2216.
- Nasidze, I., Risch, G. M., Robichaux, M., Sherry, S. T., Batzer, M. A. y Stoneking, M. 2001. "Alu insertion polymorphisms and the genetic structure of human populations from the Caucasus". *Eur. J. Hum. Genet.* 9: 267-272.



- Nasidze, I. y Stoneking, M. 2001. "Mitochondrial DNA variation and language replacements in the Caucasus". *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 268: 1197-1206.
- Nowak, M. A. y Komarova, N. L. 2001. "Towards an evolutionary theory of language". *Trends. Cogn. Sci.* 5: 288-295.
- Nowak, M. A., Komarova, N. L. y Niyogi, P. 2001. "Evolution of universal grammar". *Science* 291: 114-118.
- Nowak, M. A., Plotkin, J. B. y Jansen, V. A. 2000. "The evolution of syntactic communication". *Nature* 404: 495-498.
- Nowak, M. A. y Krakauer, D. C. 1999. "The evolution of language". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96: 8028-8032.
- Ohashi, J., Yoshida, M., Ohtsuka, R., Nakazawa, M., Juji, T. y Tokunaga, K. 2000. "Analysis of HLA-DRB1 polymorphism in the Gidra of Papua New Guinea". *Hum. Biol.* 72: 337-347.
- Pinker, S. 2001 (1994). *El instinto del lenguaje*. Madrid: Alianza Editorial.
- Polanski, A., Kimmel, M. y Chakraborty, R. 1998. "Application of time-dependent coalescence process for inferring the history of population size changes from DNA sequence data. *Proc. Natl. Acad. Sci USA.* 95: 5456-5461.
- Posada, D., Crandall, K. A. y Templeton, A. R. 2000. "GeoDis: a program of cladistic nested analysis of geographical distribution of genetic haplotypes. *Mol. Ecol.* 9: 487-488.
- Renfrew, C. 1991. "Before Babel: speculations on the origins of linguistic diversity". *Cambridge Archaeol. J.* 1: 3-23.
- Renfrew, C. 1992. "World languages and human dispersals: a minimalist view" *Transition to Modernity*. Eds. J. A. Halls e I. C. Jarvie. Cambridge: Cambridge University Press.
- Renfrew, C. 1999. "Reflections on the archaeology of linguistic diversity". *The Human Inheritance*. Ed. B. Sykes. Oxford: Oxford University Press.
- Rickards, O., Martinez-Labarga, C., Lum, J. K., De Stefano, G. F. y Cann, R. L. 1999. "mtDNA history of the Cayapa Amerinds of Ecuador: detection of additional founding lineages for the Native American populations". *Am. J. Hum. Genet.* 65: 519-530.
- Richards, M., Macaulay, V., Hickey E., *et al.* 2000. "Tracing European Founder Lineages in the Near Eastern mtDNA Pool". *Am. J. Hum. Genet.* 67: 1251-1276.
- Rosser, Z. H., Zerjal, T., Hurler, M. E., *et al.* 2000. "Y-chromosomal diversity in Europe is clinal and influenced primarily by geography, rather than by language". *Am. J. Hum. Genet.* 67: 1526-1543.
- Saillard, J., Forster, P., Lynnerup, N., Bandelt, H. J. y Norby, S. 2000. "mtDNA variation among Greenland Eskimos: the edge of the Beringian expansion". *Am. J. Hum. Genet.* 67: 718-726.
- Simoni, L., Calafell, F., Pettener, D., Bertranpetit, J. y Barbujani, G. 2000. "Geographic patterns of mtDNA diversity in Europe". *Am. J. Hum. Genet.* 66: 262-278.
- Singer, M. y Berg, P. 1993 (1991). *Genes y genomas*. Barcelona: Omega.
- Stumpf, M. P. H. 2001. "Language's place in nature". *Trends Ecol. Evol.* 16: 475-476.

- Swadesh, M. 1972. *The Origin and Diversification of Language*. Londres: Routledge & Kegan Paul.
- Sykes, B. 1999. "Using genes to map population structure and origins". *The Human Inheritance: Genes, Language, and Evolution*. Ed. B. C. Sykes. Oxford: Oxford University Press.
- Tarazona-Santos, E., Carvalho-Silva, D. R., Pettener, D., Luiselli, D., De Stefano, G. F., Labarga, C. M., Rickards, O., Tyler-Smith, C., Pena, S. D. y Santos, F. R. 2001. "Genetic differentiation in south amerindians is related to environmental and cultural diversity: evidence from the y chromosome". *Am. J. Hum. Genet.* 68: 1485-1496.
- Templeton, A. R. 1998. "Nested clade analyses of phylogeographic data: testing haplotypes about gene flow and population history". *Mol. Ecol.* 7: 381-397.
- Troy, C. S., MacHugh, D. E., Bailey, J. F., Magee, D. A., Loftus, R. T., Cunningham, P., Chamberlain, A. T., Sykes, B. C. y Bradley, D. G. 2001. "Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle". *Nature* 410: 1088-1091.
- Underhill, P. A., Passarino, G., Lin, A. A., Marzuki, S., Oefner, P. J., Cavalli-Sforza, L. L. y Chambers, G. K. 2001. "Maori origins, Y-chromosome haplotypes and implications for human history in the Pacific". *Hum. Mutat.* 17: 271-80.
- Venter, J.C., Adams, M.D., Myers, E.W. *et al.* 2001. "The sequence of the human genome". *Science* 291: 1304-51.
- Wan, M., Zhao, K., Lee, S. S. y Francke, U. 2001. "MECP2 truncating mutations cause histone H4 hyperacetylation in Rett syndrome". *Hum. Mol. Genet.* 10: 1085-1092.
- Wilkins, W. K. y Wakefield, J. 1995. "Brain evolution and neurolinguistic preconditions". *Behav. Brain Sci.* 19: 793-798.
- Yu, S., Pritchard, M., Kremer, E., Lynch, M., Nancarrow, J., Baker, E., Holman, K., Mulley, J. C., Warren, S. T., Schlessinger, D, *et al.* 1991. "Fragile X genotype characterized by an unstable region of DNA". *Science* 252: 1179-1181.
- Zerjal, T., Beckman, L., Beckman, G., Mikelsaar, A. V., Krumina, A., Kucinskas, V., Hurles, M. E. y Tyler-Smith, C. 2001. "Geographical, linguistic, and cultural influences on genetic diversity: Y-chromosomal distribution in Northern European populations". *Mol. Biol. Evol.* 18: 1077-1087.